

UCH-FC
Doc-EBE
C 331
C.1

**INTRODUCCIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS:
CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS Y ADAPTATIVAS
SOBRE LAS RELACIONES PLANTA-POLINIZADOR EN
LA ZONA CENTRAL DE CHILE**

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al grado académico de
Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva
Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

Por

GASTÓN OSCAR CARVALLO BRAVO



Marzo, 2011

Director de tesis: Dr. Rodrigo Medel Contreras

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

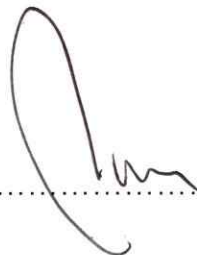
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

GASTÓN OSCAR CARVALLO BRAVO

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 7 de Marzo de 2011.

Director de tesis


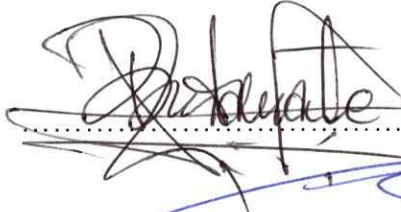
Dr. Rodrigo Medel



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

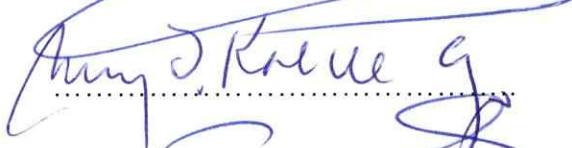


.....

Dr. Cristian Estades

.....

Dra. Mary Kalin-Arroyo



.....

Dr. Elie Poulin



.....



"...las motivaciones corrientes en la vida civilizada —ostentación, afán de lucro, temor a los patrones, etcétera— simplemente habían dejado de existir..."

George Orwell

"...a mi alrededor percibo el brotar de las flores y su aspecto plateado, el viento sigue su canto entre los árboles de la floresta, y una solitaria abeja runrunea en su vuelo dorado a mi alrededor - es lo que realmente importa - porque murmura el son de la libertad, el ritmo de la eternidad: su canción es la historia de toda la humanidad".

Hermann Hesse

RESEÑA



Gastón O. Carvallo Bravo

(Santiago de Chile, 1978)

Biólogo, nació en Santiago donde ha realizado toda su formación académica. Es Licenciado en Ciencias Biológicas de la P. Universidad Católica de Chile (2001) y Magíster en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile (2005). Desde el año 2009 se ha desempeñado como profesor en cátedras relacionadas con Ecología y Evolución en varias universidades privadas. Actualmente es docente de la Facultad de Ciencias de la Educación de la Universidad Central, lugar en el que se ha volcado a formar nuevas generaciones de pedagogos y a inculcar en sus estudiantes el interés por los fenómenos biológicos y la importancia del patrimonio natural. Como investigador, está asociado al Instituto de Biología de la P. Universidad Católica de Valparaíso. Ha participado en diversos proyectos de investigación, tanto como asistente, co-investigador e investigador principal, en las áreas de la ecología vegetal y ecología evolutiva. Su trabajo se refleja en publicaciones científicas, de autoría propia y en colaboración con colegas, además de participar en congresos nacionales e internacionales. Sus intereses están relacionados con comprender los mecanismos de origen y mantenimiento de la biodiversidad, el impacto de las actividades antrópicas sobre el patrimonio natural de Chile y las estrategias de restauración que pueden ser ejecutadas para recuperar la composición, estructura y funcionalidad de los ecosistemas.



AGRADECIMIENTOS

A mi Madre, quien me inculcó el amor por la Naturaleza.

A mis hermanos, sus familias y mis amig@s por ser el sustento emocional durante todos estos años.

Este trabajo no podría haber visto la luz sin el incondicional apoyo de mi tutor Rodrigo Medel, quien confió en mí, me cedió los espacios, los auspicios y el tiempo para leer y escuchar mis propuestas durante la larga estadía que estuve en el laboratorio de Ecología Evolutiva.

A los miembros de la Comisión de Evaluación de la Tesis, quienes con sus comentarios enriquecieron diversos aspectos metodológicos, de los resultados obtenidos y la discusión de este trabajo.

A los académicos que me ayudaron a mejorar diversos aspectos de mi desarrollo como investigador: Dr. Luis Navarro, Dr. Ramiro Bustamante, Dr. Alberto Veloso, Dra. Carolina Villagrán, Dra. Carezza Botto, Dr. José M. Gómez y Dr. Javier Figueroa.

A los estudiantes, colegas, compañeros, amigos y familiares que se transformaron por momentos en asistentes de terreno o por momentos en experimentados consejeros, y que sin su ayuda no habría desarrollado esta tesis: Alicia Arredondo, Ernesto I. Badano, Oscar Carvalho, Marcela Cuartas, Marcela Espinoza, Claudia Herrera, Vicky Ferrero, Katherine Medina, José Montalva, Narkis Morales, Soledad Muñoz, Carlos Pino, Antonio Rivera, Ángel Vale, Manuel Vivanco y a todos los miembros del Grupo de Discusión Decenio.

A Carolina Mayorga, por su energía y estímulo para terminar este trabajo.

Este trabajo fue financiado por CONICYT a través de Beca Postgrado 21050243, Beca AT 24071055, Beca Pasantía y Beca TTD 23100127; y los Proyectos ACT 34/2006 (Chile) y Proyecto AECI A/9717/07 (España).

ÍNDICE DE CONTENIDOS



| | |
|---|-----|
| AGRADECIMIENTOS | ii |
| ÍNDICE DE CONTENIDOS..... | iii |
| LISTA DE TABLAS | vi |
| LISTA DE FIGURAS..... | ix |
| LISTA DE APÉNDICES..... | xii |
| | |
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT..... | 2 |
| | |
| CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 3 |
| I.1 Antecedentes..... | 3 |
| I.2 Sistema de estudio..... | 8 |
| I.3 Hipótesis y objetivos..... | 11 |
| | |
| CAPÍTULO II. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE POLINIZADORES DE PLANTAS NATIVAS MEDIADOS POR LA PRESENCIA DE LA PLANTA EXÓTICA <i>ECHIUUM VULGARE</i> (BORAGINACEAE)..... | 13 |
| II.1 Resumen..... | 13 |
| II.2 Introducción..... | 15 |
| II.3 Materiales y Métodos..... | 17 |
| Sitio y especies estudiadas..... | 17 |
| Muestreo de visitantes florales..... | 19 |
| Éxito reproductivo..... | 20 |



| | |
|---|----|
| Análisis estadísticos..... | 21 |
| II.4 Resultados..... | 25 |
| II.5 Discusión..... | 29 |
| II.6 Conclusiones..... | 35 |
| CAPITULO III. EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE LA PLANTA EXÓTICA <i>ECHIUM VULGARE</i> (BORAGINACEAE) SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS INTERACCIONES PLANTA-POLINIZADOR EN LOS ANDES DEL CENTRO DE CHILE..... | |
| III.1 Resumen..... | 47 |
| III.2 Introducción..... | 49 |
| III.3 Materiales y Métodos..... | 53 |
| Sitio y especies estudiadas..... | 53 |
| Remoción de <i>E. vulgare</i> y muestreo de visitantes florales..... | 54 |
| Riqueza, diversidad y tasas de visita de visitantes florales..... | 56 |
| Análisis de la estructura comunitaria usando modelos de redes de interacción..... | 57 |
| III.4 Resultados..... | 61 |
| III.5 Discusión..... | 67 |
| III.6 Conclusiones..... | 72 |
| CAPITULO IV. EVALUANDO BLANCOS DE SELECCIÓN FENOTÍPICA EN RASGOS FLORALES EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE UNA PLANTA EXÓTICA..... | |
| IV.1 Resumen..... | 96 |
| IV.2 Introducción..... | 98 |



| | |
|---|-----|
| IV.3 Materiales y Métodos..... | 101 |
| Sitio y especies estudiadas..... | 101 |
| Captura de polinizadores y análisis de las cargas de polen..... | 102 |
| Interferencia polínica en plantas nativas..... | 105 |
| Depósito de polen estigmático, rasgos florales y análisis de selección fenotípica..... | 107 |
| IV.4 Resultados..... | 111 |
| Captura de polinizadores y análisis de las cargas de polen..... | 111 |
| Efecto de la polinización heteroespecífica sobre el éxito reproductivo de las plantas nativas..... | 112 |
| Selección fenotípica de rasgos florales..... | 113 |
| IV.5 Discusión..... | 113 |
| IV.6 Conclusiones..... | 122 |
| | |
| CAPITULO V. DISCUSIÓN GENERAL..... | 140 |
| V.1 Efecto de la remoción de <i>E. vulgare</i> | 141 |
| V.2 Efectos indirectos de una planta exótica sobre la selecciónn fenotípica... | 144 |
| V.3 Comentarios finales..... | 146 |
| | |
| REFERENCIAS..... | 148 |

LISTA DE TABLAS

CAPITULO II. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE POLINIZADORES DE PLANTAS NATIVAS MEDIADOS POR LA PRESENCIA DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE)

| | |
|---|----|
| Tabla II.1. Caracterización de las parcelas de estudio incluidas en este trabajo..... | 36 |
| Tabla II.2. Composición del ensamble de visitantes florales de tres plantas nativas comparando praderas no-invasadas e invasadas por la planta exótica <i>E. vulgare</i> , y para <i>E. vulgare</i> comparando praderas monoespecíficas con parcelas donde esta especie co-existe con flora nativa..... | 37 |
| Tabla II.3. Porcentaje de similitud intra- e inter-específica de los ensambles de visitantes florales de las plantas nativas estudiadas y de la planta exótica <i>E. vulgare</i> | 38 |
| Tabla II.4. Resumen de los análisis de varianza que evaluaron los efectos del estatus de la parcela (no-invasada e invasada) y la exclusión a los polinizadores (presencia o ausencia de polinizadores) sobre el porcentaje de fructificación de plantas..... | 39 |
| Tabla II.5. Resumen de los análisis de varianza evaluaron el efecto del estatus de la parcela (no-invasado e invasado) y la exclusión a los polinizadores sobre la relación semillas/fruto y semillas:óvulos..... | 40 |

CAPITULO III. EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE) SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS INTERACCIONES PLANTA-POLINIZADOR EN LOS ANDES DEL CENTRO DE CHILE

| | |
|--|----|
| Tabla III.1 Caracterización del esfuerzo de muestreo y composición de la comunidad de plantas y polinizadores en praderas invadidas por la planta exótica <i>E. vulgare</i> previo y posterior a su remoción en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile en el año 2008..... | 74 |
| Tabla III.2 Proporción de taxa que visitaron las flores de los parches estudiados, antes y después de la remoción de <i>E. vulgare</i> , en el año 2008. Se incluye el porcentaje de individuos especialistas (que presentaron visitas sobre una especie de planta). Se incluye el valor de chi-cuadrado para una prueba de Wilcoxon que evaluó las diferencias de las medias entre los grupos comparados; valores destacados en negritas representan diferencias estadísticamente significativas..... | 75 |
| Tabla III.3 Estadígrafos que describen la composición y la estructura de las interacciones planta-polinizador en tres parcelas (TC01, TC03 y TC07) previo a la remoción (Prev.), después de la remoción empírica (Rem.) y teórica (Teo.) de la planta exótica <i>E. vulgare</i> en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008..... | 76 |

CAPITULO IV. EVALUANDO BLANCOS DE SELECCIÓN FENOTÍPICA EN RASGOS FLORALES EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE UNA PLANTA EXÓTICA

| | |
|--|---------|
| Tabla IV.1 Estadística descriptiva del número de granos de polen total y con-específicos encontrados sobre los estigmas de las plantas nativas (a) <i>P. secunda</i> , (b) <i>Schizanthus hookeri</i> y (c) <i>Stachys albicaulis</i> en parcelas con tres condiciones de invasión por <i>E. vulgare</i> | 124-125 |
| Tabla IV.2 Medidas corporales de individuos del género <i>Bombus</i> capturados en la localidad de Termas de Chillán en los años 2007 y 2008, en parcelas no invadidas e invadidas por la planta <i>E. vulgare</i> | 126 |
| Tabla IV.3 Estimación del número de partículas transportadas por individuos del | |

| | |
|---|---------|
| género <i>Bombus</i> colectados en la localidad de Termas de Chillán, los años 2007 y 2008..... | 127 |
| Tabla IV.4 Resumen de la tabla de análisis de varianza anidado que comparó las cargas de polen de <i>B. dahlbomii</i> y <i>B. terrestris</i> entre los años 2007 y 2008 en parcelas con distinto estatus de invasión por la planta <i>E. vulgare</i> en la localidad de Termas de Chillán..... | 128 |
| Tabla IV.5 Resumen de las tablas de análisis de varianza que compararon el porcentaje de fructificación y la relación semillas:óvulos en las plantas nativas <i>P. secunda</i> , <i>Schizanthus hookeri</i> y <i>Stachys albicaulis</i> , luego de aplicar tratamientos de polinización manual con polen con-específico, heteroespecífico y control..... | 129 |
| Tabla IV.6 Diferencial de selección (S_i') y gradientes de selección lineal (β_i'), cuadráticos (γ_{ii}') y correlacionales (γ_{ij}') estandarizados de rasgos florales (a) <i>P.secunda</i> , (b) <i>Schizanthus hookeri</i> y (c) <i>Stachys albicaulis</i> comparando parcelas no-invasadas, invadas previo y posterior a la remoción de <i>E. vulgare</i> | 130-132 |

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Figura I.1 Ubicación del sitio de estudio (*), en la localidad de Termas de Chillán, zona central de Chile (36°54'S 71°24'W 1834 m s.n.m.) y fotografías de plantas que comprenden el estudio de polinización: (a) *Echium vulgare* (Boraginaceae); (b) *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae); (c) *Schizanthus hookeri* (Solanaceae); (d) *Stachys albicaulis* (Lamiaceae).....10

CAPITULO II. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE POLINIZADORES DE PLANTAS NATIVAS MEDIADOS POR LA PRESENCIA DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE)

Figura II.1. Resultado del análisis discriminante efectuado para identificar potenciales diferencias entre parcelas con distinto tipo de vegetación.....41

Figura II.2 Porcentaje de visitas y preferencia floral para cada taxa animal detectado en las parcelas no-invasadas (panel izquierdo) e invasadas (panel derecho).....42

Figura II.3 Tasas de Visita ($\text{Visitas} \cdot \text{flor}^{-1} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$) recibidas por las flores de las especies nativas (a) *P. secunda*, (b) *Schizanthus hookeri* y (c) *Stachys albicaulis* en parcelas no-invasadas (gris claro) e invasadas (gris oscuro); se incluyen los resultados de la planta exótica (d) *E. vulgare* comparando parcelas monoespecíficas y parcelas mixtas (*E. vulgare* + flora nativa)...43

Figura II.4 Porcentaje de fructificación, número de semillas por fruto y relación semillas:óvulos en las plantas nativas *P. secunda* y *Stachys albicaulis*, y en la planta exótica *E. vulgare*.....44

Se ejemplifican las medidas realizadas con individuo de la especie *Bombus terrestris* (panel izquierdo) y *Bombus dahlbomii* (panel derecho).....133

Figura IV.2 Relación entre el número de partículas del rango de diámetro 25-30 μm con partículas $> 45 \mu\text{m}$ de diámetro en los abejorros *B. dahlbomii* y *B. terrestris* recolectados en la localidad de Termas de Chillán en los años 2007 (parcelas invadidas vs. no-invadidas) y 2008 (parcelas invadidas previo y posterior a la remoción de *E. vulgare*)..... 134

Figura IV.3 Porcentaje de (a) fructificación promedio por individuo y (b) relación semilla:óvulo en plantas nativas después de realizar polinización cruzada manual con polen conoespecífico, heteroespecífico y una mezcla entre estas dos fuentes de polen..... 135

Figura IV.4 Representaciones de la relación entre rasgos y adecuación biológica relativa (*adr*) para aquellos gradientes de selección significativos. (a) Representación de la superficie de selección correlacional entre la longitud de la corola (*lc*) y la distancia antera-estigma (*dae*) en *P. secunda* para sitios invadidos por *E. vulgare*, posterior a la remoción de esta planta; (b) estimación de la superficie cúbica suavizada de la longitud de la corola en *Schizanthus hookeri* para parcelas no-invadidas; (c) estimación de la superficie cúbica suavizada de la longitud del pétalo inferior en *S. hookeri* en sitios no-invadidos e invadidos por *E. vulgare*; (d) estimación de la superficie cúbica suavizada para el área del pétalo inferior de *Stachys albicaulis* en sitios invadidos por *E. vulgare*. 136-137

CAPITULO III. EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE) SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS INTERACCIONES PLANTA-POLINIZADOR EN LOS ANDES DEL CENTRO DE CHILE

Figura III.1 Curvas de rarefacción para (a) la riqueza de visitantes florales y (b) el número de contactos planta-polinizador en tres parcelas estudiadas antes (líneas continuas) y después (líneas segmentadas) de la remoción de la planta exótica *E. vulgare* en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008.....78

Figura III.2 Tasas de visita ($\text{visitas} \cdot \text{flor}^{-1} \cdot 5 \text{ min}^{-1}$) que recibieron las flores de plantas en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008 previo (barras grises) y posterior (barras blancas) a la remoción de la planta exótica *E. vulgare*.....79

Figura III.3 Representación de las interacciones entre plantas (círculos verdes) y polinizadores (círculos rojos) antes y después de la remoción de *E. vulgare* en tres parcelas experimentales (a) TC01, (b) TC03 y (c) TC07 en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008.....80-81

Figura III.4 Gráficos de modularidad de las interacciones planta-polinizador en la parcela experimental TC07 de la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, año 2008. Se representa la red y sus módulos (a) previo a la remoción de *E. vulgare*, (b) luego de la remoción empírica y (c) teórica.....82

CAPITULO IV. CAPITULO IV. EVALUANDO BLANCOS DE SELECCIÓN FENOTÍPICA EN RASGOS FLORALES EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE UNA PLANTA EXÓTICA

Figura IV.1 Medidas corporales estimadas en los abejorros del género *Bombus* recolectados en la localidad de Termas de Chillán los años 2007 y 2008.

LISTA DE APÉNDICES

CAPITULO II. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE POLINIZADORES DE PLANTAS NATIVAS MEDIADOS POR LA PRESENCIA DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE)

Apéndice II.1. Identidad de los visitantes florales que visitaron cuatro especies de plantas en la localidad de Termas de Chillán, Chile, en el periodo estival 2007. Valores indican al menos una aproximación del insecto a las flores (1) o que no hubo visitas detectadas (0).....45

CAPITULO III. EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE) SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS INTERACCIONES PLANTA-POLINIZADOR EN LOS ANDES DEL CENTRO DE CHILE

Apéndice III.1 Estimadores de la abundancia de plantas y del número de flores en tres praderas de estudio (TC01, TC03 y TC07) en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, año 2008.....83

Apéndice III.2 Identidad de los visitantes florales que visitaron las tres parcelas incluidas en este estudio en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el periodo estival 2008. Valores 0 y 1 indican ausencia y presencia de interacción del insecto con las flores de la parcela, respectivamente.....86

Apéndice III.3 Representación de las diferencias de la riqueza de visitantes florales (a) y del número de visitas (b) entre muestras consecutivas después de realizar curvas de acumulación de observaciones a través del método de rarefacción.....89

Apéndice III.4 Interacciones entre plantas (filas) y animales (columnas) para las parcelas (a) TC01, (b) TC03 y (c) TC07. Los números indican el número

de aproximaciones de los animales a las flores que fueron observadas antes/después de la remoción de la planta exótica *E. vulgare*.....90-95

CAPITULO IV. EVALUANDO BLANCOS DE SELECCIÓN FENOTÍPICA EN RASGOS FLORALES EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE UNA PLANTA EXÓTICA

Apéndice IV.1 Rasgos florales utilizados para conducir los análisis de selección fenotípica en (a) *P. secunda*, (b) *Schizanthus hookeri*, (c) *Stachys albicaulis* en vista lateral y (d) en vista frontal utilizada para estimar el área del pétalo inferior (sombra verde).....138

Apéndice IV.2 Resumen de los análisis de varianzas con datos aleatorizados (n = 1000) que comparó la cantidad de granos de polen total y conespecíficos depositados en los estigmas de tres plantas nativas en parcelas no-invasadas y parcelas invadas previo y posterior a la remoción de *E. vulgare*.....139

RESUMEN

Las especies exóticas, aquellas que han aumentado su rango de distribución producto del traslado voluntario o involuntario mediado por los seres humanos, han sido reconocidas como una de las principales amenazas a la biodiversidad en varias regiones del mundo. Sin embargo, sólo un limitado número de trabajos ha evaluado los impactos de las plantas exóticas sobre la composición y estructura del ensamble de polinizadores de plantas nativas, así como los regímenes selectivos sobre rasgos florales que pueden ejercer este tipo de especies por interacciones indirectas. A través de aproximaciones correlacionales y experimentales, se evaluó si la planta exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae) modifica la composición del ensamble de polinizadores, la estructura de las relaciones planta-polinizador, la composición de las cargas de polen transportada por abejorros, la composición del polen depositado en los estigmas y los regímenes selectivos de rasgos florales de plantas nativas. El trabajo se realizó en praderas de herbáceas en la localidad de Termas de Chillán, Chile central, en los años 2007 y 2008, y se centró en el estudio de las plantas nativas *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae), *Schizanthus hookeri* (Solanaceae) y *Stachys albicaulis* (Lamiaceae). Los resultados más relevantes mostraron que la presencia de *E. vulgare* facilitó la riqueza y diversidad de polinizadores de plantas nativas y no afectó las tasas de visita de estas. La remoción de *E. vulgare* desde sitios invadidos incrementó la riqueza de polinizadores y las tasas de visitas de algunas plantas, evidenciando que la condición post-remoción no equipara la condición de parches no-invadidos en términos de polinización. Por otro lado, las plantas nativas no son interferidas reproductivamente por el polen de *E. vulgare* y los regímenes de selección afectaron sólo a rasgos florales relacionados con la atracción a los polinizadores. A la luz de los resultados obtenidos, se argumenta que la introducción de *E. vulgare* sería un agente de cambio de la polinización, pero sin impactos en el éxito reproductivo, lo que hace discutible el rol de esta especie como "amenaza a la biodiversidad". Además, se discute el rol de la remoción de plantas exóticas como estrategia de restauración ecológica.

ABSTRACT

Exotic species, that is, those species that have increased their range as a consequence of the voluntary or involuntary transport mediated by human beings, have been recognized as a major threat to biodiversity in several regions of world. However, only a limited number of studies have evaluated the impacts of exotic plants on composition and assemblage structure of native pollinators, as well as selective regimes on floral traits that can have this species during indirect interactions. Through correlational and experimental approaches, was assessed whether the exotic plant *Echium vulgare* (Boraginaceae) modifies the composition of the pollinator assemblage of native plants, the plant-pollinator structure, the composition of pollen loads carried by bumblebees, the composition of pollen deposited on stigmas, and the selective regimes of floral traits. The study was conducted in prairies near to Termas de Chillán, central Chile, in the years 2007 and 2008, and it was focused on the native plants *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae), *Schizanthus hookeri* (Solanaceae) and *Stachys albicaulis* (Lamiaceae). The most significant results showed that the presence of *E. vulgare* facilitated richness and diversity of pollinators and did not affect visitation rates on the native plants. Removal of *E. vulgare* from invaded sites did not reduce pollinator richness and increased visitation rate of some plants, demonstrating that post-removal status does not equate the non-invaded status, least in terms of pollination for native plants. On the other hand, native plants are not interfered reproductively by pollen from *E. vulgare*, and selection regimes affected only floral traits associated with attractiveness to pollinators. At the lights of these results, it is argued the dependability of *E. vulgare* on the pollination of natives, and since no effects were detected on reproductive success, the role of this specie as a "threat to biodiversity" is questioned. In addition, the role of exotic removal as a strategy for ecological restoration was discussed.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1. ANTECEDENTES

Las especies exóticas han sido sindicadas como una de las principales amenazas a la biodiversidad de las comunidades naturales (Vitousek et al. 1996; Sala et al. 2000; Pimentel et al. 2001). Las especies exóticas, denominadas también como introducidas, foráneas, alóctonas o no-nativas, corresponden a aquella que aumentaron su rango de distribución fuera de su límite natural producto de la intervención humana, ya sea intencional o involuntariamente (Vilà et al. 2008). El transporte voluntario ocurre por interés comercial (e.g., alimentación, agricultura, silvicultura, experimentación) o por interés ornamental (jardinería, mascotas, caza, colecciones personales). Las formas involuntarias de transporte de especies están relacionadas con el intercambio de sustratos (por ejemplo, el barro de los vehículos que pueden transportar propágulos y semillas, las aguas de lastre de los barcos que transportan organismos marinos entre distintas zonas) o el transporte de especies que acarrean otras (por ejemplo frutos con larvas, contenidos estomacales de animales, endo- o ecto-parásitos, etc.). Cuando una especie exótica arriba a una nueva localidad puede potencialmente asentarse y reproducirse, a veces de forma muy acelerada, llegando a constituir una invasión biológica. Muchas especies exóticas no llegan a constituir una invasión, ya que están impedidas de reproducirse o las condiciones no son favorables para su asentamiento. Aún no existe un consenso claro para establecer cuando una especie exótica puede considerarse invasora, en parte debido a la dificultad en identificar criterios generales que engloben a los distintos tipos de especies (por ejemplo, plantas, animales y hongos). Incluso dentro de un mismo taxa, como las plantas, es difícil establecer criterios entre

las diversas formas de vida. Fue Charles Darwin (1859), quien de forma pionera puso atención a las especies domesticadas que se habían naturalizado en algunas regiones de Europa. Al respecto, Darwin fue el primero en proponer hipótesis respecto al éxito de las especies alóctonas utilizando un principio de semejanza filogenética entre las especies exóticas y las especies nativas residentes. Sin embargo la magnitud del trabajo de Darwin eclipsó su exploración en el tema de las especies exóticas, tópico que se mantuvo casi en el completo anonimato durante los años siguientes. Charles Elton (1958), a quien podría considerarse como el “padre” del estudio de las Invasiones Biológicas, fue quien realizó las contribuciones más importantes a la disciplina, centrándose en aspectos teóricos y empíricos de los factores que dan cuenta del establecimiento de este tipo de especies. En la década de los noventa, en las que temáticas como conservación y cambio climático a escala global adquirieron gran importancia en la agenda de los investigadores, comenzó a requerirse un conocimiento profundo de las especies exóticas, de su impacto sobre las poblaciones y comunidades nativas, y de los mecanismos que utilizan para su establecimiento. Esto generó el asentamiento definitivo de este tópico como disciplina.

Los principales cambios que las especies exóticas generan en las comunidades naturales están relacionados con modificaciones en la riqueza y en la diversidad de especies nativas (Álvarez & Cushman 2002; Mattingly et al. 2007), elementos que definen la composición de una comunidad. Aunque menos estudiados, las especies exóticas también generan cambios en el patrón de interacciones entre las especies (Traveset & Richardson 2006; Mitchell et al. 2006; Tylianakis et al. 2008), elemento que define la estructura de las comunidades. Una de las interacciones más estudiadas, en relación al impacto de las especies exóticas, corresponde a la polinización biótica. La polinización biótica corresponde al intercambio de gametos masculinos entre plantas mediado por un vector animal, y constituye el mecanismo que utiliza el 93% de los géneros de angiospermas para reproducirse (Renner 2006). Las plantas

exóticas pueden generar cambios en este tipo de mutualismo dado que cambian la composición del ensamble de polinizadores (Morales & Aizen 2002; Parker & Haubensak 2002; Moeller 2004; Morales & Aizen 2006), reducen el número de visitas que reciben las flores de las plantas nativas y modifican su reproducción (Chittka & Schürkens 2001; Brown et al. 2002). Las plantas exóticas pueden generar cambios en la conducta de los polinizadores, los que han sido sintetizados en dos principales resultados (revisado en Bjercknes et al. 2007): (i) por un lado las plantas exóticas atraen un mayor número de polinizadores al área que habitan, "facilitando" un aumento de la riqueza, diversidad o cantidad de visitas que recibe la flora local (Campbell & Motten 1985; Moragues & Traveset 2005) o (ii) las plantas exóticas pueden monopolizar las visitas de los animales disminuyendo la diversidad y el número de visitas que recibe la flora nativa (Brown & Mitchell 2001; Chittka & Schürkens 2001). Las modificaciones en el éxito reproductivo de las plantas se relacionan con cambios en los regímenes de visita que reciben las flores (Chittka & Schürkens 2001; Traveset & Richardson 2006). Además, las plantas exóticas pueden contribuir con polen foráneo a una comunidad, el que puede ser transferido a las plantas nativas, fenómeno denominado transferencia de polen heteroespecífico (Levin & Anderson 1970, Brown & Mitchell 2001). En sitios con plantas exóticas, el depósito de polen heteroespecífico puede aumentar (Grabas & Laverty 1999; Jakobsson et al. 2008) o reducir la proporción de polen conoespecífico que reciben los estigmas de flores nativas (Wilcock & Neiland 2002; Larson et al. 2006). En resumen, para el proceso de polinización se puede reconocer un componente cuantitativo, relacionado con el número de visitas que reciben las flores por parte de los animales vectores de polen, y un componente cualitativo, relacionado con la composición y calidad de polen que reciben los estigmas de las plantas nativas (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Ambos componentes pueden ser alterados por la presencia de plantas exóticas, con importantes consecuencias sobre la reproducción de las plantas (Bjercknes et al. 2007). Aunque este esquema general es ampliamente aceptado por

quienes investigan tópicos relacionados con ecología de la polinización, los estudios efectuados hasta la fecha presentan dos importantes limitaciones. En primer lugar, la mayoría se ha centrado en el estudio de los efectos de las plantas exóticas sobre la composición del ensamble de polinizadores, sobre el intercambio de polen específico y consecuente éxito reproductivo de algunas especies nativas (revisado en Bjerknes et al. 2007; Morales & Traveset 2009), careciéndose de estudios que incorporen la diversidad que presentan las comunidades naturales. En segundo lugar, los estudios que han abordado los cambios en la estructura comunitaria con la presencia de una planta exótica se centran en utilizar una aproximación *in silico*, esto significa, modelar en un ordenador el efecto de la introducción y la remoción de especies exóticas, evaluando posteriormente los impactos sobre las comunidades naturales (Memmott & Waser 2002; Memmott et al. 2004; Valdovinos et al. 2009) sin incorporar observaciones de campo que evalúen los cambios sobre las relaciones planta-polinizador (pero ver Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). En este sentido, este trabajo intenta contribuir en dos aspectos. Primero, evaluará el impacto de una especie exótica sobre los procesos de polinización en un grupo de especies herbáceas en la región temperada de la zona central de Chile. En estos ecosistemas las especies exóticas han sido sindicadas como una de los más importantes factores en degradar la diversidad biológica (Sala et al. 2000). En segundo lugar, se compararán los patrones resultantes de remociones simuladas, con resultados obtenidos empíricamente mediante un diseño experimental que incluye la presencia y ausencia de una especie exótica sobre la estructura de las interacciones planta-polinizador.

Los efectos de las plantas exóticas sobre la polinización de las plantas nativas pueden estar atenuados si existe una compartimentalización de las relaciones planta-polinizador dentro de las comunidades estudiadas (Dicks et al. 2002), esto significa que, las plantas exóticas se asocian sólo con polinizadores exóticos y las plantas nativas sólo con polinizadores nativos (Hanley & Goulson 2003). Sin embargo, dicha compartimentalización no parece ser la regla en

sistemas naturales (Memmott & Waser 2002; Morales & Aizen 2006). En los sistemas estudiados se ha observado una interrelación entre especies nativas-exóticas debido principalmente a las estrategias generalistas en el uso de recursos que hacen los polinizadores (Waser et al. 1996; Ramirez 2004; Herrera 2005; Bascompte et al. 2006). Las condiciones antes descritas generan que las plantas nativas que co-existen con plantas exóticas pueden estar limitadas en su reproducción al recibir una menor proporción de polen con-específico que si se encontraran en comunidades no-invasadas. Esta situación, en términos evolutivos, se traduciría en nuevas fuerzas selectivas sobre rasgos florales (Gómez 2002), generando adaptaciones de carácter local en las plantas nativas que favorezcan la llegada de los polinizadores más efectivos (Klinkhamer et al. 1994; Thompson 1994; Caruso 2000; 2001) o que se favorezcan aquellos rasgos que permitan la autopolinización (Johnson & Steiner 2000; Morgan et al. 2005; Arroyo et al. 2006). Si el régimen de selección sobre rasgos florales es modificado por cambios en la estructura comunitaria, mediados por la presencia de plantas exóticas, es un aspecto aún inexplorado, siendo un tópico importante en términos de evaluar las consecuencias micro-evolutivas de este tipo de especies sobre la flora nativa (Medel & Nattero 2009; Vázquez et al. 2009).

Con estos antecedentes, se ha diseñado una investigación que propone evaluar, a lo largo de tres capítulos, las predicciones derivadas de la siguiente hipótesis: **“La presencia de una planta exótica (i) modifica la composición del ensamble de polinizadores de las plantas nativas y la estructura de las relaciones planta-polinizador de las comunidades. Como consecuencia de este fenómeno (ii) debiera aumentar la proporción de polen heteroespecífico que transportan los polinizadores y que es depositado sobre los estigmas de las plantas nativas generando, (iii) fuerzas selectivas significativas sobre rasgos florales que favorecen el traspaso de polen con-específico”**

I.2 SISTEMA DE ESTUDIO

La zona central de Chile, caracterizada por un clima del tipo mediterráneo (di Castri & Hajek 1976), ha sido considerada un área prioritaria para la conservación por su alto grado de endemismo (Armesto et al. 1998; Myers et al. 2000; Villagrán & Armesto 2005; Brooks et al. 2006). Las amenazas más importantes a la biodiversidad en los biomas pertenecientes a este tipo de clima la constituyen los cambios en el uso de suelos y la introducción de especies exóticas (Sala et al. 2000). En este sentido, Chile presenta entre 542 (Castro & Jaksic 2008) y 700 (Figuroa et al. 2004) plantas exóticas naturalizadas, constituyendo aproximadamente un 12% de la flora total y ascendiendo esta cifra a un 18% de la flora total en las regiones centrales (Matthei 1995; Figuroa et al. 2004). Los estudios que han evaluado los efectos de las plantas exóticas en nuestro país son escasos (revisado en Figuroa et al. 2004; Pauchard et al. 2004) y sólo un número limitado de trabajos han abordado su impacto sobre la polinización (pero ver Aizen et al. 2008; Molina-Montenegro et al. 2008; Muñoz & Cavieres 2008; Valdovinos et al. 2009; Murúa et al. 2010). Dado que existe una creciente intervención antrópica en la zona central de Chile (Echeverría et al. 2006; 2007) y un gran desconocimiento de las interrelaciones planta-animal, es necesario evaluar el impacto de las especies exóticas sobre los mutualismos planta-polinizador. Este trabajo se centró en estudiar praderas de herbáceas en una localidad cordillerana de Chile central (Fig. I.1), cercana a Termas de Chillán (36° 54' 34" S, 71° 24' 46" O, 1834 msnm). Esta zona se caracteriza por ser la transición de las zonas climáticas templadas, con una estación seca entre los meses de diciembre-febrero, época en que precipita sólo entre el 5-6% del total anual (di Castri & Hajek 1976). Las praderas de herbáceas que comprenden este estudio se encuentran en la vecindad del límite altitudinal de bosques achaparrados de lenga (*Nothofagus pumilio*, Fagaceae) y ñirre (*Nothofagus dombeyi*) producto de las condiciones abióticas a que están sometidas las especies en el sector (Donoso 1995). La planta exótica más

abundante en el sitio de estudio corresponde a *Echium vulgare* Bourg. Ex Reut (Boraginaceae). La especie es de origen europeo y se encuentra naturalizada en nuestro país desde principios del siglo XX, ocurriendo su introducción posiblemente a fines del siglo XIX (Matthei 1995). Actualmente se encuentra ampliamente distribuida entre las regiones administrativas IV y XII de Chile. Entre sus características botánicas se describe a *E. vulgare* como una herbácea perenne, auto-compatible (Leiss et al. 2004), con una altura entre 0.2 - 1.3 m (Matthei 1995). Sus flores están dispuestas en cimas axilares, presentándose como una especie ginodioca con flores hermafroditas con cinco anteras y cuatro óvulos. Las flores son protándricas aunque flores en fase masculina y femenina son encontradas frecuentemente dentro de un mismo individuo (Melser et al. 1997). Entre la flora nativa más representativa en el sitio de estudio, y sobre las que se desarrollo parte importante de esta investigación, se encuentran: (a) *Phacelia secunda* J.F. Gemel (Hydrophyllaceae), herbácea perenne de amplia distribución en América con flores en cimas. Cada flor presenta una corola fusionada con cinco estambres, un estigma con dos filamentos y un ovario con cuatro óvulos. Esta especie ha sido catalogada como parcialmente auto-compatible (Cavieres 2000); (b) *Schizanthus hookeri* Gill ex. Graham (Solanaceae), una especie endémica de Chile, con una forma de vida herbácea anual presentando flores en ramilletes vistosos. Las flores presentan una estructura zigomórfica, con cinco pétalos fusionados en un tubo floral de mayor longitud que el cáliz. De acuerdo a las características florales y las visitas que recibe se ha concluido que esta planta presenta un síndrome de polinización adaptado a las visitas de himenópteros (Pérez et al. 2006); esta especie se ha catalogado como protándrica y genéticamente auto-compatible (Pérez 2004); (c) *Stachys albicaulis* Bert. ex Benth. (Lamiaceae), una herbácea perenne que presenta flores reunidas en verticilos en número de seis, con corolas bilabiadas. La especie se ha catalogado como genéticamente auto-compatible (Arroyo & Uslar 1993).



I.3 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

HIPÓTESIS GENERAL

La presencia de una planta exótica (i) modifica la composición del ensamble de polinizadores de las plantas nativas y la estructura de las relaciones planta-polinizador de las comunidades. Como consecuencia de este fenómeno, (ii) debiera aumentar la proporción de polen heteroespecífico transportado por los polinizadores, incrementando su depósito sobre los estigmas de las plantas nativas. Este depósito debiera, (iii) promover aquellos rasgos florales que favorezcan el traspaso de polen con-específico en las poblaciones de especies nativas.

PREDICCIONES

Respecto a la hipótesis general se evaluarán las siguientes predicciones:

- (i) Las plantas nativas en presencia de una planta exótica disminuirán la riqueza, diversidad y tasa de visitas de su ensamble de polinizadores.
- (ii) Los insectos que forrajean en sitios con plantas exóticas llevarán una mayor proporción de polen de la planta exótica que insectos que forrajean en sitios sin plantas exóticas.
- (iii) Las plantas nativas recibirán una mayor proporción de polen heteroespecífico en sitios donde coexisten con plantas exóticas, en comparación a cuando se encuentran en sitios sin este tipo de especies.
- (iv) Existirá selección fenotípica de rasgos florales que favorezcan el depósito de polen con-específico en plantas nativas en presencia pero no en ausencia de una planta exótica.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar los efectos de la planta exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae) sobre la composición del ensamble de polinizadores, el éxito reproductivo, el depósito de

polen conespecífico y la selección fenotípica de rasgos florales de las plantas nativas *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae), *Schizanthus hookeri* (Solanaceae) y *Stachys albicaulis* (Lamiaceae) localizadas en los Andes de Chile central.

Objetivos específicos

1. Determinar los efectos que tiene la presencia de la planta exótica *Echium vulgare* sobre la composición y estructura de las relaciones planta-polinizador en comunidades de herbáceas.
2. Comparar las cargas de polen y su composición en polinizadores que forrajeen sitios no-invadidos e invadidos por la herbácea *Echium vulgare*.
3. Determinar si existe depósito de polen heteroespecífico proveniente de *Echium vulgare* sobre los estigmas de plantas nativas y sus consecuencias sobre el éxito reproductivo.
4. Evaluar si los regímenes de selección fenotípica sobre rasgos florales de plantas nativas asociados al traspaso de polen conespecífico cambian entre parches no-invadidas e invadidas por la planta exótica *Echium vulgare*.

CAPITULO II

CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE POLINIZADORES DE PLANTAS NATIVAS MEDIADOS POR LA PRESENCIA DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIMUM VULGARE* (BORAGINACEAE)

II.1 RESUMEN

Es ampliamente aceptado que las especies exóticas amenazan la diversidad, aunque existe un limitado número de estudios que evalúe los impactos de estas especies sobre la polinización de plantas nativas. En este trabajo se comparó la composición del ensamble de polinizadores en praderas de herbáceas para tres plantas nativas, *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae), *Schizanthus hookeri* (Solanaceae) y *Stachys albicaulis* (Lamiaceae) entre praderas no-invasadas e invasadas por la planta exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae) en la zona central de Chile. Usando un muestreo estratificado, en el año 2007, se cuantificó la riqueza, diversidad y número de visitas que recibieron las especies de plantas dentro de cuadrantes de 1 x 2 m en periodos de observación de 15-min. También se evaluó el éxito reproductivo de estas especies, para lo que se embolsaron yemas florales en ambos tipos de parches (no-invasados e invasados) como forma de verificar la dependencia de estas plantas a los polinizadores. Se estimó el porcentaje de fructificación, número de semillas por fruto y la proporción semillas/óvulos. Se observó un incremento en la riqueza y diversidad del ensamble de polinizadores de las plantas nativas en parches invasados, aunque no se observaron cambios en la equitatividad. Respecto al número de visitas expresado como tasa ($\text{visitas} \cdot \text{flor}^{-1} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$) se observó una reducción significativa en parches invasados cuando para su estimación se utilizó el total de flores o el total de flores de especies nativas dentro de los cuadrantes. Sin embargo, la probabilidad de que una flor sea visitada en

relación con las flores de su misma especie (número de flores conespecíficas) es la misma cuando se contrastaron parches no-invadidos con invadidos. Este resultado indica que en parches invadidos se reduciría la probabilidad de visita que reciben las flores nativas por un "efecto dilución" producto de la mayor abundancia y diversidad de flores en estos parches. Respecto a la reproducción de las plantas, se observó una reducción en el porcentaje de fructificación cuando las flores fueron aisladas de polinizadores de un 42·6% en *P. secunda*, 27·2% en *Schizanthus hookeri* y de un 24·5% en *Stachys albicaulis*. El número de semillas por fruto y la relación semillas:óvulos no fueron afectadas ni por el tipo de parche (no-invadido vs. invadido) ni por el aislamiento que se hizo a los animales. Los resultados obtenidos sugieren que *E. vulgare* facilita la riqueza de visitantes florales en plantas nativas, atrayendo más animales a las praderas, pero estos aumentos en riqueza no se expresan como un mayor número de visitas sobre las flores, dado que las tasas de visita de flores conespecíficas son similares entre parches no-invadidos e invadidos; este último resultado explicaría la ausencia de diferencias en éxito reproductivo cuando se compararon las plantas entre parches no-invadidos e invadidos. Los resultados expuestos en este trabajo indican que los impactos deletéreos de las plantas exóticas sobre la polinización son específicos para cada planta y que además dependen del estimador que se utilice para describir las comunidades estudiadas.

II.2 INTRODUCCIÓN

Se ha estimado que el 87,5% de las plantas con flor dependen de la polinización biótica para reproducirse (Ollerton et al. 2011). Para el proceso de polinización biótica dos componentes pueden ser reconocidos (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007): por un lado las flores requieren la visita de una o varias especies de animales que transporten el polen, reconociéndose desde plantas altamente especializadas en sus visitantes a plantas generalistas que reciben la visita de varios taxa (Vázquez & Aizen 2006). El segundo componente de la polinización biótica corresponde a la cantidad y composición del polen que los animales transportan, el que en último término será depositado sobre los estigmas de las flores determinando su éxito reproductivo (Gibson et al. 2006; Jakobsson et al. 2008). En los últimos años se ha reconocido que las especies exóticas, tanto animales como plantas, interfieren en los mutualismos planta-animal (Mitchell et al. 2006), estudiándose con especial énfasis los mutualismos planta-polinizador (Traveset & Richardson 2006; Sargent & Ackerly 2008). En presencia de plantas exóticas, se ha descrito que la conducta de los polinizadores puede modificarse, siguiendo una de las tres siguientes tendencias generales (revisadas in Bjerknes et al. 2007): (1) la planta exótica puede monopolizar los visitantes florales de una comunidad, reduciendo la riqueza de visitantes y el número de visitas que las flores nativas pueden recibir (Brown & Mitchell 2001; Chittka & Schürkens 2001; Brown et al. 2002); (2) la planta exótica genera una facilitación comunitaria, esto significa que la planta exótica atrae más polinizadores en el área que habita incrementando la riqueza de polinizadores y el número de visitas que recibe la flora circundante (Campbell & Motten 1985; Moragues & Traveset 2005); (3) o presenta un efecto neutral. Todas estas tendencias impactan en último término el éxito reproductivo de las especies que circundan a la especie exótica (Chittka & Schürkens 2001; Brunet & Sweet 2006; Traveset & Richardson 2006). En general, la monopolización y la facilitación de visitantes florales mediadas por la

presencia de una planta exótica se asocian con una disminución o un aumento en el éxito reproductivo de las plantas circundantes, respectivamente. En relación a la cantidad y composición de las cargas de polen que los animales llevan, la presencia de una planta exótica puede modificar la proporción de polen conoespecífico (de la misma especie) respecto del heteroespecífico (de otras especies) afectando la composición de polen que las plantas reciben sobre los estigmas (Grabas & Lavery 1999). El polen heteroespecífico puede obstruir físicamente el depósito de granos de polen conoespecíficos, impedir el desarrollo de tubos polínicos o generar reacciones alelopáticas de carácter gametofíticas (Wilcock & Neiland 2002). A una escala ecológica, el fenómeno de las especies exóticas y su relación con la polinización ha sido abordado principalmente a nivel poblacional (Bjerknes et al. 2007), estudiándose el efecto que tienen las plantas exóticas sobre un número reducido de especies (Chittka & Schürkens 2001; Ghazoul 2004; Didham et al. 2005; Bjerknes et al. 2007; Dohzono et al. 2008; Cariveau & Norton 2009). Sin embargo en la última década han aumentado los estudios que han usado una aproximación reticular (redes) en la caracterización de comunidades de plantas, evaluando los impactos sobre los sistemas planta-polinizador nativos que tiene la invasión de especies exóticas (Memmott & Waser 2002; Memmott et al. 2004; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Bascompte & Jordano 2007; Aizen et al. 2008; Valdovinos et al. 2009; Vilà et al. 2009).

En ecosistemas templados las especies exóticas se han considerado como una amenaza a la biodiversidad (Sala et al. 2000). Aún cuando esta propuesta es ampliamente aceptada por la comunidad científica, pocos estudios han evaluado las consecuencias específicas de la introducción de una especie exótica sobre los sistemas planta-animal. En un reciente metanálisis que compiló trabajos realizados en ecología de la polinización y especies exóticas, se observó que las plantas exóticas afectan negativamente las tasas de visitas y la reproducción de las plantas nativas (Morales & Traveset 2009), aunque los fenómenos de facilitación también han sido detectados (Moragues & Traveset

2005; Ghazoul 2006; Morales & Aizen 2006; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Molina-Montenegro et al. 2008; Cariveau & Norton 2009; Jakobsson et al. 2009). El objetivo de este trabajo es evaluar los efectos de una planta exótica sobre la composición del ensamble de polinizadores y las tasas de visitas de plantas nativas. El estudio se realizó en praderas de herbáceas de la zona templada del centro de Chile, las que se encuentran invadidas por la planta exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae). Se comparó la composición del ensamble de visitantes florales de la flora nativa entre parches no-invadidos e invadidos. Dado que las plantas herbáceas nativas estudiadas presentan una corta temporada reproductiva (2 meses aproximadamente), evaluamos también si existen diferencias en el éxito reproductivo entre las dos condiciones estudiadas (parches no-invadidos e invadidos) y la dependencia de las plantas a la presencia de polinizadores. Específicamente en este capítulo se buscó responder las siguientes preguntas: (i) ¿Existen cambios en la riqueza y diversidad de visitantes florales en plantas nativas cuando habitan parches no-invadidos/invadidos por la planta exótica *E. vulgare*?; (ii) ¿cambian las tasas de visita de las plantas nativas al comparar parches no-invadidos con invadidos?; y (iii) ¿puede la presencia de *E. vulgare* reducir el éxito reproductivo de las plantas nativas estudiadas? Estas preguntas nos permitirán indagar sobre el rol de las plantas invasoras sobre la composición de los ensambles de polinizadores de las plantas nativas y su éxito reproductivo.

II.3 MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio y Especies Estudiadas

El estudio se realizó en la localidad de Termas de Chillán (36°54'34"S 71°24'46"W; 1834 m s.n.m.), cordillera de los Andes de la zona central de Chile. Las observaciones se realizaron en praderas de herbáceas en la temporada de verano del hemisferio austral, en el año 2007. Las praderas estudiadas están

rodeadas por una matriz forestal compuesta de elementos templado-mediterráneos como *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) y *N. dombeyi* (Luebert & Pliscoff 2006). Las praderas estudiadas son resultado de deslizamientos de tierra que formaron parches sin cobertura boscosa; las plantas invasoras fueron llevadas al sitio presuntamente por el tráfico de personas por senderos de uso turístico (Valdebenito 2002). La planta exótica más abundante en el sitio de estudio es *Echium vulgare* Bourg. ex Reut (Boraginaceae). De origen europeo, esta especie fue introducida en Chile a finales del siglo XIX (Matthei 1995) y actualmente es una especie naturalizada con una amplia distribución latitudinal en nuestro país (desde los 25°17'S a los 53°01'S). Los individuos de esta especie alcanzan una altura de 0.2 a 1.3 metros; presenta un número de flores por individuo cualitativamente mayor que la flora nativa (51.2 ± 6.28 flores/individuo, media \pm e.e., $n = 68$), sus flores están dispuestas en cimas axilares, presentan hermafroditismo. La estructura floral de *E. vulgare* presenta 5 estambres y ovario con 4 óvulos; de desarrollo protoándrico (Melser et al. 1997), el sistema reproductivo es auto-compatible (Leiss et al. 2004). Se cuantificó una producción de néctar de 1.40 ± 0.04 uL/flor (media \pm e.e.; $n = 90$ flores embolsadas). La flora nativa esta representada por tres especies: (1) *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) es una especie con distribución desde México a la Patagonia, presenta flores con 5 estambres y un ovario con 4 óvulos, la corola está fusionada en un tubo y presenta un grado intermedio de auto-compatibilidad genética (Cavieres 2000); (2) *Schizanthus hookeri* Gill. ex Graham (Solanaceae) es una herbácea anual endémica de Chile, con flores zigomórficas y pétalos fusionados en un tubo floral que sobresale del cáliz; de acuerdo a la caracterización de su ensamble de visitantes florales esta especie es considerada generalista, requiere de polinizadores para su producción de semillas y sus flores presentan protoandria (Pérez et al 2009); (3) *Stachys albicaulis* Bert. ex Benth. (Lamiaceae) es una hierba con flores en verticilos, generalmente en número de seis, cada flor presenta una corola bi-labiada, el ovario presenta cuatro óvulos y la especie es considerada autocompatible

(Arroyo & Uslar 1993). Las observaciones fueron realizadas *in situ* entre el 5 de enero y 12 de febrero, época en que todas las especies mencionadas se encontraban en flor. En los periodos de observación, el visitante floral más abundante fue el abejorro exótico *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). De origen europeo, esta especie se introdujo en Chile en 1997 con el objetivo de polinizar cultivos agrícolas (Estay & Vitta 2004); este animal habita preferentemente praderas cercanas a cursos de agua (Kadoya et al. 2009), caracterizándose por su capacidad de forrajear un amplio espectro de flores en busca de néctar y polen, este último recurso es preferido en condiciones de baja humedad relativa del aire (Peat & Goulson 2005). Este abejorro presenta un extenso rango de vuelo, entre 2.5 y 5 km (Montalva et al. 2008).

Muestreo de Visitantes Florales

Se establecieron nueve parches de estudio, tres parches presentan asociación entre flora nativa y la planta exótica *E. vulgare* (denominadas en este trabajo como "parches invadidos"), cuatro parches se encuentran habitados exclusivamente con especies nativas (denominadas en este trabajo como "parches no-invadidos") y dos parches presentaron presencia exclusiva de *E. vulgare* (denominadas en este trabajo como "parches *E. vulgare* monoespecíficos"). Aunque se requieren estudios a largo plazo para determinar si una especie puede ser considerada como invasora (Vilà et al. 2008), las características que presentan las poblaciones de *E. vulgare* en el sitio estudiado tales como su elevada abundancia relativa, el establecimiento de praderas monoespecíficas, la formación de semillas y su propagación a nuevos sitios, sugiere que esta especie puede ser considerada como invasora. El establecimiento de los límites de estos parches fue relativamente simple porque existe una clara demarcación entre las praderas con el inicio de la matriz boscosa. Las dimensiones de cada parche cambiaron como resultado de la variación natural del área cubierta por las especies herbáceas, así como la composición de las especies de la comunidad (Tabla II.1).

Para muestrear las interacciones entre plantas y visitantes, se estableció un número variable de cuadrantes por parche, ordenados sobre transectos de 10 m de longitud (Tabla II.1). Como todos los parches presentaron una marcada pendiente, los transectos fueron orientados de forma paralela a la pendiente. Los cuadrantes de 1 x 2 m se establecieron consecutivamente sobre los transectos, dentro de cada cuadrante se cuantificó el número de individuos de cada especie de planta y el número de flores por individuo. Los cuadrantes que no presentaron flores fueron excluidos de los análisis. Dentro de cada cuadrante se condujo observaciones de la actividad de los visitantes florales en intervalos de 15 minutos; en estos intervalos se registró el número de aproximaciones que los animales tuvieron a las flores, considerando como visitante floral a los animales que entraron al tubo de la corola o tocaron las estructuras reproductivas. En este trabajo nos referiremos a los animales que visitaron las flores como “visitantes florales” más que “polinizadores” porque no evaluamos si los animales depositan polen efectivamente sobre los estigmas de las flores. Los censos fueron conducidos entre el 16 de enero y 10 de febrero del 2007 entre las 09.30 y 19.30, alternando las observaciones entre parches no-invadidos, invadidos y *E. vulgare* monoespecíficos, entre distintos transectos, en diferentes horas y en diferentes días por cada parche. En total, 390 censos de 15 minutos (5850 minutos en total) fueron realizados. La identidad de los visitantes florales fue determinada hasta el menor nivel taxonómico posible; cuando los visitantes florales resultaban desconocidos *in situ* estos fueron capturados para determinar su identidad posteriormente. Los especímenes capturados se encuentran en el insectario del Laboratorio de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Éxito Reproductivo

Se realizó un ensayo experimental para establecer la dependencia reproductiva de las especies estudiadas a los visitantes florales, evaluando si existen diferencias entre parches no-invadidos e invadidos. Para esto se marcó una

rama con yemas florales en 40 individuos por especie por parche (no-invadidos e invadidos). De los 40 individuos marcados, 20 fueron cubiertos con bolsas de tul en la rama escogida mientras el resto de los individuos se dejaron sin tratar. De esta forma contamos con dos tratamientos para el factor "aislamiento de polinizadores": control y embolsadas. Una vez que ocurrió la maduración de los frutos en las ramas estos fueron retirados (*E. vulgare*: 27 días después de iniciado el tratamiento; *P. secunda*: 19 días; *Schizanthus hookeri*: 23 días; *Stachys albicaulis*: 21 días), las ramas fueron guardadas en bolsas de papel y conducidas hasta el laboratorio, donde se contó el número de semillas por fruto. El conteo de las semillas permitió determinar el porcentaje de fructificación (proporción entre frutos con al menos una semilla y el número total de flores), el número promedio de semillas por fruto (calculado como el número total de semillas dividido por el número de frutos con al menos una semilla) y la proporción semillas/óvulos (semillas producidas/número de óvulos·frutos considerados). La proporción semillas/óvulos fue calculada en las especies *E. vulgare*, *P. secunda* y *Stachys albicaulis* que presentan un número invariante de 4 óvulos en cada flor. En el caso de *Schizanthus hookeri*, especie en que las semillas de varios frutos fueron perdidas debido a la herbivoría que ejercen larvas de lepidópteros, sólo se calculó el porcentaje de fructificación ya que frutos que forman al menos una semilla pueden ser reconocidos de aquellos que no forman semillas por un ensanchamiento de la cápsula.

Análisis Estadísticos

En primer lugar se estableció si los parches invadidos y no-invadidos pueden ser considerados como tratamientos contrastables entre si, con baja variabilidad en la composición floral. Para realizar esta evaluación se realizó un análisis lineal discriminante que usó como unidad los cuadrantes caracterizados dentro de las parches estudiados. Basándose en la composición de la vegetación de los cuadrantes estudiados (número total de individuos de las especies de planta *E. vulgare*, *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis*) se obtuvieron

dos ejes discriminantes que explicaron el 83·6% de la varianza total ($PC_1: \lambda_1 = 0\cdot979$; varianza explicada = 53·9%; $PC_2: \lambda_2 = 0\cdot537$; varianza explicada = 29·6%). Hubo una discriminación estadísticamente significativa entre los parches no-invadidos e invadidos (Estadígrafo de Pillai = 1·088; $F_{(20,856)} = 16\cdot006$; $p < 0\cdot001$). De este resultado se puede considerar a los parches no-invadidos e invadidos como dos tratamientos distintos para conducir nuestras comparaciones, aunque entre los parches invadidos y aquellos que presentan *P. secunda* como especie exclusiva no se detectó una discriminación significativa (Fig. II.1).

Para cada especie de planta de estudiada, se evaluó en cada tipo de parche (no-invadido e invadido) la riqueza (S), diversidad de visitantes florales (H) y tasas de visitas recibidas por las flores. La riqueza fue estimada en base a una matriz de presencia/ausencia de animales que interactúan con las plantas; la diversidad consideró la abundancia relativa de cada visitante, determinada como el número de aproximaciones que recibió cada flor. Ambas matrices fueron construidas a partir de censos de 15-min realizados sobre cuadrantes de 1 x 2 m; cada censo consistió listar las especies de visitantes florales y el total de visitas sobre cada especie de planta. Los censos sin visitas fueron tratados como cuadrantes sin individuos e incluidos en las matrices construidas (Herrera 2005). Como forma de corregir los distintos esfuerzos de muestreo y hacer comparables los registros, S y H fueron estimadas a través del método de rarefacción basado en muestras (Gotelli & Colwell 2001) usando el programa EstimateS (Colwell 2006). Cada curva de rarefacción fue construida después de 1000 iteraciones de las muestras con reemplazo. Los algoritmos de Coleman y Shannon-Weiner incluidos en el programa EstimateS fueron usados para determinar la riqueza (S') y la diversidad (H') de visitantes sobre cada especie de planta, respectivamente (Badano & Cavieres 2006). Como forma comparar S' y H' entre los tratamientos de parche (no-invadidos e invadidos) las curvas de rarefacción fueron re-escaladas desde número de muestras a número de individuos (flores) de acuerdo a la recomendación de Gotelli & Colwell (2001).

Se estableció la existencia de diferencias estadísticamente significativas para S' y H' entre los parches comparados cuando no ocurrió solapamiento de los intervalos de confianza al 95% (Badano & Cavieres 2006) al reconstruir las curvas para 50 flores (RAR_{50}). Complementariamente, para cada especie planta calculamos el índice de equitatividad de Pielou (J) como $J_n = H/\ln(S_n)$ donde n indica un número de muestras o individuos usado para el cálculo del índice (en este estudio $n = 50$). El índice de Pielou estima de forma porcentual la diversidad observada respecto a la máxima diversidad esperada; para este índice los valores van entre 0 (mayor abundancia de una especie) a 1 (todas las especies están igualmente representadas). Complementariamente se determinó el grado de similitud entre los ensambles de visitantes de cada planta estudiada entre parches no-invadidos e invadidos usando el índice de similitud proporcional propuesto por Kay & Schemske (2003). Este índice se calcula como:

$$Similitud = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^s |x_i - y_i|$$

donde x_i e y_i corresponden al porcentaje de visitas de la especie i en el ambiente X (invadido) e Y (no invadido) respectivamente. Valores cercanos a 0 indican una baja similitud entre los ensambles comparados, mientras que valores cercanos a 1 indican una gran similitud entre los ensambles estudiados. A través del protocolo de remuestreo de Monte-Carlo se estimaron los intervalos de confianza al 95% (1000 iteraciones) de este índice.

Finalmente evaluamos para cada especie de planta que tipo de interacción biótica (competencia o facilitación) estructura el ensamble de visitantes florales. Usando el índice cuantitativo de co-ocurrencia de especies (índice C) propuesto por Stone & Roberts (1990) que se basa en una matriz de presencia-ausencia de especies, se estimó el promedio de ocurrencia de cada taxa en las sub-matrices de la forma:

Muestra 1

Muestra 2

Muestra 1

Muestra 2

| | | | | | | |
|-------------|---|---|---|-------------|---|---|
| Visitante 1 | 0 | 1 | ó | Visitante 1 | 1 | 0 |
| Visitante 2 | 1 | 0 | | Visitante 2 | 0 | 1 |

Cada una de estas sub-matrices se denomina "unidad de tablero de ajedrez" (UTA). Estas UTA son calculadas para cada par de especie i y j de visitantes florales como $UTA = (r_i - D) \cdot (r_j - D)$, donde r_i y r_j son el número de muestras donde los visitantes i y j se encuentran presentes de forma exclusiva, respectivamente, mientras D representa las muestras donde ambos visitantes se encuentran presentes. Cada índice de C obtenido fue comparado con el índice esperado por azar, obtenido al aleatorizar la matriz de presencia/ausencia de los visitantes florales (1000 iteraciones), las filas (especies) fueron fijadas al sumarse mientras que las columnas (muestras) fueron equiprobablemente mantenidas (Gotelli & Entsminger 2005). Si el índice de C observado es mayor que el esperado por azar sugiere una estructuración comunitaria basada en interacciones competitivas; el resultado contrario sugiere que las comunidades se estructuran en base a interacciones positivas (Stone & Roberts 1992). Este análisis se realizó usando el programa EcoSim 7.72 (Gotelli & Entsminger 2005).

Las tasas de visita de los animales (TVA) fueron calculadas como la razón entre el número de visitas que recibieron las plantas y el número de flores por cuadrante en periodos de observación de 15-min. Dado que la composición floral de cada cuadrante es distinta, se calculó la TVA de las plantas nativas basados en (i) el número total de flores, (ii) el número total de flores de especies nativas y, (iii) el número de flores conespecíficas, para cada uno de los cuadrantes. Para la especie exótica *E. vulgare* las TVA fueron calculadas utilizando las variables (i) y (iii) anteriormente indicadas. Para las especies nativas, las TVA calculada bajo los criterios (i), (ii) y (iii) fueron evaluadas entre parches no-invasadas e invasadas utilizando una prueba de t ; previo a realizar la prueba, se verificó la homogeneidad de varianza de las variables usando la prueba de Levene incluida en el programa JMP 5.0 (SAS Institute Inc. 2002).

Los múltiples valores de significancia obtenidos fueron corregidos usando la función de Bonferroni (Shaffer 1995). Dado que las visitas de los animales están determinadas por la disponibilidad de recursos, como néctar o polen, se estimó la producción de néctar acumulado al final del día de las plantas estudiadas en parches invadidos. Para esto, embolsamos 3 flores de 10 a 35 individuos por especie durante un intervalo de 7 horas (desde la mañana a la tarde); al final de dicho intervalo se midió el volumen de néctar con capilares de 10 μ l. La producción de néctar fue comparada entre especies y entre individuos (anidado en el factor especie) usando un análisis de varianza, transformando previamente la variable de interés con la función ($\log_{10} + 1$).

El éxito reproductivo de las especies se estimó en base al porcentaje de fructificación, el número de semillas por fruto y la razón semillas:óvulos para cada especie de planta. Se evaluaron las diferencias entre parches (no-invadidos e invadidos) y la exclusión a polinizadores (flores control y flores embolsadas) usando un análisis de varianza de dos vías. Previo a realizar los análisis, y para lograr los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianza de las variables estudiadas, el número de semillas por fruto fue transformada usando la función $\log_{10} + 1$, mientras que las variables porcentaje de fructificación y razón semillas:óvulos fueron transformadas usando la función Arcsin. Estos análisis fueron ejecutados con el programa JMP 5.0 (SAS Institute Inc. 2002).

II.4 RESULTADOS

En este estudio, se observaron 27 taxa de insectos que se consideraron como visitantes florales (Apéndice II.1), pertenecientes a los órdenes Coleoptera (14.3% de los insectos), Diptera (17.9%), Hymenoptera (50.0%) y Lepidoptera (17.8%) registrados en 2446 aproximaciones a las flores en 266 censos de 15-min (Fig. II.2); un 68.2% de 390 censos realizados recibieron al menos una

visita.

La riqueza de visitantes florales observada (S_{OBS}) en plantas nativas aumentó en praderas invadidas respecto a praderas no-invasadas (Tabla II.2 y Fig. II.2); este resultado se confirmó con la riqueza estimada a través del método de rarefacción para las especies nativas *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis* (Tabla II.2). Dado que el número de censos realizados en la especie *P. secunda* en parches no-invasados fue insuficiente para estimar la riqueza y la diversidad de especies a través del método de rarefacción, las comparaciones para esta especie fueron descartadas. La exótica *E. vulgare* presentó un incremento en la riqueza de la fauna de sus visitantes florales cuando co-habita con especies nativas respecto a parches donde constituye praderas monoespecíficas (Tabla II.2). La diversidad y equitatividad (H y J), que reflejan la homogeneidad en la distribución de especies a través de las unidades de medición (cuadrantes en nuestro estudio), mostraron resultados disímiles entre las especies estudiadas. Sólo *Schizanthus hookeri* presentó un aumento estadísticamente significativo en la diversidad de especies en parches invadidos (Tabla II.2).

Para las plantas nativas estudiadas, el porcentaje de similitud del ensamble de visitantes florales entre parches no-invasados e invadidos fue cercana al 50% (Tabla II.3). En promedio, las especies nativas presentaron una similitud del 57% (CV = 2.8%; n = 3). La similitud entre las especies nativas en parches no-invasados fue menor (54%; CV = 4.1%; n = 3) a la observada en parches invadidos (58%; CV = 3.3%, n = 3) lo que sugiere que existe algún grado de homogenización biótica entre los ensambles de visitantes florales de las plantas nativas en las parches invadidos.

La estructuración de los ensambles de visitantes florales fue distinta para cada planta nativa estudiada y dependió además del estatus del parche (no-invasado e invadido). En general, la estructuración de los ensambles de polinizadores se basó en interacciones neutrales (*E. vulgare* y *P. secunda*) o mutuales (*Stachys albicaulis* y *Schizanthus hookeri*), no existiendo

estructuración basada en la competencia. La especie *Stachys albicaulis* presentó un ensamble de visitantes florales estructurado en base a interacciones positivas tanto en parches no-invadidos ($C_{\text{Observado}} = 9.220$; $C_{\text{Esperado}} = 11.744$ $p = 0.029$) como invadidos ($C_{\text{Observado}} = 54.163$; $C_{\text{Esperado}} = 67.410$ $p < 0.001$); *Schizanthus hookeri* presentó una ensamble estructurado aleatoriamente en parches sin invadir ($C_{\text{Observado}} = 17.935$ $C_{\text{Esperado}} = 17.023$ $p = 0.185$) y basada en interacciones positivas en parches invadidos ($C_{\text{Observado}} = 29.556$ $C_{\text{Esperado}} = 46.462$ $p < 0.001$); *P. secunda* presentó una estructuración aleatoria del ensamble de visitantes florales en parches sin invadir ($C_{\text{Observado}} = 3.678$ $C_{\text{Esperado}} = 3.841$ $p = 0.626$) como invadidos ($C_{\text{Observado}} = 22.551$ $C_{\text{Esperado}} = 25.290$ $p = 0.072$). La planta exótica *E. Vulgare* presentó una estructuración aleatoria de su ensamble de visitantes florales tanto en parches donde conforma praderas monoespecíficas ($C_{\text{Observado}} = 13.150$ $C_{\text{Esperado}} = 14.602$ $p = 0.082$) y donde se encuentra co-existiendo con flora nativa ($C_{\text{Observado}} = 69.368$ $C_{\text{Esperado}} = 71.743$ $p = 0.274$).

La tasa de visita de los animales (TVA) disminuyó en los parches invadidos respecto a los no-invadidos en todas las especies nativas estudiadas y dependió del tipo de flores consideradas para calcular dicha tasa (Fig. II.3). Cuando se consideró el número de flores totales y nativas para *P. secunda*, existió una disminución en la TVA en los parches invadidos (flores totales: $t = -7.384$ $p < 0.001$; flores nativas: $t = -2.907$ $p = 0.004$); lo mismo se observó para *Schizanthus hookeri* (flores totales: $t = -4.472$, g.l. = 244, $p < 0.001$; flores nativas: $t = -3.270$, g.l. = 244, $p = 0.001$) y *Stachys albicaulis* (flores totales: $t = -7.328$, g.l. = 243, $p < 0.001$; flores nativas: $t = -4.012$, g.l. = 243, $p < 0.001$) aunque no se detectaron diferencias significativas entre parches no-invadidos e invadidos cuando la TVA fue calculada a partir del número de flores con-específicas en ninguna de las especies nativas estudiadas (*P. secunda*: $t = -0.915$, g.l. = 171, $p = 0.361$; *Schizanthus hookeri*: $t = 0.984$, g.l. = 244, $p = 0.323$; *Stachys albicaulis*: $t = 0.290$, g.l. = 243, $p = 0.722$). Estos resultados indican que la probabilidad de recibir una visita para cada flor se reduce en una

comunidad invadida respecto a las flores de las plantas que se encuentran en parches invadidos. En términos con-específicos la probabilidad de recibir una visita es la misma para una flor de las especies estudiadas cuando se encuentran en parches no-invadidos e invadidos (Fig. II.3). Para la planta exótica *E. vulgare* hubo una reducción significativa en la TVA en las praderas donde co-existe con flora nativa (praderas invadidas) respecto de las praderas de *E. vulgare* monoespecíficas (Fig. II.3) sólo cuando se consideró el número total de flores por cuadrante ($t = 5.310$, g.l. = 301, $p < 0.001$) pero no cuando se consideraron sólo las flores con-específicas de *E. vulgare* ($t = 0.949$, g.l. = 301, $p = 0.343$). En general, tanto para las especies nativas y para la exótica *E. vulgare*, no existieron diferencias en las TVA cuando se consideraron sólo las flores con-específicas.

La producción de néctar difirió entre las especies estudiadas (resumen del análisis de varianza: g.l. = 3; S.C. = 35.6; $F = 116.0$; $p < 0.001$) aunque esta comparación no consideró restricciones filogenéticas en la variable medida. La mayor producción ocurrió en la planta exótica *E. vulgare* (1.47 ± 0.04 , media \pm e.e.; $n = 90$) que en las plantas nativas. La producción de néctar en las especies nativas, en orden descendente fue mayor en *Schizanthus hookeri* (0.87 ± 0.15 , media \pm e.e.; $n = 27$), *Stachys albicaulis* (0.47 ± 0.02 ; $n = 105$) y *P. secunda* (0.02 ± 0.01 , $n = 43$).

Respecto al éxito reproductivo, se cuantificaron 5217 frutos de 115 individuos (2898 semillas) para *P. secunda*, 3005 frutos de 193 individuos en *Schizanthus hookeri* (4536 semillas), 3359 frutos de 160 individuos en *Stachys albicaulis* (3427 semillas) y 10847 frutos en *E. vulgare* (7654 semillas). En las especies estudiadas, solamente el porcentaje de fructificación fue afectado por alguno de los factores estudiados o ambos, aunque no existió interacción entre estos (Tabla II.4). El porcentaje de fructificación presentó una disminución significativa en plantas excluidas de polinizadores (reducción del 27.2% en *P. secunda*; 42.6% en *Stachys albicaulis*; 24.5% en *Schizanthus hookeri*) respecto al tratamiento control (Fig. II.4). Para la planta exótica *E. vulgare* se observó

una disminución del 16.2% en el porcentaje de fructificación entre plantas no-excluidas y excluidas de polinizadores (Tabla II.4 y Fig. II.4). En *Schizanthus hookeri* el porcentaje de fructificación varió estadísticamente sólo cuando se contrastó el tratamiento de exclusión (media \pm e.e. [n], flores no-excluidas: 0.31 ± 0.02 [96]; flores excluidas: 0.07 ± 0.01 [95], Tabla II.4), aunque no se observaron efectos del estatus de las parches (parches no-invadidos: 0.15 ± 0.02 [74]; parches invadidos: 0.22 ± 0.02 [117]) ni la interacción entre estos factores (Tabla II.4). Para las especies *P. secunda*, *Stachys albicaulis* y *E. vulgare* tanto la producción de semillas por fruto y la relación semillas/óvulos no variaron en función de los factores estudiados ni por la interacción de estos factores (Tabla II.5 y Fig. II.4).

II.5 DISCUSIÓN

En esta sección se evaluó el efecto que ejerce la planta exótica *E. vulgare* en la composición del ensamble de polinizadores de tres especies de plantas nativas y su éxito reproductivo. Las plantas exóticas junto con otros factores antropogénicos tales como los cambios en el uso del suelo, pastoreo, fragmentación del hábitat y uso de pesticidas se han considerado como una amenaza a la polinización biótica (Aizen & Feinsinger 1994; Wilcock & Neiland 2002; Steffan-Dewenter et al. 2005; Chacoff & Aizen 2006). Los cambios que las plantas exóticas ejercen sobre los ensambles de polinizadores pueden modificar el éxito reproductivo de las plantas nativas (Kearns et al. 1998; Chittka & Schürkens 2001; Knight et al. 2005) lo que ha sido evidenciado recientemente en estudios que resumen los resultados obtenidos en una serie de publicaciones (Bjerknes et al. 2007; Morales & Traveset 2009). Dado que las plantas exóticas han mostrado un incremento en su capacidad de invasión en distintos ecosistemas en los últimos años (Millenium Ecosystem Assesment 2005) es indispensable evaluar los mecanismos por los cuales estas especies

modifican los ensambles de polinizadores, especialmente en comunidades donde aún no se cuenta con este tipo de información (Morales & Traveset 2009).

Los resultados obtenidos evidencian que *E. vulgare* aumenta la riqueza de visitantes florales de las plantas nativas (Tabla II.2). Esto se debería en parte a la presencia de una mayor riqueza y diversidad de plantas en parches invadidos, donde plantas exóticas y nativas podrían estar actuando sinérgicamente facilitando la llegada de nuevos visitantes florales. La relación entre los incrementos de la riqueza de plantas con la riqueza de visitantes florales es explicada por el aumento de recursos polínicos y néctar en un área (Eickwort & Ginsberg 1980; Hegland & Totland 2005; Holzschuh et al. 2007; Ghazoul 2006; Ebeling et al. 2008) y ha sido evidenciada para otros sistemas estudiados, tal como praderas invadidas en Inglaterra por la planta exótica *Impatiens glandulifera* (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Desde la perspectiva de los visitantes florales, la facilitación mediada por plantas se ve favorecida cuando la conducta de los animales es generalista en el uso de recursos florales (Ghazoul 2006) y también por la incapacidad que estos presentan para discriminar distintos morfotipos florales existentes dentro de una comunidad de plantas (Feldman et al. 2004). Esta última propiedad de los animales permite que flores con menor frecuencia relativa dentro de una comunidad y/o con menos recompensa sean visitadas de forma similar que aquellas flores con un alto grado de atractivo hacia los animales (Thomson 1978; Anderson & Johnson 2006; Molina-Montenegro et al. 2008). Para establecer si *E. vulgare* puede considerarse una planta facilitadora de la polinización se debe evaluar el grado de dependencia que las otras plantas de la comunidad tienen por esta especie (Feldman et al. 2004) lo que requiere estudios a largo plazo que determinen la persistencia de las plantas nativas frente a la remoción experimental de la planta exótica. Dado que las comparaciones realizadas en este estudio fueron entre parches no-invadidos (baja riqueza y diversidad de plantas) con invadidas (mayor riqueza y diversidad de plantas, Tabla II.1), en esta última condición

podría aumentar la disponibilidad de recursos, especialmente cuando observamos que la planta exótica *E. vulgare* presentó la mayor producción de néctar entre las plantas estudiadas, lo que estaría favoreciendo indirectamente a aquellas especies que producen una menor cantidad de néctar, como *P. secunda* y *Stachys albicaulis* en los parches invadidos. Por otro lado, la conducta de los visitantes florales estudiados fue principalmente la de generalistas (Fig. II.2) con un 18.5% de 27 taxa estrictamente especialistas, mientras que la mayoría de los visitantes florales fue observado sobre las flores de las cuatro plantas estudiadas (30% de los taxa de visitantes), en tres plantas (26%) o en dos de las plantas estudiadas (22%). Ambos componentes (aumento de la diversidad en parches invadidos y el comportamiento generalista de visitantes florales) explicarían los aumentos en la riqueza de visitantes florales en las parches invadidos. La diversidad (H') del ensamble de visitantes, que refleja el grado de equitatividad en la abundancia de especies, presentó un incremento significativo para *Schizanthus hookeri* en parches invadidos respecto a no-invadidos sólo para *Schizanthus hookeri*; no se detectaron diferencias estadísticamente significativas para *Stachys albicaulis* entre los parches comparados. La planta *Schizanthus hookeri* presentó un ensamble de visitantes florales dominado por el himenóptero *Alloscirtetica gayi* en las parches no-invadidos, lo que generaría baja diversidad en esta condición, mientras que en parches invadidos fue visitado de forma más equitativa por las especies del ensamble de polinizadores lo que explica el aumento de diversidad en esta última condición (Fig. II.2). En las parches invadidos el principal visitante floral fue el abejorro *Bombus terrestris* que se caracteriza por su gran abundancia relativa y su conducta generalista, y que monopolizó las visitas en la mayoría de las plantas en desmedro de los visitantes florales nativos (Fig. II.2). Los patrones de interacción descritos con pocas especies de visitantes generalistas y varias especialistas con pocas visitas es común comunidades bióticas donde se ha estudiado la interacción entre plantas-animales (Vázquez & Aizen 2004; Bascompte et al. 2006; Olesen et al. 2007; Jordano et al. 2009).

Esta característica de las interacciones se encuentra altamente conservada en los ecosistemas terrestres (Rezende et al. 2007) y generaría que aunque exista recambio en la identidad de las especies, siempre se mantendrá un grupo de especies generalistas común a todas las unidades comparadas (parches, parcelas, paisajes) lo que se va a reflejar en una similitud intermedia entre los ensambles, pero con muy poca variabilidad en dicha similitud (Hingston & Potts 1998). La similitud de los ensambles de visitantes de las especies estudiadas en este trabajo presentó una baja variabilidad (Tabla II.3) y se explicaría por una composición dominada por pocas especies con gran abundancia relativa, representada por los himenópteros *Alloscirtetica gayi*, *Bombus terrestris*, *B. dahlbomii*, *Centris cineraria* y *Chalepogenus sp.* y un gran número de especies con escasa abundancia relativa. La similitud intermedia y con baja variabilidad entre los ensambles de visitantes florales para una misma especie de planta y entre plantas (Tabla II.2) se relaciona directamente con la existencia de asimetría en las interacciones (Jordano et al. 2009). El número de interacciones que una especie tiene dentro de una comunidad es una información valiosa ya que permite adoptar estrategias de conservación enfocadas a preservar aquellas especies que presentan un mayor red de relaciones lo que permitiría la persistencia de toda la comunidad (Dupont et al. 2003; Bascompte & Jordano 2007; Olesen et al. 2007). Futuras investigaciones deberán profundizar respecto al rol del abejorro exótico *B. terrestris* sobre la efectividad como polinizador y sus consecuencias sobre la reproducción de plantas nativas. Además se detectó que las relaciones entre visitantes florales no es competitiva para ninguna de las plantas, sugiriendo que los animales exóticos que invaden la comunidad de plantas estudiada fueron integrados al ensamble de animales, generando dependencia de las plantas nativas a estos animales (Traveset & Richardson 2006). El abejorro *B. terrestris* no compite con los animales residentes de la comunidad, acotaría la explotación sobre aquellos recursos que no son usados por los polinizadores nativos (Mitchell et al. 2006) o explotaría los recursos de forma más eficiente (Funk & Vitousek 2007) impidiendo que se

genere competencia interespecífica entre los miembros de un ensamble de visitantes.

La tasas de visitas que reciben las flores nativas presentan una reducción en parches invadidos respecto a las no-invadidos cuando se consideraron todas las flores de la comunidad, pero no se observaron diferencias cuando sólo se consideraron las flores con-específicas de las especies observadas (Fig. II.3). Este resultado sugiere la existencia de un "efecto dilución" (Mitchell et al. 2002; Kirchner et al. 2005) mediado por la existencia de una mayor diversidad de flores en los parches invadidos: las tasas de visita se reducen en términos *per capita* producto de una mayor abundancia en disponibilidad floral. Sin embargo, el número de visitas que recibió cada especie por unidad de tiempo no varía entre parches no-invadidos e invadidos cuando se consideraron el número de flores conespecíficas. Este resultado también puede explicar las tendencias observadas en el éxito reproductivo de las plantas estudiadas: no se evidenciaron cambios estadísticamente significativos en el porcentaje de fructificación, número de semillas por fruto y la proporción semillas/óvulos entre parches no-invadidos e invadidos, lo que se relacionaría con el hecho de que las especies estudiadas recibieron la misma polinización entre las condiciones contrastadas (Fig. II.4). Contrariamente, el aislamiento de las flores tiene una consecuencia importante en el éxito reproductivo de las plantas estudiadas, especialmente en la formación de frutos (Tabla II.4), lo que indica el importante rol de los polinizadores en mantener la reproducción y prevalencia de las plantas de la comunidad estudiada.

Si bien este estudio evidenció algunos efectos positivos de la exótica *E. vulgare* sobre la riqueza del ensamble de visitantes de las especies nativas *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis*, así como la ausencia de efectos deletéreos sobre la reproducción de estas especies, otros efectos directos que no fueron cuantificados en este estudio podrían estar favoreciendo la prevalencia de *E. vulgare* en el sitio estudiado. En muchas praderas y senderos observados la planta *E. vulgare* conforma poblaciones de una

diversidad muy baja donde no se observa coexistiendo con especies nativas y siendo visitada principalmente por *B. terrestris*. Se observaron praderas que mantienen una condición mixta entre flora nativa y *E. vulgare* (como las praderas invadidas descritas en este estudio) y otras praderas que no presentaban presencia de esta especie, pero en la siguiente temporada (2008) se observó un aumento cualitativo de la especie exótica, lo que sugiere que esta especie tiene un tiempo de establecimiento y dispersión corto. Estas observaciones junto al hecho de que *E. vulgare* presenta gran cantidad de tricomas en sus órganos vegetativos y una alta abundancia relativa indican que esta especie se comporta como invasora en la zona estudiada. El establecimiento de esta especie sería consecuencia de perturbaciones (Pauchard & Alaback 2004) tanto de origen antrópico (apertura de caminos y el pastoreo) como natural (desplazamientos de terreno) que han sido observados en el sitio de estudio. Este último factor no sólo favorecería la existencia de *E. vulgare* como invasora, si no que de otras especies como *Hypericum perforatum* (Clusiaceae) y *Verbascum virgatum* (Scrophulariaceae) también observadas en la región estudiada. Si bien los estudios de interacciones directas podrían dar más luces respecto a los mecanismos de invasión de plantas exóticas, es igualmente necesario establecer el impacto sobre las interacciones biológicas. La relación *Echium vulgare*-*Bombus terrestris* ha sido descrita en otros ecosistemas como Nueva Zelanda (Primack 1983), Inglaterra (Peat et al. 2005; Carvell et al. 2006) y Holanda (Klinkhamer et al. 2001), en los cuales siempre *B. terrestris* presenta una preferencia favorable por los recursos de *E. vulgare*. Esta relación generaría una producción constante de semillas de esta planta dentro de la comunidad, expandiendo la distribución de la planta en un intervalo de tiempo corto, de acuerdo a los modelos teóricos propuestos en dinámicas poblacionales (Liebhold & Bascompte 2003; Taylor & Hastings 2005). Interacciones como el sistema exótico descrito aquí contribuirían a acrecentar la similitud entre distintos biomas (Cassey et al. 2007), incrementando la homogenización biótica de las comunidades. Sólo la mejor comprensión de los

impactos de las especies exóticas permitirán mitigar las amenazas de estas sobre la biota nativa, permitiendo desarrollar la estrategias que mejor permitan resolver este problema.

II.6 CONCLUSIONES

En este estudio detectamos un incremento de la riqueza de visitantes florales en las plantas nativas *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis* cuando co-existen con la planta exótica *E. vulgare*, en relación a sitios no-invadidos. Sin embargo, dichos aumentos en riqueza no se tradujeron en incrementos en tasas de visita que recibieron las plantas nativas, las que se reducen globalmente en presencia de la especie exótica probablemente por un “efecto dilución” generado por la mayor oferta floral de las parches invadidos; se observó que la posibilidad de recibir una visita entre flores con-específicas nativas es la misma en presencia o ausencia de la planta exótica *E. vulgare*. Este resultado explicaría, en parte, que no se hayan detectado diferencias en parámetros reproductivos tales como el número de semillas por fruto y la razón semillas/óvulos para las plantas nativas estudiadas cuando se contrastaron parches invadidos con parches no-invadidos. A la luz de estos resultados, se deben descartar efectos deletéreos de la planta exótica *E. vulgare* sobre la polinización de las plantas nativas en el sitio de estudio que abarcó este trabajo.

Tabla II.1

Caracterización de los parches estudiados en este trabajo. Se detalla la condición de invasión de los parches, el área, las especies de plantas, el número de transectos estudiados y de cuadrantes establecidos en cada una de estas. Respecto a la composición de la comunidad vegetal se informa la riqueza y diversidad

| Parche | Estatus | Área (m ²) | Especies estudiadas | Transectos /Cuadrantes | Riqueza de plantas | Diversidad (índice de Shannon-Wiener) |
|--------|----------------------------------|------------------------|--|------------------------|--------------------|---------------------------------------|
| TC01 | Invadida | 2412 | <i>E. vulgare</i> ; <i>P. secunda</i> ; <i>Schizanthus hookeri</i> ; <i>Stachys albicaulis</i> | 3/53 | 8 | 2.44 |
| TC02 | No Invadida | 855 | <i>Schizanthus hookeri</i> | 2/36 | 1 | 0 |
| TC03 | Invadida | 1922 | <i>E. vulgare</i> ; <i>Schizanthus hookeri</i> ; <i>Stachys albicaulis</i> | 3/83 | 4 | 1.73 |
| TC04 | No Invadida | 624 | <i>Schizanthus hookeri</i> | 1/24 | 2 | 0.25 |
| TC05 | <i>E. vulgare</i> monoespecífica | 1080 | <i>E. vulgare</i> | 2/22 | 2 | 0.06 |
| TC06 | <i>E. vulgare</i> monoespecífica | 918 | <i>E. vulgare</i> | 1/15 | 1 | 0 |
| TC07 | Invadida | 10379 | <i>E. vulgare</i> ; <i>P. secunda</i> ; <i>Schizanthus hookeri</i> ; <i>Stachys albicaulis</i> | 5/144 | 9 | 1.88 |
| TC08 | No Invadida | 962 | <i>Stachys albicaulis</i> | 2/25 | 3 | 0.95 |
| TC09 | No Invadida | 464 | <i>P. secunda</i> | 2/20 | 5 | 1.45 |

Tabla II.2

Composición del ensamble de visitantes florales de tres plantas nativas comparando praderas no-invasadas e invasadas por la planta exótica *E. vulgare*, y para *E. vulgare* comparando praderas monoespecíficas con parches donde esta especie co-existe con flora nativa. Para cada especie se indica la riqueza observada (S_{OBS}) y estimada (S'_{RAR50}), la diversidad estimada (H'_{RAR50}) y la equitatividad (J'_{RAR50}) estimada para 50 flores usando la metodología de rarefacción; se indican los intervalos de confianza al 95% ($IC_{95\%}$)

| Especie | Estatus del parche | Frecuencia Absoluta (Planta) | Censos Realizados | Censos con Flores visitadas al Menos una Visita (%) | Flores visitadas | S_{OBS} | S'_{RAR50} ($\pm IC_{95\%}$) | H'_{RAR50} ($\pm IC_{95\%}$) | J'_{RAR50} |
|----------------------|--------------------|------------------------------|-------------------|---|------------------|-----------|----------------------------------|----------------------------------|--------------|
| <i>P. secunda</i> | No Invasada | 65.0% | 19 | 13 (68.4%) | 39 | 9 | - | - | - |
| | Invasada | 51.7% | 154 | 66 (42.8%) | 180 | 13 | 9.67 \pm 0.26 | 1.14 \pm 0.08 | 0.50 |
| <i>S. hookeri</i> | No Invasada | 76.7% | 60 | 42 (70.0%) | 229 | 13 | 9.40 \pm 0.20 | 1.25 \pm 0.16 | 0.55 |
| | Invasada | 38.9% | 186 | 67 (36.0%) | 178 | 16 | 10.55 \pm 0.31 | 1.64 \pm 0.05 | 0.69 |
| <i>S. albicaulis</i> | No Invasada | 70.0% | 25 | 24 (96.0%) | 136 | 10 | 8.64 \pm 0.24 | 1.58 \pm 0.11 | 0.73 |
| | Invasada | 46.7% | 220 | 125 (56.8%) | 559 | 20 | 11.69 \pm 0.45 | 1.41 \pm 0.12 | 0.57 |
| <i>E. vulgare</i> | Monoespecífica | 100.0% | 37 | 36 (97.2%) | 300 | 14 | 9.74 \pm 0.42 | 1.29 \pm 0.23 | 0.52 |
| | Invasora | 60.0% | 266 | 197 (74.0%) | 1205 | 20 | 11.84 \pm 0.39 | 1.03 \pm 0.17 | 0.45 |

Tabla II.3

Porcentaje de similitud intra- e inter-específica de los ensambles de visitantes florales de las plantas nativas estudiadas y de la planta exótica *E. vulgare*. La diagonal representa la comparación intra-específica entre parches no-invadidos e invadidos para las especies nativas. Para *E. vulgare* la comparación contrastó praderas monoespecíficas con praderas donde esta especie co-existe con especies nativas. Sobre la diagonal se indican comparaciones inter-específicas en parches no-invadidos, bajo la diagonal se indican comparaciones inter-específicas para parches invadidos. Para cada comparación se informa el índice de similitud estimado y su intervalo de confianza al 95%

| Especie | <i>P. secunda</i> | <i>S. hookeri</i> | <i>S. albicaulis</i> | <i>E. vulgare</i> |
|----------------------|--------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
| <i>P. secunda</i> | 57.5 (53.4 – 69.7) | 55.1 (51.4 – 63.4) | 51.6 (50.5 – 52.8) | - |
| <i>S. hookeri</i> | 55.6 (51.3 – 70.3) | 58.8 (52.9 – 77.8) | 55.7 (52.2 – 63.8) | - |
| <i>S. albicaulis</i> | 57.9 (52.6 – 71.0) | 59.4 (52.4 – 70.4) | 55.6 (52.1 – 60.3) | - |
| <i>E. vulgare</i> | 56.3 (52.1 – 81.6) | 55.6 (51.5 – 66.8) | 58.3 (52.8 – 73.4) | 86.7 (54.2 – 91.7) |

Tabla II.4

Resumen de los análisis de varianza que evaluaron los efectos del estatus del parche (no-invadido e invadido) y la exclusión a los polinizadores sobre el porcentaje de fructificación de plantas; la variable fue transformada usando la función trigonométrica Arcsen (g.l.: grados de libertad; SC: suma de cuadrados). Valores en negrita representan significancia después de la corrección de Bonferroni ($\alpha = 0.05$)

| Especies | Fuente de Variación | g.l. | Fructificación (%) | | |
|----------------------------|---------------------|------|--------------------|---------|------------------|
| | | | SC | F | P |
| <i>Phacelia secunda</i> | Estatus | 1 | 0.360 | 5.996 | 0.016 |
| | Exclusión | 1 | 3.018 | 50.159 | <0.001 |
| | Interacción | 1 | 0.430 | 7.148 | 0.008 |
| | Error | 110 | 6.620 | | |
| <i>Stachys albicaulis</i> | Estatus | 1 | 1.556 | 12.731 | <0.001 |
| | Exclusión | 1 | 2.527 | 20.673 | <0.001 |
| | Interacción | 1 | 0.286 | 2.339 | 0.128 |
| | Error | 155 | 18.950 | | |
| <i>Schizanthus hookeri</i> | Estatus | 1 | 0.258 | 7.383 | 0.007 |
| | Exclusión | 1 | 2.772 | 79.132 | <0.001 |
| | Interacción | 1 | 0.006 | 0.184 | 0.667 |
| | Error | 187 | 1.030 | | |
| <i>Echium vulgare</i> | Estatus | 1 | 0.078 | 1.254 | <0.264 |
| | Exclusión | 1 | 13.046 | 208.440 | <0.001 |
| | Interacción | 1 | 0.168 | 2.693 | 0.102 |
| | Error | 197 | 12.330 | | |

Tabla II.5

Resumen de los análisis de varianza evaluaron el efecto del estatus del parche (no-invasivo e invasivo) y la exclusión a los polinizadores sobre la relación semillas/fruto y semillas:óvulos; esta última variable fue transformada usando la función $\text{Arcsen}\sqrt{\text{g.l.: grados de libertad; SC: suma de cuadrados}}$

| Especies | Fuente de Variación | Semillas/Fruto | | | | | | Semillas:Óvulos | | | | | |
|---------------------------|---------------------|----------------|--------|-------|-------|------|--------|-----------------|-------|------|--------|-------|-------|
| | | g.l. | SC | F | P | g.l. | SC | F | P | g.l. | SC | F | P |
| <i>Phacelia secunda</i> | Estatus | 1 | 0.000 | 0.002 | 0.960 | 1 | 0.000 | 0.003 | 0.955 | 1 | 0.000 | 0.003 | 0.955 |
| | Exclusión | 1 | 0.014 | 0.132 | 0.717 | 1 | 0.000 | 0.116 | 0.733 | 1 | 0.000 | 0.116 | 0.733 |
| | Interacción | 1 | 0.045 | 0.416 | 0.520 | 1 | 0.003 | 0.443 | 0.507 | 1 | 0.003 | 0.443 | 0.507 |
| | Error | 96 | 10.080 | | | 96 | 12.127 | | | 96 | 12.127 | | |
| <i>Stachys albicaulis</i> | Estatus | 1 | 0.319 | 0.963 | 0.328 | 1 | 0.049 | 1.593 | 0.209 | 1 | 0.049 | 1.593 | 0.209 |
| | Exclusión | 1 | 0.188 | 0.570 | 0.452 | 1 | 0.006 | 0.216 | 0.642 | 1 | 0.006 | 0.216 | 0.642 |
| | Interacción | 1 | 0.546 | 1.649 | 0.201 | 1 | 0.032 | 1.036 | 0.310 | 1 | 0.032 | 1.036 | 0.310 |
| | Error | 118 | 40.661 | | | 118 | 0.030 | | | 118 | 0.030 | | |
| <i>Echium vulgare</i> | Estatus | 1 | 0.138 | 0.515 | 0.474 | 1 | 0.018 | 1.093 | 0.297 | 1 | 0.018 | 1.093 | 0.297 |
| | Exclusión | 1 | 0.835 | 3.099 | 0.080 | 1 | 0.076 | 4.653 | 0.032 | 1 | 0.076 | 4.653 | 0.032 |
| | Interacción | 1 | 0.006 | 0.023 | 0.877 | 1 | 0.003 | 0.239 | 0.625 | 1 | 0.003 | 0.239 | 0.625 |
| | Error | 166 | 44.750 | | | 166 | 2.716 | | | 166 | 2.716 | | |

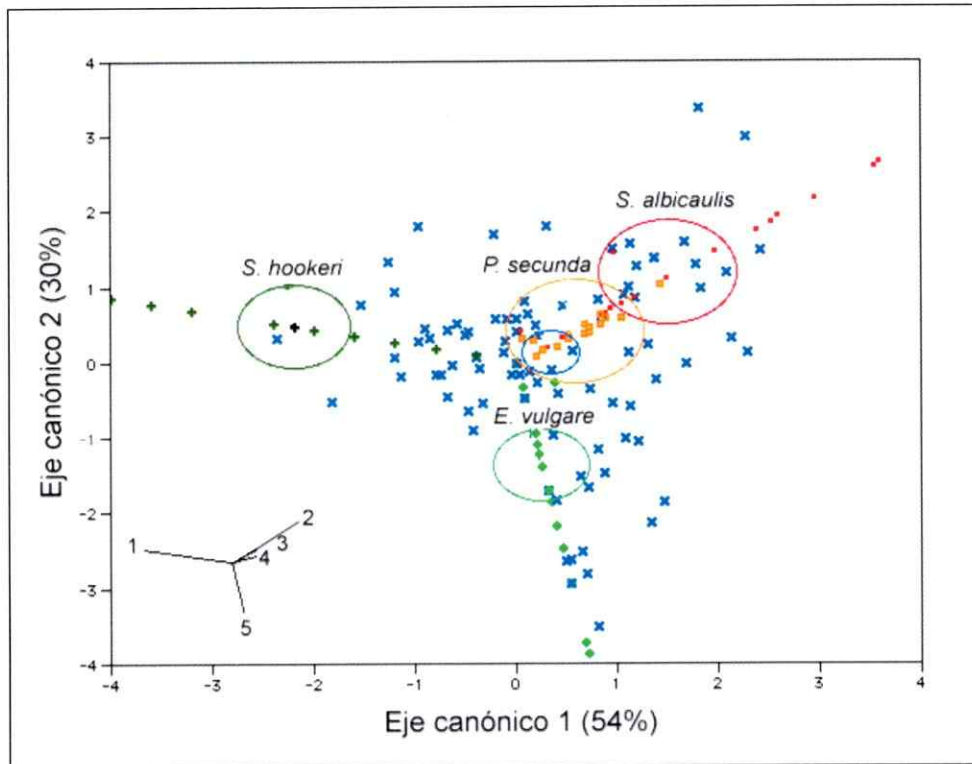


Figura II.1. Resultado del análisis discriminante conducido para determinar diferencias entre parches con distinto tipo de vegetación (x: parches invadidos; ♦: *E. vulgare* monoespecíficas; +: *Schizanthus hookeri*; ■: *Stachys albicaulis*; □: *P. secunda*). Se representan dos ejes canónicos ($\lambda_{EC1} = 0.98$; $\lambda_{EC2} = 0.53$; 84% de la varianza explicada). Cada elipse representa la posición relativa de las características vegetacionales de los parches, ordenadas en el espacio definido por todos los cuadrantes con vegetación cuantificados. Las elipses de distinto color representan los distintos tipos de parches (azul: parches mixtos; naranja: *P. secunda*; verde oscuro: *Schizanthus hookeri*; rojo: *Stachys albicaulis*; verde claro: *E. vulgare*). Las variables utilizadas para el análisis y numeradas de 1 a 5 en las coordenadas ubicadas en la esquina inferior izquierda del gráfico son: (1) abundancia relativa (AR) de *Schizanthus hookeri*, (2) AR de *Stachys albicaulis*, (3) AR de *P. secunda*, (4) número promedio de flores por cuadrante, (5) AR de *E. vulgare*

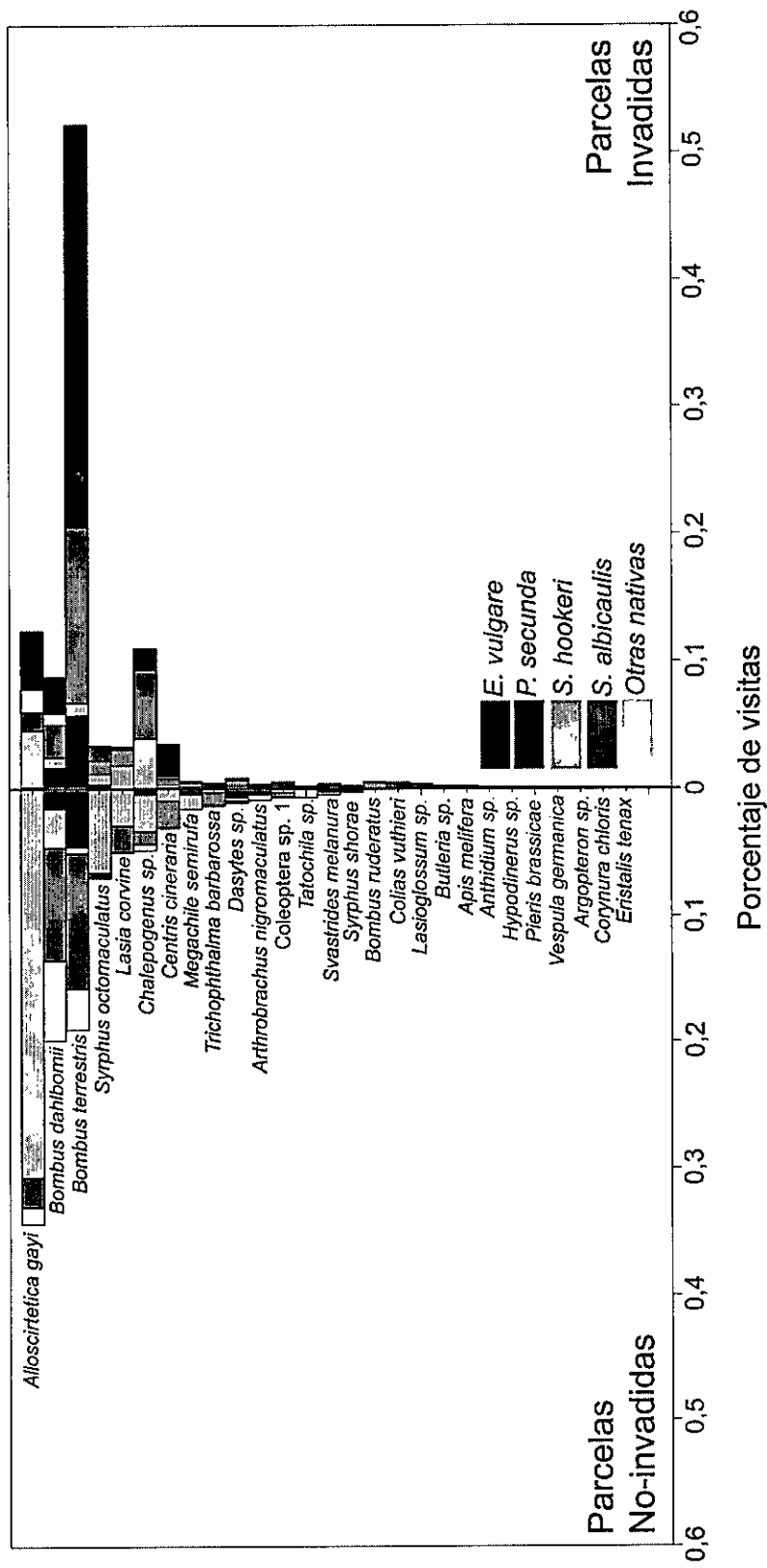


Figura II.2. Porcentaje de visitas y preferencia floral para cada taxa animal detectado en los parches no-invasidos (panel izquierdo) e invasidos (panel derecho). Se calculó el porcentaje de visitas considerando todas las visitas que recibieron los parches en cada una de las condiciones contrastadas (número de visitas en parches no-invasidos = 457; parches invasidos = 1989)

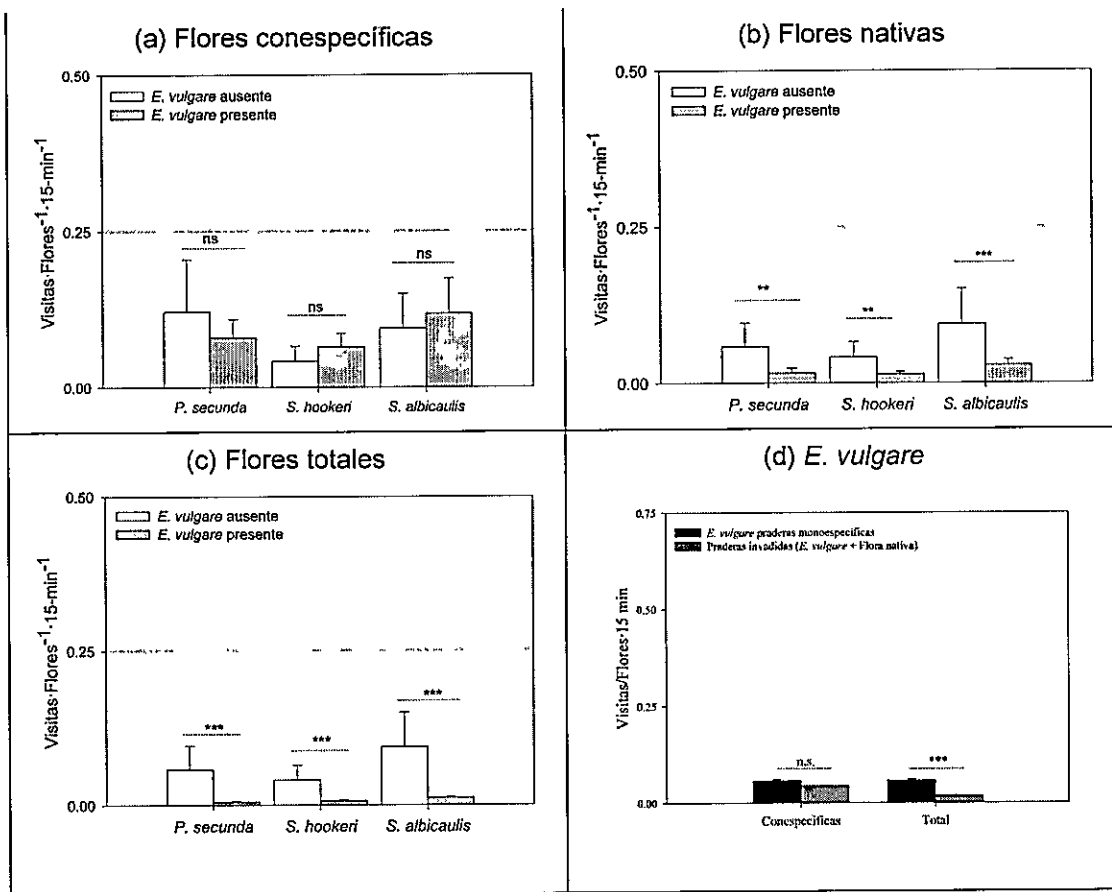


Figura II.3. Tasas de Visita ($\text{Visitas} \cdot \text{flor}^{-1} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$) recibidas por las flores de las especies nativas *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis* calculadas en base al número de flores conespecíficas dentro de los cuadrantes (a), número de flores de las especies nativas (b) y número de flores total dentro de los cuadrantes (c). Se comparan parches no-invadidos (blanco) e invadidos (gris). Además, se incluyen los resultados de la planta exótica (d) *E. vulgare* comparando parches monoespecíficos y parches mixtos (*E. vulgare* + flora nativa). Las barras y el error asociado representan la media ± 2 e.e., respectivamente; los asteriscos sobre las barras indican el nivel de significancia después de comparar los parches usando un test-t. *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; ns: no significativo

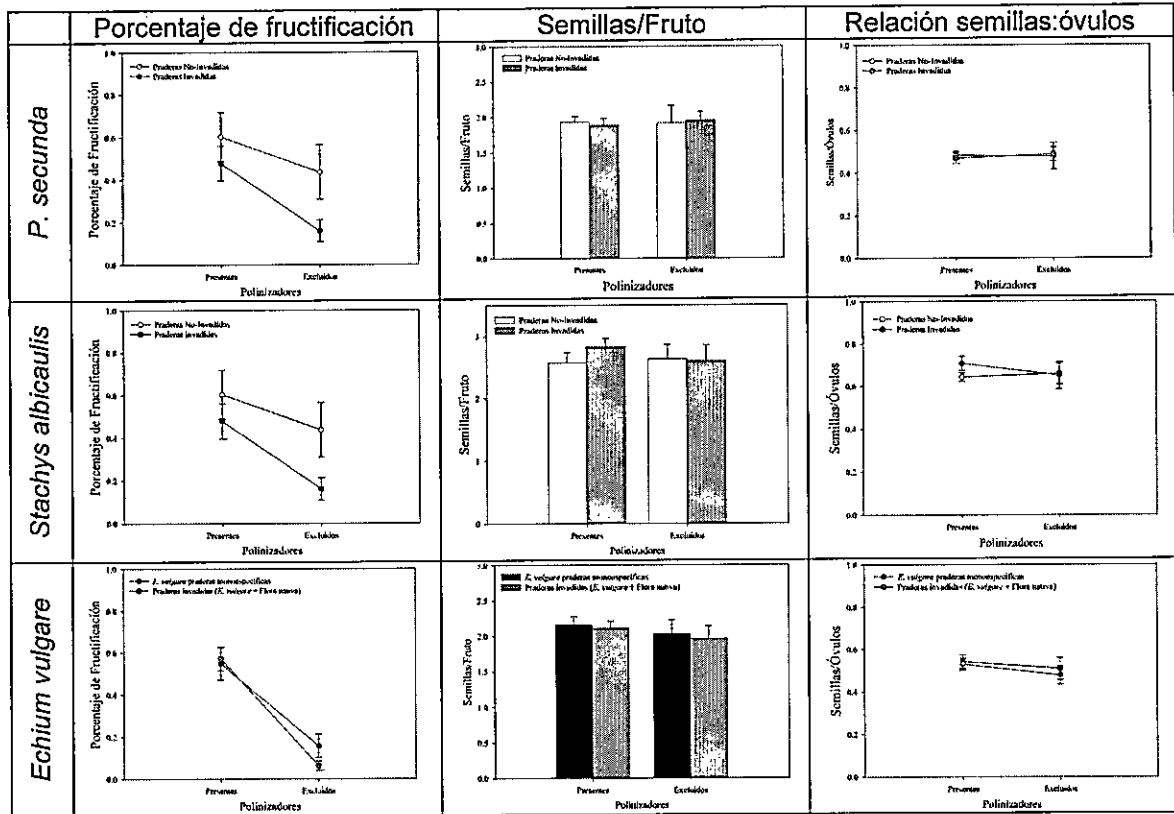


Figura II.4. Porcentaje de fructificación, número de semillas por fruto y relación semillas:óvulos en las plantas nativas *P. secunda* y *Stachys albicaulis*, y en la planta exótica *E. vulgare*. Para las dos especies nativas se contrastan los parches no-invasión (símbolos y barras de color blanco) con parches invasión (símbolos y barras grises). Para la planta exótica *E. vulgare* se contrastan parches mono-específicos (símbolos y barras negras) con parches mixtos (*E. vulgare* + flora nativa, símbolos y barras grises). En todos los gráficos se representa la media \pm e.e.

Apéndice II.1

Identidad de los visitantes florales que visitaron cuatro especies de plantas en la localidad de Termas de Chillán, Chile, en el periodo estival 2007. Valores indican al menos una aproximación del insecto a las flores (1) o que no hubo visitas detectadas (0)

| Taxa | <i>E. vulgare</i> | <i>P. secunda</i> | <i>Schizanthus hookeri</i> | <i>Stachys albicaulis</i> |
|-------------------------------------|-------------------|-------------------|----------------------------|---------------------------|
| Coleópteros | | | | |
| Melyridae | | | | |
| <i>Arthrobrachus nigromaculatus</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Dasytes</i> sp. | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Coleoptera sp. 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Dípteros | | | | |
| Acroceridae | | | | |
| <i>Lasia corvine</i> | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Nemestrinidae | | | | |
| <i>Trichophthalma barbarossa</i> | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Syrphidae | | | | |
| <i>Eristalis tenax</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Syrphus octamaculatus</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Syrphus shorae</i> | 1 | 1 | 0 | 1 |
| Himenópteros | | | | |
| Apidae | | | | |
| <i>Alloscirtetica gayi</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Apis mellifera</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Bombus dahlbomii</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>B. ruderatus</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>B. terrestris</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Centris cineraria</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Chalepogenus</i> sp. | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Svastrides melanura</i> | 1 | 1 | 0 | 1 |
| Halictidae | | | | |
| <i>Corynura chloris</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |

Continuación Apéndice II.1

| | | | | |
|---------------------------|---|---|---|---|
| <i>Lasioglossum</i> sp. | 1 | 0 | 1 | 0 |
| Megachilidae | | | | |
| <i>Anthidium</i> sp. | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Megachile semirufa</i> | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Vespidae | | | | |
| <i>Hypodinerus</i> sp. | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Vespula germanica</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Lepidópteros | | | | |
| Hesperiidae | | | | |
| <i>Argopteron</i> sp. | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Butleria</i> sp. | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Pieridae | | | | |
| <i>Colias vauthierii</i> | 1 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Pieris brassicae</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |

CAPÍTULO III

EFFECTOS DE LA REMOCIÓN DE LA PLANTA EXÓTICA *ECHIUM VULGARE* (BORAGINACEAE) SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS INTERACCIONES PLANTA-POLINIZADOR EN LOS ANDES DEL CENTRO DE CHILE

III.1 RESUMEN

Diversos trabajos han evidenciado que las plantas exóticas modifican la composición del ensamble de polinizadores de las plantas nativas y el éxito reproductivo de estas. A nivel comunitario la mayoría de estos trabajos se basan en metodologías *in silico* (simulaciones computacionales). Sólo un limitado número de estudios han evaluado empíricamente el efecto de la remoción de las plantas exóticas sobre la estructura de las relaciones planta-polinizador. En este trabajo se estudiaron los efectos de la remoción de la planta exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae) sobre la estructura de las relaciones planta-polinizador en tres parches experimentales. La polinización se evaluó a una escala poblacional, estimando las tasas de visita que reciben las plantas herbáceas de un conjunto de parches replicados, y a escala comunitaria, evaluando potenciales cambios en la composición y estructura de los ensambles de polinizadores antes y después de la remoción de *E. vulgare*. En los parches se cuantificó la tasa de visita de los polinizadores a las plantas en cuadrantes de 1 x 2 m en censos de 5 min. En base a estos censos se evaluaron los cambios en la estructura comunitaria, usando modelos de redes de interacción bipartita, que permiten asociar las relaciones de los animales con plantas usando una matriz de interacciones cualitativa (presencia/ausencia de interacción) o cuantitativa (basado en el número de visitas de los animales a las plantas). Se estimaron estadígrafos de redes como conectancia, grado, asimetría, anidamiento y modularidad los que fueron comparados entre tres

condiciones: antes y después de la remoción de *E. vulgare*, y luego de remover teóricamente la planta exótica de las matrices de interacción construidas. Los resultados indican que la remoción de *E. vulgare* incrementó la riqueza de visitantes florales y las tasas de visita recibida por las flores. Sin embargo estos incrementos no fueron homogéneos en los tres parches estudiados ni entre las especies de plantas. La riqueza de visitantes florales aumentó de forma significativa solamente en uno de los parches estudiados (TC07). Un 22.2% de las plantas estudiadas ($n_{\text{Total}} = 27$ plantas) mostró un incremento en la riqueza de polinizadores visitantes después de la remoción. El 37.5% de las plantas exóticas presentes en la comunidad estudiada ($n_{\text{Total}} = 8$ plantas) y el 15% de las plantas nativas ($n_{\text{Total}} = 20$ plantas) presentaron un aumento en las tasas de visita después de la remoción de *E. vulgare*. Respecto a la estructura de las interacciones se observó que la conectancia, el grado, el nivel de anidamiento y la modularidad no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos antes-después de la remoción. El nivel de asimetría de las interacciones planta-animal, que refleja el grado de dependencia de una planta hacia un animal y viceversa, mostraron diferencias significativas entre los tratamientos comparados, evidenciándose que la remoción teórica de *E. vulgare* generó una sobrestimación de esta variable. La modularidad, medida de forma independiente para cada parche, presentó cambios entre los tratamientos contrastados, observándose la pérdida de esta condición (parche TC03) o una sobrestimación de esta variable (parche TC07). Estos resultados señalan que las remociones teóricas debieran ser considerados con precaución antes de concluir respecto al impacto y eventual erradicación de las especies exóticas de los sistemas naturales.

III.2 INTRODUCCIÓN

Las interacciones planta-animal constituyen la base para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, dado que la reproducción, dispersión y reclutamiento de las plantas depende estrechamente de la conducta que los animales presentan (Jordano 1987; Bascompte et al. 2006; Bascompte & Jordano 2008). Por su parte, la persistencia de los animales depende de los recursos que las plantas proveen a través de sus estructuras, especialmente las reproductivas (Dunne et al. 2002; Waser & Ollerton 2006; Bascompte & Melián 2005; Bascompte & Jordano 2007). El porcentaje de plantas que dependen de animales en el proceso de polinización ha sido establecido en 87,5% (Ollerton et al. 2011). Los cambios profundos que los humanos han generado en el paisaje han impactado a las comunidades naturales y en especial a las interacciones entre los individuos, resultado que conlleva muchas veces a la extinción de especies (Díaz et al. 2006; Didham et al. 2007). Uno de los principales agentes de origen antrópico generadores de cambios de la biodiversidad lo constituyen la introducción de especies exóticas (Vitousek et al. 1996; Sala et al. 2000; Pimentel et al. 2001). Las especies exóticas se han definido como aquellas que aumentan su rango de distribución producto de la dispersión, voluntaria o involuntaria, mediada por los humanos (Vilà et al. 2008) generando pérdidas ecológicas y económicas en varias partes del mundo (para una revisión ver Vitousek et al. 1997; Manchester & Bullock 2000; Pimentel et al. 2005; Cacho et al. 2008). En términos ecológicos, las especies exóticas son capaces de desplazar a las especies nativas, modificar los ciclos de nutrientes, cambiar la composición comunitaria, desorganizar la estructura trófica de las comunidades y reducir la reproducción de plantas y animales (Mack & D'Antonio 1998; Chittka & Schürkens 2001; Álvarez & Cushman 2002; Hoddle 2004; Larson et al. 2006; Mitchell et al. 2006; Traveset & Richardson 2006; Mattingly et al. 2007; Tylianakis et al. 2008). A una escala temporal y espacial amplia, las especies exóticas generan homogenización de la biota con la

consecuente pérdida de la identidad biológica de las áreas naturales (Cassey et al. 2007; Winter et al. 2009). Económicamente, las especies exóticas generan costos por el mantenimiento de agencias de seguimiento y control de pestes, por la pérdida de productividad de los sitios invadidos, por la implementación de planes de restauración de hábitats y por problemas de salud pública (Lee 2002; Pimentel et al. 2001, 2005; Stöhlgren et al. 2006; Pejchar & Mooney 2009). Estos impactos han generado que uno de los tópicos más estudiados en ecología aplicada en los últimos años sea determinar como los distintos ecosistemas y sus especies responden a la invasión de especies exóticas y cuáles son las mejores estrategias para la restauración de las comunidades (Lonsdale 1999; Hierro et al. 2005; Jeschke 2008).

Uno de las formas más utilizadas para mitigar los efectos de las plantas exóticas sobre las comunidades naturales consiste en la remoción directa y posterior erradicación de las especies exóticas (Zavaleta et al. 2001; Álvarez & Cushman 2002; Thomson 2005; Caley et al. 2008; Vilà et al. 2008). Ambas estrategias se basan en la eliminación de los individuos adultos desde una comunidad, pero la erradicación también contempla la eliminación de los propágulos (Vilà et al. 2008). Tanto la remoción como la erradicación de plantas exóticas tiene costos ecológicos, sociales y económicos (Hoddle 2004; Didham et al. 2005, 2007). Entre sus costos ecológicos, se ha reconocido que la eliminación de una especie exótica puede conllevar más desventajas que ventajas para el mantenimiento de la diversidad dentro de una comunidad (Didham et al. 2005; MacDougall & Turkington 2005; Badano et al. 2007). Aunque se ha propuesto que la erradicación de plantas exóticas puede ser un mecanismo que permite eliminar polinizadores exóticos (Morales & Aizen 2002; Vilà et al. 2009), sólo un número limitado de trabajos ha evaluado los efectos que este procedimiento tiene sobre la diversidad de los ensambles de polinizadores de plantas nativas y su posterior reproducción, con resultados inconsistentes entre los estudios realizados a la fecha (Aigner 2004; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Estos trabajos han concluido que la remoción de

plantas exóticas tiene un efecto neutral sobre la polinización y formación de semillas de las plantas nativas (Aigner 2004). Otra línea de evidencia muestra que la remoción de una especie exótica puede disminuir la diversidad de visitantes florales y el número de visitas que las flores nativas reciben respecto a aquellos sitios donde no ocurre intervención (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Estos trabajos se han limitado a estudiar el ensamble de visitantes de una especie de planta nativa (Aigner 2004) careciéndose de estudios empíricos a escala comunitaria que aborden esta problemática (pero ver Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Por otro lado, existe un número creciente de investigaciones que han evaluado de forma teórica los efectos de la erradicación de las especies exóticas usando modelos poblacionales y de representación reticular de las interacciones planta-polinizador (Memmott & Waser 2002; Proulx et al. 2005; Fortuna & Bascompte 2006; Montoya et al. 2006; Bascompte & Jordano 2007; Valdovinos et al. 2009). Estos trabajos presentan resultados disímiles. Por un lado, los modelos poblacionales evidencian que para lograr la extinción de una planta dentro de una comunidad no se requiere que esta se remueva completamente, dado que las dinámicas intrínsecas de crecimiento impiden que una población persista cuando se encuentra bajo un umbral determinado de número de individuos, fenómeno conocido como efecto Allee (Liebhold & Bascompte 2003). Esto significa que con sólo eliminar un porcentaje de individuos de la población podría ocurrir la extinción de la planta exótica (Liebhold & Bascompte 2003; Kirchner et al. 2005; Taylor & Hastings 2005). En segundo lugar, los estudios teóricos basados en redes de interacción han permitido evidenciar que la remoción de las especies exóticas resulta en cambios en la estructura de las comunidades de plantas y polinizadores (Aizen et al. 2008; Valdovinos et al. 2009) dado que las plantas exóticas son capaces de integrarse a las comunidades usando a los polinizadores nativos (Memmott & Waser 2002; Olesen et al. 2002; Vilà et al. 2009). La aproximación reticular en el estudio de las interacciones planta-animal ha generado importantes aportes a la ecología de la polinización porque ha permitido establecer como las

comunidades se relacionan con sus plantas exóticas, evidenciando que las comunidades son sensibles a la extinción de los organismos que presentan un mayor número de relaciones (Solé & Montoya 2001; Memmot et al. 2004). Dado que las plantas exóticas se comportan principalmente como generalistas (Olesen et al. 2007; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007) su erradicación podría generar la desestructuración de una comunidad completa (Bascompte et al. 2006; Aizen et al. 2008; Valdovinos et al. 2009). Dicho de otra forma, la eliminación de las plantas más generalistas, tales como las plantas exóticas, podría conducir a la extinción de una gran proporción de especies dentro de una comunidad (Bascompte & Jordano 2007; 2008). Por este motivo, entender como se estructuran y modifican los ensambles de polinizadores en presencia y ausencia de plantas exóticas es clave para determinar la persistencia de las comunidades y sus interacciones (Thébault et al. 2006; Funk et al. 2008; Vilà et al. 2009).

En este trabajo se evaluaron los efectos de la remoción empírica de la especie exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae) sobre la estructura de las interacciones planta-polinizador y las visitas que reciben las flores en comunidades de herbáceas de los Andes centrales de Chile, comparando estadígrafos de redes que describen la estructura comunitaria previa y posteriormente a la remoción empírica de la planta exótica. Además, con el objetivo de establecer si los resultados de la remoción teórica de especies exóticas, técnica ampliamente utilizada en las estrategias de restauración ecológica se equiparan a los resultados de remociones teóricas (Mommot et al. 2004; Valdovinos et al. 2009), se comparará la estructura de las relaciones planta-polinizador de remoción empírica y teórica, contraste no efectuado previamente en la literatura. A través de la observación de las relaciones planta-polinizador se estimó (i) la estructura comunitaria de las interacciones planta-polinizador y (ii) se cuantificó el régimen de visitas que reciben las plantas nativas comparando entre la condición antes y después de la remoción empírica de *E. vulgare*. El efecto de la remoción de la especie exótica sobre la estructura

de la red de polinización se comparó con los resultados esperados luego de la remoción teórica de *E. vulgare* desde la matriz de interacciones recopilada con información de campo. Como las plantas del sistema estudiado son mayoritariamente herbáceas, con una corta temporada reproductiva, cualquier cambio en la comunidad podría generar una reestructuración de las interacciones con importantes consecuencias en el régimen de visitas que las plantas reciben. Específicamente en este trabajo se buscó responder las preguntas: (i) ¿aumentan las tasas de visitas en plantas luego de la remoción de la planta exótica *E. vulgare*? (ii) ¿existen cambios en la estructura de las interacciones planta-polinizador antes y después de la remoción de *E. vulgare*?

III.3 MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio y Especies Estudiadas

El trabajo se realizó en praderas de herbáceas en la localidad de Termas de Chillán, Andes de Chile central (36°54'34"S, 71°24'46"O; 1834 msnm) en la temporada de verano del hemisferio austral del año 2008. Las praderas estudiadas están rodeadas por una matriz forestal compuesta de elementos templado-mediterráneos como *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) y *N. dombeyi* (Luebert & Pliscoff 2006). Las praderas abordadas en este estudio son resultado de deslizamientos de tierra que formaron sitios sin cobertura boscosa donde se encuentran actualmente ensambles de herbáceas. Las plantas invasoras fueron llevadas al sitio presuntamente por el tráfico de personas por senderos de uso turístico (Valdebenito 2002). La planta exótica más abundante en la zona de estudio es *Echium vulgare* Bourg. Ex Reut (Boraginaceae). De origen europeo, esta especie fue introducida a Chile a finales del siglo XIX (Matthei 1995) y actualmente es una especie naturalizada con una amplia distribución latitudinal en nuestro país (desde los 25°17'S a los 53°01'S). Los individuos de esta especie alcanzan una altura de 0.2 a 1.3 metros y sus flores

están dispuestas en cimbras axilares con una mayor producción de néctar en relación a las flores de especies nativas (Carvallo, capítulo II de esta tesis). Estudios previos han mostrado que *E. vulgare* facilita la riqueza de polinizadores a la flora nativa, pero que su presencia genera una disminución *per cápita* en la probabilidad de recibir visitas para cada flor de las especies nativas (Carvallo, capítulo II de esta tesis). El polinizador más abundante en el sitio de estudio es el abejorro europeo *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). Esta especie se introdujo en Chile en 1997 con el objetivo de polinizar cultivos agrícolas (Estay & Vitta 2004) dado que presenta una preferencia generalista en el uso de recursos florales. *Bombus terrestris* se encuentra actualmente naturalizado en Chile entre las regiones políticas IV a la X (Montalva et al. 2008) y es probable que varias especies de plantas dependan de este abejorro en términos de polinización.

Remoción de E. vulgare y muestreo de visitantes florales

Se establecieron tres parches de estudio, designados como TC01, TC03 y TC07 las que presentan asociación entre *E. vulgare* y plantas nativas. Los límites de estos parches están claramente demarcados por el inicio de la matriz boscosa, existiendo una clara frontera entre bosque y praderas. Las dimensiones de cada parche y su composición florística cambiaron como resultado de su variación natural (Apéndice III.1). Los parches estudiados se encuentran a una distancia lineal de 250 m entre TC01-TC03 y TC03-TC07, y de 430 m entre TC01-TC07. Detalles de los parches estudiados pueden ser revisados en el Capítulo II de esta tesis.

Para muestrear las interacciones entre plantas y visitantes se dispusieron cuadrantes de 1 x 2 m ordenados sobre 5 transectos de 10 m de longitud por parche. Como todos los parches presentaron una marcada pendiente, los transectos se orientaron en forma paralela a la pendiente. Sobre cada transecto se ubicaron consecutivamente cuadrantes de 1 x 2 m, en los que se cuantificó el número de individuos de cada especie de planta y el número de flores por

individuo. Los cuadrantes que no presentaron flores fueron excluidos de nuestros análisis. Los cuadrantes constituyen la unidad de muestreo de este estudio para los censos de polinizadores y tasas de visita en intervalos de 5 minutos de observación. En los censos se consideró como visitantes sólo a los animales que entraron al tubo de la corola o tocaron las estructuras reproductivas. Los censos fueron realizados antes y después de la remoción de *E. vulgare* (Tabla III.1). Considerando los tres parches estudiados se acumuló un total de 2500 minutos de observación previo a la remoción de *E. vulgare* y 2730 min después de la remoción de la planta exótica. La identidad de los visitantes florales fue determinada *in situ* hasta el menor nivel taxonómico posible, usando para su designación el nombre del género, familia u orden, de acuerdo a la categoría taxonómica en que los animales fueron asignados (Apéndice III.2). Los visitantes florales que no pudieron identificarse fueron capturados para ser determinados posteriormente en el laboratorio. Los especímenes capturados se encuentran depositados en el insectario del Laboratorio de Ecología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Para remover a *E. vulgare* se cortó manualmente el vástago de la planta en su base, removiendo de esta manera todo el componente reproductivo de la planta. La roseta vegetativa se mantuvo para evitar una modificación de variables edáficas, dado que el sistema radicular de la planta exótica puede estar involucrada en el mantenimiento del potencial hídrico del suelo, en la captación de nutrientes de plantas vecinas y en el establecimiento de micorrizas (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Se decidió remover el vástago completo de *E. vulgare*, y no sólo de las flores a diferencia de otro estudio similar (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007) porque las estrategias de remoción más comúnmente usadas en la restauración ecológica consisten precisamente en retirar a los individuos completos (van Andel & Aronson 2006). Dado que el interés de este trabajo radica en evaluar como la remoción de los individuos completos podría afectar los patrones de polinización, el uso de la metodología señalada es justificada, independiente de las modificaciones de la remoción sobre la matriz ambiental

que es percibida por los animales. Para cada una de los parches se realizaron censos de visitas pre-remoción (Prev.) y post remoción (Post.). Estos tratamientos fueron aplicados en los parches TC01 (Prev.: 28 - 31 enero; Remoción: 1 febrero; Post.: 2 - 5 febrero), TC03 (Prev.: 13 - 15 enero; Remoción: 16 enero; Post.: 16 - 18 enero) y TC07 (Prev.: 14 - 17 febrero; Remoción: 17 - 18 febrero; Post.: 18 - 22 febrero).

Riqueza, diversidad y tasas de visita de visitantes florales

Se usaron curvas de rarefacción para establecer si la riqueza de visitantes florales y el número de visitas observadas fueron muestreadas adecuadamente en cada una de los parches estudiados, previo (Prev.) y posterior (Post.) a la remoción de *E. vulgare*. Las curvas de rarefacción fueron construidas en base al número total de visitas y al número de taxa de visitantes que se observaron dentro de cada cuadrante usando el programa EstimateS (Colwell 2005). Las curvas de rarefacción permiten reconstruir curvas de acumulación de especies (o número de visitas en este caso) a través del remuestreo de todos los cuadrantes observados. Esta metodología permite realizar comparaciones entre tratamientos con un número desbalanceado de muestras. Las curvas de rarefacción en este trabajo fueron construidas tras 1000 iteraciones de las muestras con reemplazo. El algoritmo de Coleman incluido en el programa EstimateS fue usado como estimador de la riqueza de visitantes florales (S'). Se establecieron si existían diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de remoción (Prev. y Post.) y entre parches (TC01, TC03 y TC07) al comparar 100 cuadrantes (RAR_{100}) y verificar que no existió sobreposición de los intervalos de confianza al 95% de las curvas reconstruidas (Badano & Cavieres 2006). Para evaluar si los tamaños de muestras utilizados fueron suficientes se determinó si las asíntotas de las curvas de acumulación de especies fue alcanzado a través del cálculo de la diferencia de las variables estimadas entre muestras consecutivas construyendo una nueva curva que consideró el 20% de la sección final de las curvas de rarefacción. Estas curvas

se sometieron a una prueba de hipótesis que estimó si las diferencias se ajustaban a una media = 0, que corresponde a que no existan diferencias en las variables estimadas entre muestras consecutivas cuando se alcanza la asíntota de la rarefacción.

Las tasas de visita de los animales a las flores (TVA) fueron calculadas como la razón entre el número de visitas y el número de flores total dentro de los cuadrantes por 5 min de observación. También se calculó la TVA para cada especie de planta como la razón entre el número de visitas que recibió una especie particular y el número de flores de la especie focal dentro de cada cuadrante. Dado que antecedentes previos muestran que no existen diferencias en las TVA entre parches invadidos y no-invadidos para tres taxa de plantas nativas cuando se consideró el número de flores conespecíficas (Capítulo II de esta tesis), el objetivo fue evaluar si la remoción puede generar diferencias en las TVA entre la condición previa y posterior a la remoción de *E. vulgare*. Para cada especie de planta se obvió la variabilidad que puede existir entre parches. Las comparaciones entre los tratamientos fueron realizados usando una prueba no-paramétrica de ranking de puntajes de Wilcoxon, dada la estructura de los datos que presenta para varias especies un reducido número de réplicas (cuadrantes observados) y carencia de homogeneidad de varianza.

Análisis de la estructura comunitaria usando modelos de redes de interacción

Una forma de estudiar e integrar las relaciones que se dan entre las especies dentro de una comunidad es a través del uso de redes de interacción (Memmott 1999; Bascompte & Jordano 2007; Weitz et al. 2007). Los modelos de redes se han utilizado ampliamente en estudios de sistemas complejos que se encuentran autoorganizados tal como Internet, las redes de colaboración y citación entre científicos, las redes de telefonía, la organización del tráfico, las redes genéticas, celulares, neuronales, de acoplamiento de proteínas, entre otras (Albert & Barabási 2002). Las comunidades biológicas pueden ser representadas usando la Teoría de Grafos Aleatorios considerando a las

especies como nodos y a las relaciones entre estas (como polinización, herbivoría, granivoría, parasitismo, competencia o proximidad física) como sus enlaces (Memmott 1999; Gibson et al. 2006; Verdú & Valiente-Banuet 2008; Blick & Burns 2009). Si bien la caracterización de ensamblajes complejos de interacción entre especies ha sido desarrollado sin recurrir a la teoría de redes (representado por trabajos pioneros en el área, ver Arroyo et al. 1982; Jordano 1987) este tipo de aproximación ha generado un avance importante en la teoría ecológica en la última década, permitiendo evaluar tanto hipótesis ecológicas (e.g., Memmott 1999; Memmott & Waser 2002; Olesen & Jordano 2002; Bascompte et al. 2003; 2006; Vázquez & Aizen 2004), como evolutivas y co-evolutivas (e.g., Thompson 2006, Rezende et al. 2007). En base a las observaciones de las visitas de los polinizadores a las flores en este trabajo se construyeron matrices de interacción cualitativas y cuantitativas para las relaciones planta-polinizador observadas antes y después de la remoción de *E. vulgare* (tratamiento denominado "remoción empírica"). Además, desde la matriz de interacción previa a la remoción de *E. vulgare* se realizó la remoción de esta planta exótica y de todos los animales que interactúan exclusivamente con esta planta (tratamiento denominado "remoción teórica"). Dado que el número de visitas a las flores se relaciona con el número de observaciones realizadas (Blüthgen 2010), las matrices de interacción cuantitativas están basadas en número de visitas registrado para cada relación planta-animal corregidas por el total de visitas que recibió toda el parche en que la interacción se encuentra. Las redes de interacción se confeccionaron usando información cuantitativa del número de visitas, de la abundancia relativa de plantas y del número de animales observados. Los gráficos de interacción fueron realizados usando el software Pajek (Batagelj & Mrvar 1998).

Los estadígrafos utilizados para caracterizar la estructura reticular de las interacciones fueron la conectancia, C que corresponde a la proporción entre el número de interacciones observadas, I , y el total de interacciones potenciales que pueden ocurrir entre plantas y animales $A \cdot P$, donde A y P representan el

número de animales y plantas, respectivamente. Para la conectancia se evaluó si el valor observado se desvió del valor esperado $A \cdot P$ usando una aleatorización de la matriz de interacción (1000 iteraciones) a través de un protocolo de Monte-Carlo, estimando el valor y significancia de chi-cuadrado. Los valores de conectancia fueron comparados entre la condición previa, remoción empírica y remoción teórica, sin considerar la variabilidad entre los parches. El número de enlaces o grado, $\langle k \rangle$, fue el segundo estadígrafo utilizado para caracterizar la estructura de las interacciones; se calculó $\langle k \rangle$ para animales y plantas de forma independiente. El tercer estadígrafo para describir las redes de interacción correspondió al nivel de anidamiento (N), que representa un patrón no-aleatorio de la distribución de enlaces entre plantas y animales. Dicho de otra forma, se evalúa si un conjunto de especies generalistas interactúa con un grupo de especies especialistas o las interacciones son aleatorias entre las especies y no dependen del número de enlaces que estas presenten (Bascompte et al. 2003). Para determinar el grado de anidamiento se usó el algoritmo $N = (100 - T)/100$ donde T corresponde a la matriz de temperatura (Atmar & Paterson 1993), una medida de cómo los patrones de presencia/ausencia de las relaciones planta-animal se desvían de un anidamiento perfecto (Bascompte et al. 2003). La estimación del anidamiento fue efectuada con el programa ANINHADO (Guimarães & Guimarães 2006) usando el modelo nulo 2, con 1000 iteraciones. El siguiente estadígrafo de redes utilizado fue el nivel de modularidad (M), que consiste en evaluar si se forman sub-conjuntos de relaciones entre especies (módulos) con poca conexión con otros módulos. Este estadígrafo compara los módulos observados en relación a aquellos que se forman tras la aleatorización de la matriz de interacciones. Para determinar la modularidad y el número de módulos de las redes estudiadas se utilizó el algoritmo denominado "simulated annealing" propuesto por Guimera & Amaral (2005a). Se trabajó con el algoritmo para redes de dos modos (plantas-polinizadores) denominado SA-2 (Olesen et al. 2007) que produce un índice de modularidad con un nivel de

significancia evaluado con redes aleatorias calculadas en base a la matriz original. Este mismo algoritmo permite determinar el número de módulos y el contenido de especies dentro de cada uno. Para cada red se calculó el índice de modularidad M como:

$$M = \sum_{S=1}^{N_M} \left(\frac{l_s}{l} \right) - \left(\frac{k_s}{2 \cdot l} \right)^2$$

donde N_M es el número de módulos en la red, l_s corresponde al número de enlaces dentro del módulo s , l es el número de enlaces de la red y k_s es la suma del grado de todas las especies de la red (Olesen et al. 2007); M presenta valores que van entre 0 y 1. El análisis fue realizado conduciendo 100 aleatorizaciones. El algoritmo "simulated annealing" también permite conocer el rol que los nodos desempeñan dentro de la red a través del cálculo del grado dentro de los módulos z_i y la conectividad entre módulos, c , lo que permitió conocer "que tan bien conectado" está el nodo i al resto de los nodos dentro del módulo (Guimera & Amaral 2005b). El rol de las especies dentro de la red fue calificado siguiendo la propuesta de Olesen et al. (2007) para las relaciones planta-polinizador en: a) especies satélites ($z \leq 2.5$ y $c \leq 0.62$, especies con pocos enlaces dentro y entre módulos), b) especies conectoras ($z \leq 2.5$ y $c > 0.62$, especies que mantienen la unión entre módulos), c) especies terminales de módulos ($z > 2.5$ y $c \leq 0.62$, especies que mantienen un gran número de enlaces con las especies de su propio módulo) y, d) especies terminales de red ($z > 2.5$ y $c > 0.62$, especies que mantienen la unión de sus módulos y entre módulos). Finalmente, para las redes estudiadas estimamos el nivel de asimetría de las interacciones entre plantas y polinizadores. La asimetría evalúa el grado de dependencia d_{ij}^P de las plantas i a los animales j , y viceversa (d_{ji}^A), en base a matrices cuantitativas de relación planta-animal (Bascompte et al. 2006). En estas matrices cuantitativas se expresa el número de visitas de los animales a las plantas, corregido por el número total de visitas que recibió cada parche, tal como se explicó anteriormente. Dado que el número de visitas

depende del número de censos realizados, estas matrices se corrigieron dividiendo cada interacción planta animal por el número total de visitas de toda la matriz. La asimetría A_{ij} fue calculada como:

$$A_{ij} = \frac{|d_{ij}^P - d_{ji}^A|}{\text{MAX}(d_{ij}^P, d_{ji}^A)}$$

donde $\text{MAX}(d_{ij}^P, d_{ji}^A)$ representa el máximo valor de dependencia observado entre la planta i y el animal j (Bascompte et al. 2006). Se evaluó si los pares de especies presentan una relación azarosa para lo cual se recalculó la asimetría en base a la aleatorización de las dependencias d_{ji}^A (1000 iteraciones) y se compararon los valores observados con el promedio de los valores recalculados. La comparación se estimó usando el estadígrafo χ^2 (Bascompte et al: 2003). Como forma de evaluar los cambios en la estructura de las relaciones planta-polinizador, todos los estadígrafos de redes descritos fueron comparados entre tres tratamientos, independiente de los parches estudiados: previo a la remoción de *E. vulgare*, después de la remoción empírica y después de la remoción teórica. Estas comparaciones se realizaron usando el estadígrafo no-paramétrico de Kruskal-Wallis.

III.4 RESULTADOS

Se observaron 7260 visitas a las flores en los tres parches de estudio (TC01, TC03 y TC07), con 3873 y 3387 aproximaciones antes y después de la remoción de *E. vulgare* respectivamente (Tabla III.1). Estas visitas fueron realizadas por 39 taxa de insectos (Apéndice III.2) distribuidos en los órdenes Hymenoptera (41%), Díptera (23%), Lepidoptera (18%), Coleoptera (15%) y Hemiptera (3%). Las curvas de rarefacción construidas para evaluar la riqueza de polinizadores en cada una de los parches estudiados alcanzaron la asíntota, indicando que el esfuerzo de muestreo fue adecuado (Apéndice III.3). Para el

número de visitas de los animales a las flores la asíntota fue alcanzada para los parches TC01 y TC03, pero no para el parche TC07 indicando que el esfuerzo de muestreo fue insuficiente para evaluar el número de visitas en uno de los parches estudiados (Apéndice III.3). De acuerdo a la proyección que se puede realizar usando una función hiperbólica para alcanzar la asíntota (Colwell et al. 2004; Burns 2007) los tamaños de muestras adecuados para caracterizar adecuadamente el número de visitas en TC07 corresponden a 763 y 765 períodos de observación de 5-min para la condición de pre- y post-remoción respectivamente.

Los resultados de las curvas de rarefacción indicaron que la remoción de *E. vulgare* incrementó la riqueza de visitantes florales en todos los parches estudiadas (ver Fig. III.1a, riqueza estimada RAR100 \pm intervalos de confianza al 95%: TC01 Pre-remoción = 5.3 \pm 0.1 TC01 Post-remoción = 7.6 \pm 0.1 TC03 Pre-remoción = 9.5 \pm 0.1; TC03 Post-remoción = 10.5 \pm 0.1; TC07 Pre-remoción = 27.0 \pm 0.2; TC07 Post-remoción = 28.7 \pm 0.2). El número de visitas sobre las flores en los parches estudiados tuvo tendencias variables después de la remoción de *E. vulgare* (Fig. III.1b). Por ejemplo, en el parche TC01 se observó un efecto neutral (TC01 Pre-remoción = 9.5 \pm 0.2 TC01 Post-remoción = 9.8 \pm 0.1), en TC03 la remoción redujo el número de visitas (TC03 Pre-remoción = 14.5 \pm 0.1 TC03 Post-remoción = 7.9 \pm 0.1) y en TC07 la remoción incrementó las visitas (TC07 Pre-remoción = 67.3 \pm 0.6 TC07 Post-remoción = 68.9 \pm 0.8).

La remoción de *E. vulgare* no generó cambios en la tasas de visitas entre los parches (media \pm ee [n]; Prev. = 0.070 \pm 0.008 [498]; Remoción = 0.075 \pm 0.006 [546]; g.l. = 1, SC = 0.103, $F_{(1,1040)} = 2.732$, $p = 0.290$ ANOVA en bloques), aunque existieron efectos del parche (g.l. = 2, SC = 2.115, $F_{(2,1040)} = 28.057$, $p = 0.030$, ANOVA en bloques). Cuando se consideró cada parche de forma independiente, la remoción de *E. vulgare* no se tradujo en modificaciones en las tasas de visita en los parches TC01 y TC03 (TC01: Prev. = 0.138 \pm 0.023

[165]; Remoción = 0.082 ± 0.013 [154]; $\chi^2 = 3.556$ g.l. = 1 p = 0.059 K-W ANOVA; TC03: Prev. = 0.029 ± 0.005 [168]; Remoción = 0.062 ± 0.014 [162]; $\chi^2 = 0.024$ g.l. = 1 p = 0.877 K-W ANOVA) pero sí en TC07 (Prev. = 0.044 ± 0.006 [165]; Remoción = 0.078 ± 0.006 [230]; $\chi^2 = 0.024$ g.l. = 1 p = 0.875 K-W ANOVA). Los análisis de las tasas de visita por planta evidenciaron que de 27 especies en que se pudo realizar la comparación previa y posterior a la remoción, 6 taxa presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las condiciones contrastadas (Fig. III.2). En todos estos casos la remoción incrementó la tasa de visitas que recibieron las plantas, con 3 especies (37.5% de todas las plantas exóticas observadas). Las plantas nativas que incrementaron su TVA después de la remoción de *E. vulgare* corresponden a 6 especies (15% de todas las plantas nativas observadas, Fig. III.4). Dado que el número de muestras utilizado para cada especie en la condición previa y posterior a la remoción varió, es esperable que las tasas de visita detectadas respondan a estas diferencias en el número de cuadrantes observados más que al efecto del tratamiento (Blüthgen 2010). Bajo este escenario se espera una relación entre estas variables (número de muestras vs. TVA), sin embargo, no observamos relación cuando se condujo una regresión lineal simple entre ambas variables ($\text{Log}_{10}[\text{TVA}] = 0.23 - 0.06 \cdot \text{Log}_{10}[\text{número de muestras}]$; $r^2 = 0.05$; $\text{SC} = 0.065$; $F_{1,52} = 2.532$; $p = 0.117$) lo que independiza el análisis del desbalance en el número de muestras para cada especie.

Una primera aproximación al estudio de la estructura comunitaria se obtiene visualizando las representaciones de las relaciones animal-planta en un esquema reticular (Fig. III.3). Para los parches estudiados se observaron cambios tanto en la identidad de los taxa como en la frecuencia de las relaciones entre plantas y animales después de la remoción de *E. vulgare* (Fig. III.3, Apéndice III.4). Por ejemplo, en TC01 la remoción de la especie focal favoreció la llegada de tres especies de dípteros del género *Syrphus* y una especie del género *Trichophthalma* (Fig. III.3a), así como la pérdida de ciertas especies de abejas (*Andrenidae* sp., *Centris cineraria*, *Chalepogenus* sp.). En

TC03 la remoción de *E. vulgare* conllevó a que la especie exótica *Hypericum perforatum* comenzara a recibir visitas (Fig. III.3), mientras que la riqueza de visitantes se incrementó sobre las plantas *Stachys albicaulis* y *Senecio subumbellatus*. En este mismo parche, aunque la identidad de los polinizadores cambió (Fig. III.3b), la riqueza de especies se mantuvo inalterada entre las condiciones contrastadas (Tabla III.1). El parche TC07 presentó un cambio más complejo entre la condición previa y posterior a la remoción que está relacionado con modificaciones en la intensidad de las interacciones entre plantas y animales más que con modificaciones en la identidad de los taxa (Fig. III.3c). En general, todas las plantas y animales que fueron desplazados entre las condiciones contrastadas, en todos los parches, corresponden a especies con una baja abundancia relativa (Fig. III.3). La composición taxonómica de los polinizadores se resume en la tabla III.2

La estadística de redes permitió detectar cambios en la estructura de las comunidades estudiadas. La conectancia no presentó cambios entre los tratamientos contrastados (conectancia media \pm ee: Prev. = 23.7 ± 6.1 ; Rem. empírica = 28.2 ± 6.8 ; Rem. teórica = 24.2 ± 6.1 ; $\chi^2 = 0.622$ g.l. = 2 p = 0.732 K-W ANOVA). El número de enlaces o grado ($\langle k \rangle$) fue en promedio mayor para las plantas que los animales ($\langle k \rangle$ media \pm ee, Plantas = 3.8 ± 0.4 ; Animales = 2.5 ± 0.2 ; $\chi^2 = 10.477$ g.l. = 1 p = 0.001 K-W ANOVA) aunque no se detectaron diferencias en el grado entre los tratamientos contrastados tanto para los animales ($\langle k_a \rangle$ media \pm ee: Prev. = 2.4 ± 0.3 ; Rem. empírica = 2.8 ± 0.3 ; Rem. teórica = 2.3 ± 0.3 ; $\chi^2 = 0.614$ g.l. = 2 p = 0.735 K-W ANOVA) ni para plantas (Prev. = 3.6 ± 0.6 ; Rem. empírica = 4.8 ± 0.7 ; Rem. teórica = 3.3 ± 0.6 ; $\chi^2 = 4.206$ g.l. = 2 p = 0.122 K-W ANOVA). Los resultados obtenidos tanto para la conectancia como para el grado indican que la remoción de *E. vulgare* no generó una modificación en el número de relaciones que presentan las especies. El nivel de anidamiento (N) de las redes, que representa la organización de las relaciones, no se desvió significativamente del azar para los parches con una riqueza de especies reducida como TC01 y TC03, a diferencia

del parche TC07 (Tabla III.3) en la que se observó un patrón anidado de la red antes y después de la remoción de *E. vulgare*. Cuando se comparó el nivel global de anidamiento (N) no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos contrastados (N medio \pm ee; Prev. = 0.68 ± 0.02 ; Rem. empírica = 0.65 ± 0.01 ; Rem. teórica = 0.69 ± 0.02 ; $\chi^2 = 2.175$ g.l. = 2 p = 0.337 K-W ANOVA).

Respecto a la modularidad, esta resultó ser significativa sólo para aquellas redes de mayor tamaño (Tabla III.3): sólo el parche TC07 permite realizar comparaciones entre las situaciones previa y posterior a la remoción de *E. vulgare*. El parche TC03 presentó una modularidad significativa en presencia de *E. vulgare* (4 módulos), aunque después de la remoción empírica y teórica la modularidad deja de ser significativa. El parche TC07 presentó 4 módulos antes y después de la remoción de *E. vulgare*. Sin embargo, la remoción teórica aumentó a 5 el número de módulos (Fig. III.4), lo que sugiere que las simulaciones de remoción podrían sobrestimar esta propiedad de la estructura de las relaciones planta-polinizador. De acuerdo al rol que cumplen las especies dentro de las redes de interacciones en el parche TC07 (Fig. III.4) se estableció que la mayoría de las especies actúan como satélites (Prev. = 87.5% de las especies; Rem. empírica = 94.7%; Rem. teórica = 92.6%), mientras que un porcentaje mucho menor se comportó como conector de módulos y/o terminales de la red (Prev. = 8.9% de las especies; Rem. empírica = 3.5%; Rem. teórica = 7.4%). La especie *E. vulgare* tuvo un rol de conector dentro de la red en el parche TC07 (Fig. III.4), al igual que los animales *A. megatoma*, *C. chloris*, *Haplous sp.* y *S. pallipes* en presencia de la planta exótica. La remoción empírica generó un cambio en la identidad de las especies que actúan como conectoras en el parche TC07 (se agregaron *Chalepogenus sp.* y *T. barbarossa*); sin embargo la remoción teórica mantuvo algunas especies como conectoras (*Haplous sp.* y *S. pallipes*) y agregó a *B. terrestris* en este rol. Nótese que en todas las condiciones las especies conectoras fueron siempre animales (excepto por *E. vulgare* en la situación previa a la remoción). La

especie *Eryngium paniculatum* fue la única planta que presentó un rol de terminal de módulo (previo a la remoción y tras la remoción empírica) o de terminal de la red tras la remoción teórica (Fig. III.4). En el caso del parche TC03, cuando esta se encontraba invadido, *E. vulgare* también se comportó como una especie conectora, y al igual que en el caso anterior, el resto de las especies que cumplieron este rol fueron exclusivamente animales (*Bombus terrestris* y *Syrphus octomaculatus*).

Las asimetrías de las relaciones entre plantas y animales en los parches estudiados se desviaron de una distribución azarosa en todos los casos estudiados (Tabla III.3), con valores que indican que las dependencias entre los pares planta-animal no fueron recíprocas unas con otras. La asimetría presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos contrastados (Prev. = 0.53 ± 0.03 ; Rem. empírica = 0.48 ± 0.03 ; Rem. teórica = 0.68 ± 0.03 ; $\chi^2 = 17.867$ g.l. = 2 $p < 0.001$ K-W ANOVA); un análisis de Tukey *a posteriori* ($\alpha = 0.05$) evidenció que la remoción teórica se desvía de forma significativa de la condición de invasión y de la remoción empírica, aunque no existieron diferencias entre estos dos últimos tratamientos (Tabla III.3). La dependencia de los animales por las plantas fue mayor que la de estas últimas por los primeros (dependencia media \pm ee: Animales = 0.40 ± 0.02 ; Plantas = 0.26 ± 0.02 ; $\chi^2 = 52.587$ g.l. = 1 $p < 0.001$ K-W ANOVA). Para determinar si la presencia del abejorro Europeo *B. terrestris* pudo tener intervención en las diferencias observadas entre las dependencias de plantas y animales, se analizaron los efectos sobre la dependencia que tuvo la eliminación teórica de *B. terrestris* de las redes. El resultado obtenido retiene las diferencias significativas en dependencia observadas entre animales y plantas (Animales = 0.42 ± 0.02 ; Plantas = 0.25 ± 0.02 ; $\chi^2 = 45.314$ g.l. = 1 $p < 0.001$ K-W ANOVA) por lo que la presencia de *B. terrestris* no sería un componente exclusivo en mantener la asimetría observada en las relaciones de la comunidad estudiada.

III.5 DISCUSIÓN

En este trabajo se observó que la remoción de la planta exótica *E. vulgare* incrementó la riqueza de visitantes florales y las tasas de visita. Se ha señalado que las plantas exóticas generan impactos negativos sobre la biodiversidad (Vitousek et al. 1996; Sala et al. 2000; Pimentel et al. 2001), aunque también se ha observado evidencia contraria (Moragues & Traveset 2005; Bjerknes et al. 2007). La remoción de plantas exóticas libera espacio físico, aumenta los recursos y nutrientes para las plantas nativas (Álvarez & Cushman 2002, Mattingly et al. 2007, Castro et al. 2010) pero los efectos de la remoción sobre las relaciones planta-polinizador han sido escasamente abordados (Morales & Aizen 2002, Vázquez et al. 2009). A la fecha, sólo dos trabajos han evaluado los efectos de la remoción empírica sobre la polinización de una especie focal (Aigner 2004) o sobre la polinización de una comunidad (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007), desconociéndose el impacto de las remociones a distintas escalas espaciales y temporales, lo cual impide mejorar el entendimiento de las dinámicas de invasión y su manejo (Pauchard & Shea 2006). Nuestro muestreo permitió evaluar predicciones tanto a escalas espaciales reducidas (cuadrantes, parches experimentales) como de mayor amplitud (paisaje). Por ejemplo, se observó que la remoción de *E. vulgare* generó un incremento global del 7% en las tasas de visita (TVA) cuando fueron consideradas todas los parches de este estudio. Sin embargo, el análisis por parche no reveló modificaciones en las TVA entre las condiciones de pre- y post- remoción, excepto para una de estas (TC07). El análisis por especie de planta evidenció que la remoción de *E. vulgare* incrementó significativamente la TVA en 6 especies de plantas (Fig. III.2), las que constituyen el 22.2% de todas las plantas observadas (excluyendo a *E. vulgare*). Las especies con diferencias significativas en las TVA entre la condición previa y posterior a la remoción podrían explicar las diferencias observadas en las TVA que se presentaron a nivel de parche y paisaje. Las seis especies que presentaron diferencias fueron *Cirsium vulgare*, *Phacelia*

secunda, *Senecio sp.*, *Solidago chilensis*, *Stachys albicaulis* y *Verbascum virgatum*. Sólo la compuesta *Cirsium vulgare* presentó una TVA cualitativamente mayor que el resto de las plantas después de la remoción (Fig. III.2), esto podría estar determinando las diferencias observadas en las TVA dentro del parche TC07, generando las diferencias a nivel de paisaje. Un análisis que compara las TVA sobre el parche antes y después de remover *E. vulgare* y eliminando *C. vulgare* del análisis en el parche TC07 indicó que las TVA incrementaron dentro del parche en el mismo rango que si *C. vulgare* estuviera presente (*C. vulgare* incluido: 56.4% incremento en TVA; *C. vulgare* excluido: 57.1% incremento en TVA), manteniéndose las diferencias estadísticamente significativas de las TVA entre la condición previa y posterior a la remoción experimental de *Echium* (TVA parche TC07 excluyendo a *C. vulgare* \pm ee [n] Pre-remoción = 0.044 ± 0.006 [165] Post-remoción = 0.077 ± 0.006 [230] $\chi^2 = 36.879$ g.l. = 1 $p < 0.001$ K-W ANOVA). Estos resultados permiten concluir que los valores globales de TVA se mantienen independiente si se excluye una planta que presenta un gran número de visitas. Por consiguiente es posible sugerir que las TVA de un parche responden a la composición florística total y no se encuentran sesgadas por los efectos que pueda ejercer una especie particular. De acuerdo al origen de las especies que aumentaron su TVA después de la remoción de *E. vulgare*, las especies exóticas acompañantes se vieron más favorecidas que las especies nativas, dado que un 37.5% del total de especies exóticas (n = 3 especies) incrementaron significativamente la TVA en comparación a 15% del total de especies nativas (n = 3 especies). Estos resultados refuerzan los antecedentes teóricos que proponen que las acciones de remoción de especies deben ser evaluadas en función del rol que las especies exóticas cumplen dentro de la comunidad, ya que en los casos donde la presencia de una planta exótica reduce la polinización de otras plantas exóticas, su remoción y erradicación debería descartarse (Didham et al. 2005).

Varios estudios han destacado la importancia de estudiar los efectos comunitarios de las especies exóticas más que casos especie exótica-especie nativa (Memmott & Waser 2002; Aizen et al. 2008; Vilà et al. 2009). En este sentido, evaluar la manera como las especies exóticas se integran a las comunidades y como las comunidades se modifican tras la remoción de las especies exóticas son tópicos importantes dentro de la ecología de la polinización, aunque escasamente abordados. Los estudios en esta área han evaluado la introducción de especies y su remoción desde una perspectiva de simulaciones teóricas, observándose como se modifican las matrices de interacción que se obtienen de una localidad en particular (Memmott & Waser 2002; Valdovinos et al. 2009; pero ver Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Sin embargo los resultados de estos trabajos podrían reflejar situaciones que no se dan naturalmente. Al respecto, en este trabajo realiza una comparación entre la remoción real y teórica de una especie sobre la estructura de una red de polinización. Los resultados indican que el cambio en el número de interacciones observado es menor que el número de interacciones esperado. Esto sugiere que existen restricciones a las interacciones entre plantas y animales que las remociones teóricas no contemplan. En el caso de este estudio las restricciones pueden estar relacionadas con bajas abundancias relativas de algunas especies, restricciones fenotípicas que pueden limitar el reconocimiento de los animales a las plantas o límites en el ajuste entre la morfología animal y de las flores visitadas (Jordano et al. 2003; 2009). Estas restricciones también pueden ser impuestas por efectos de interacciones más complejas. Por ejemplo, es posible que el abejorro exótico *B. terrestris* genere un desplazamiento de los polinizadores nativos. Este abejorro comienza su actividad de forrajeo en las mañanas, agotando los recursos de las flores de plantas nativas lo que podría estar generando que polinizadores nativos eviten visitar flores de este tipo de plantas (Goulson 2003) restringiendo potenciales relaciones entre plantas y animales en los sistemas estudiados. Aún frente al gran número de interacciones no observadas (“interacciones prohibidas”) la

conectancia (el número de enlaces observados en relación al número esperado) no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos contrastados.

Las propiedades topológicas de las redes estimadas en este trabajo señalaron importantes modificaciones en algunas pero no todas las métricas estudiadas antes y después de la remoción de *E. vulgare*. Como una característica que parece ser universal en las redes de interacción biológica se observó un patrón asimétrico en el número de interacciones por especie (Barabási & Albert 1999; Bascompte et al. 2006, 2007), con unas pocas especies que presentaron un gran número de interacciones, mientras un gran porcentaje de las especies presentó un número reducido de interacciones (Fig. III.4). El nivel de anidamiento que refleja el nivel de asimetría de las relaciones en una red de interacciones presentó valores que no se alejaron significativamente de una red aleatoria en las comunidades más pequeñas (TC01 y TC03), a diferencia del parche de mayor tamaño (TC07) en la que se observó un anidamiento significativo. La conectancia y el anidamiento de las redes estudiadas no presentaron diferencias entre los tratamientos evaluados, indicando que estas propiedades serían altamente conservadas aún cuando una comunidad pueda experimentar modificaciones importantes como es la remoción de una especie de planta. En general, las redes con menos de 150 especies presentan una amplia variación en sus niveles de anidamiento, mientras que las redes con un número mayor a 150 especies siempre presentan un anidamiento estadísticamente significativo (Bascompte et al. 2003); el nivel de anidamiento en las redes de menor tamaño está regulado por el número de interacciones que se da entre los individuos (Bascompte et al. 2003) lo que explicaría la ausencia de anidamiento en los parches TC01 y TC03 donde existió un menor número de interacciones. En todos los parches caracterizadas siempre los animales presentaron un número menor de enlaces que las plantas, lo que reflejaría una mayor especialización en el uso de los recursos por parte de los primeros (Fig. III.4). Este resultado puede ser

explicado desde la perspectiva de las restricciones que las plantas pueden imponer a los polinizadores, especialmente porque estos identificarían un limitado rango de fenotipos (Goulson 2003). Otra explicación a este resultado está relacionada con la baja abundancia relativa que presentó un gran número de animales (Blüthgen 2010), los que en las visitas esporádicas en que pudieron ser registrados visitaron sólo una especie de planta (Fig. III.4). Por otro lado, se observó que para todos los parches estudiados la dependencia de los animales por las plantas fue mayor que el de las segundas por los primeros. Esto se debería al alto grado de especialización que presentan los animales por los recursos florales. Este patrón se mantuvo cuando *E. vulgare* fue removida de las matrices (tanto teórica como empíricamente) sugiriendo que la dependencia de los animales radica principalmente en plantas nativas más que en la exótica *E. vulgare*. La asimetría en las dependencias se incrementó tras la remoción teórica en relación a la remoción empírica.

La modularidad, que refleja la presencia de sub-redes dentro de una red mayor sólo fue significativa en el parche de mayor tamaño (TC07). La modularidad es una propiedad que depende directamente del tamaño de las comunidades bajo estudio, estableciéndose que redes menores a 50 especies nunca son modulares (Olesen et al. 2007). En este caso, tanto el parche TC01 como TC03 se encuentran bajo este umbral de tamaño (Tabla III.1). Un aspecto relevante de este trabajo fue evidenciar que el número de módulos difirió entre la remoción teórica (5 módulos) y empírica (4 módulos) en el parche TC07. Nuevamente, la remoción teórica sobrestimó uno de los estadígrafos que caracteriza a la estructura de las comunidades. La identidad de las especies dentro de los módulos del parche TC07 también presentó variación entre los tratamientos. Siguiendo la clasificación de módulos propuesta por Guimerà & Amaral (2005b) se observó que la mayoría de las especies antes y después de la remoción de *E. vulgare* se comportaron como satélites (presentaron conexión con unas pocas especies dentro de su módulo); respecto al rol de *E. vulgare*, previo a su remoción se comportó como conector (especie que relaciona varios

módulos) y fue la única planta que desempeñó este rol (Fig. III.4); posterior a su remoción este rol fue asumido por el abejorro exótico *B. terrestris*. La planta *Eryngium paniculatum* fue la única especie que se desempeñó como terminal de módulo (especies que relacionan las especies dentro de su propio módulo) lo que fue detectado previo a la remoción y tras la remoción empírica; la remoción teórica sobredimensiona el rol de esta especie dentro de la red, la que se determinó como terminal de red (especie que conecta a las especies de su módulo y conecta otros módulos).

La estrategia de remoción completa de las plantas (vástagos y flores) como mecanismo de restauración ecológica ha sido criticada por otros autores, dado que no permite diferenciar el efecto del componente vegetativo de la polinización (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Sin embargo, dado que las estrategias de erradicación apuntan a realizar una remoción de los individuos completos, sin eliminar parte de estos, los resultados aquí expuestos apoyan la remoción como una actividad que incrementa los niveles de polinización en un grupo acotado de especies y que existen cambios importantes en los roles que estas cumplen dentro de la comunidad, lo que tendría relación con aspectos funcionales de la estructura de la red sobre la reproducción de plantas, desconociéndose a la fecha las consecuencias sobre el éxito reproductivo de los polinizadores y su prevalencia (J.M. Gómez, comunicación personal). Futuros estudios deben considerar como distintos tratamientos de remoción pueden maximizar la polinización y el éxito reproductivo de un amplio conjunto de plantas y animales que constituyen las comunidades.

III.6 CONCLUSIONES

En este capítulo se evaluaron los efectos de la planta exótica *E. vulgare* sobre la polinización de plantas herbáceas en tres parches experimentales. Globalmente se detectó que la remoción experimental de la especie incrementó

la riqueza de visitantes florales y las tasas de visita que recibieron las especies acompañantes. Sin embargo estos incrementos no fueron homogéneos en los tres parches estudiadas ni en todas las especies de plantas estudiadas. Por ejemplo, la riqueza de visitantes florales aumentó de forma significativa solamente en una de los parches estudiados (TC07). Globalmente, un 22.2% de las plantas estudiadas (6 de 27 plantas) mostraron un incremento en la riqueza de polinizadores después de la remoción. El 37.5% de las plantas exóticas presentes en la comunidad estudiada ($n_{\text{Total}} = 8$ plantas) y el 15% de las plantas nativas ($n_{\text{Total}} = 20$ plantas) presentaron un aumento en las tasas de visita después de la remoción de *E. vulgare*, sugiriendo que planes de restauración ecológica basados en la remoción selectiva de especies deben evaluar de forma separada si las plantas favorecidas son nativas u exóticas. Complementariamente, este trabajo incluyó una evaluación de los cambios en la estructura comunitaria que puede ejercer la remoción de la planta exótica *E. vulgare* en parches invadidos. Se compararon tres tratamientos: antes de la remoción de *E. vulgare*., después de su remoción y luego de su remoción teórica. Estimadores de la estructura comunitaria como la conectancia, número de enlaces por especie y nivel de anidamiento no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos evaluados. Sin embargo la modularidad y el nivel de asimetría de las interacciones entre plantas-animales (que refleja el grado de dependencia de una planta hacia un animal y viceversa) mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos comparados, evidenciándose que la remoción teórica de *E. vulgare* generó una sobrestimación de estas variables. Estos resultados señalan que los resultados de las remociones teóricas, utilizadas ampliamente en el último tiempo para evaluar los impactos de las especies exóticas sobre la interacción de comunidades, deben ser interpretados con precaución antes de generar acciones de erradicación basadas en esta metodología.

Tabla III.1

Caracterización del esfuerzo de muestreo y composición de la comunidad de plantas y polinizadores en praderas invadidas por la planta exótica *E. vulgare* previo y posterior a su remoción en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile en el año 2008. Se reportan los resultados para las tres parches experimentales incluidos en este estudio

| | TC01 | | | TC03 | | | TC07 | | |
|------------------------------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--|
| | Pre-remoción | Post-remoción | Pre-remoción | Post-remoción | Pre-remoción | Post-remoción | Pre-remoción | Post-remoción | |
| Intervalos de observación (5-min) | 168 | 154 | 168 | 162 | 165 | 230 | | | |
| Tiempo total observación (min) | 840 | 770 | 840 | 810 | 825 | 1150 | | | |
| Número de plantas con flor (P) | 10 | 9 | 8 | 7 | 25 | 24 | | | |
| Riqueza de visitantes florales (A) | 7 | 11 | 11 | 11 | 33 | 34 | | | |
| Nº contactos planta-polinizador | 1399 | 863 | 746 | 392 | 1728 | 2132 | | | |

Tabla III.2

Proporción de taxa que visitaron las flores de los parches estudiados, antes y después de la remoción de *E. vulgare*, en el año 2008. Se incluye el porcentaje de individuos especialistas (que presentaron visitas sobre una especie de planta). Se incluye el valor de chi-cuadrado para una prueba de Wilcoxon que evaluó las diferencias de las medias entre los grupos comparados; valores destacados en negritas representan diferencias estadísticamente significativas

| | Pre-remoción | Post-remoción | $\chi^2_{1, 0.05}$ |
|---------------|--------------|---------------|--------------------|
| Coleópteros | 11.8 ± 1.5 | 25.0 ± 5.7 | 3.857 |
| Dípteros | 20.2 ± 10.7 | 22.9 ± 7.8 | 0.000 |
| Hemípteros | 1.01 ± 1.01 | 4.0 ± 2.6 | 0.484 |
| Himenópteros | 57.1 ± 7.6 | 38.1 ± 3.8 | 3.137 |
| Lepidópteros | 9.8 ± 4.9 | 12.9 ± 3.8 | 0.049 |
| Especialistas | 51.3 ± 4.5 | 58.2 ± 10.3 | 0.427 |

Tabla III.3

Estadígrafos que describen la composición y la estructura de las interacciones planta-polinizador en tres parches (TC01, TC03 y TC07) previo a la remoción (Prev.), después de la remoción empírica (Rem.) y teórica (Teo.) de la planta exótica *E. vulgare* en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008

| Propiedad | TC01 | | | TC03 | | | TC07 | | |
|---|-------------|-------------|-------------|----------------|-------------|----------------|---------------|----------------|----------------|
| | Prev. | Rem. | Teo. | Prev. | Rem. | Teo. | Prev. | Rem. | Teo. |
| Riqueza de plantas visitadas (P) | 7 | 4 | 6 | 5 | 5 | 4 | 23 | 23 | 22 |
| Riqueza de animales visitantes (A) | 7 | 11 | 5 | 11 | 11 | 8 | 33 | 34 | 32 |
| P-A esperado | 49 | 44 | 30 | 55 | 55 | 32 | 782 | 782 | 704 |
| P-A observado | 13 | 17 | 9 | 18 | 17 | 10 | 93 | 119 | 85 |
| Conectancia (%) | 26.5 | 38.6 | 30.0 | 32.7 | 30.9 | 31.3 | 11.9 | 15.2 | 12.1 |
| <k> Animales (media ± e.e.) | 1.9 ± 0.6 | 1.5 ± 0.3 | 1.8 ± 0.6 | 1.6 ± 0.2 | 1.5 ± 0.3 | 1.3 ± 0.2 | 2.8 ± 0.4 | 3.5 ± 0.5 | 2.7 ± 0.4 |
| <k> Plantas (media ± e.e.) | 1.9 ± 0.4 | 4.3 ± 1.4 | 1.5 ± 0.2 | 3.6 ± 1.4 | 3.4 ± 0.7 | 2.5 ± 1.2 | 4.0 ± 0.8 | 5.2 ± 0.9 | 3.9 ± 0.8 |
| Índice de Anidamiento (N) | 0.65* | 0.65 ns | 0.65 ns | 0.68 ns | 0.63 ns | 0.69 ns | 0.72*** | 0.68*** | 0.72*** |
| Modularidad [†] | 0.503 ns | 0.374 ns | 0.537 ns | 0.353* | 0.452 ns | 0.455 ns | 0.499* | 0.458* | 0.526* |
| d ^A _{ij} (media ± e.e.) | 0.54 ± 0.10 | 0.65 ± 0.09 | 0.55 ± 0.14 | 0.61 ± 0.09 | 0.65 ± 0.09 | 0.80 ± 0.09 | 0.33 ± 0.03 | 0.31 ± 0.03 | 0.38 ± 0.03 |
| d ^P _{ij} (media ± e.e.) | 0.53 ± 0.12 | 0.24 ± 0.09 | 0.67 ± 0.14 | 0.27 ± 0.08 | 0.29 ± 0.08 | 0.40 ± 0.12 | 0.23 ± 0.03 | 0.20 ± 0.03 | 0.26 ± 0.03 |
| Asimetría ^{††} (media ± e.e.) | 0.64 ± 0.09 | 0.74 ± 0.06 | 0.64 ± 0.12 | 0.62 ± 0.08*** | 0.59 ± 0.08 | 0.66 ± 0.11*** | 0.49 ± 0.04** | 0.43 ± 0.03*** | 0.68 ± 0.03*** |

Continuación Tabla III.3

† Se evaluó si el valor calculado se desvía de los límites al 95% de la distribución obtenida tras la aleatorización de la matriz

†† Valores de significancia obtenidos a través de una prueba de χ^2 después de comparar la distribución observada con la distribución obtenida con la aleatorización de las dependencias de los animales (ver Materiales y Métodos para más detalles)

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$; ns: no significativo

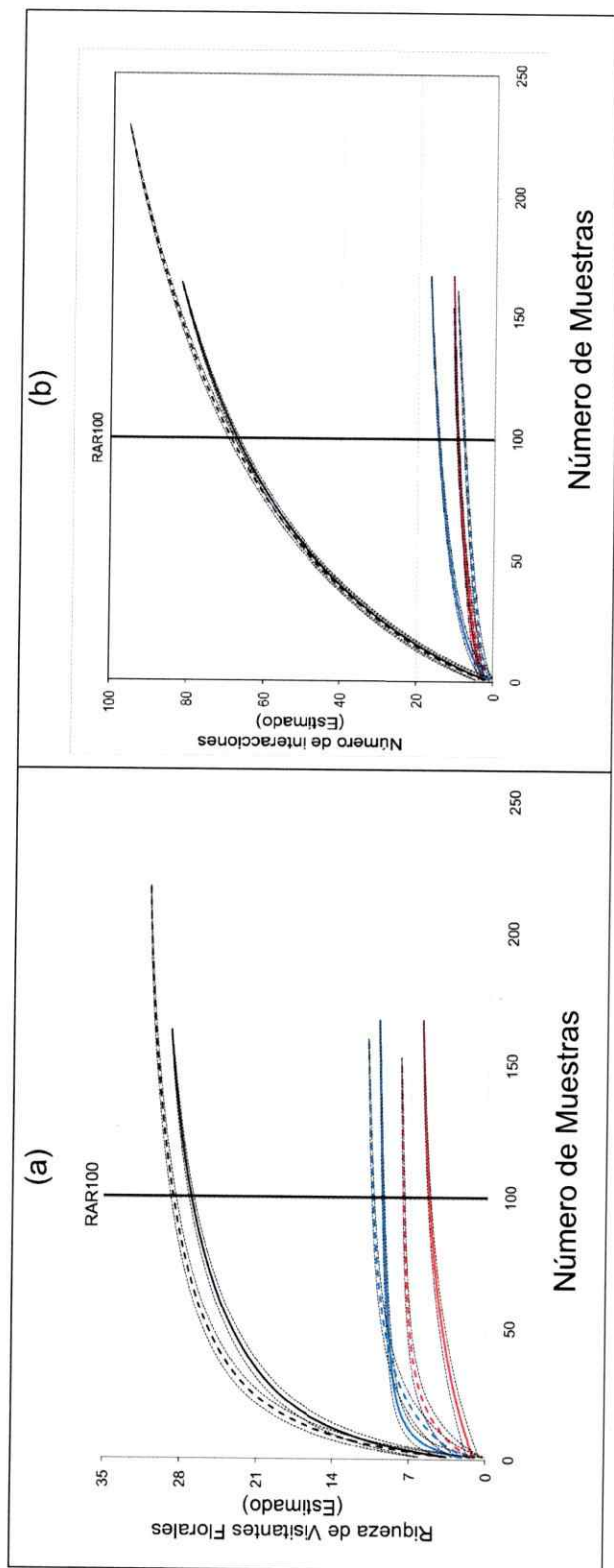


Figura III.1. Curvas de rarefacción para (a) la riqueza de visitantes florales y (b) el número de contactos planta-polinizador en tres parches estudiados antes (líneas continuas) y después (líneas segmentadas) de la remoción de la planta exótica *E. vulgare* en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008. Cada curva fue construida remuestreando los datos (1000 iteraciones) sin reemplazo de los censos efectuados en cuadrantes de 1 x 2 m. Los colores identifican los distintos parches: TC01 (rojo), TC03 (azul) y TC07 (negro); líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95% de cada curva; RAR₁₀₀ representa el número de muestras utilizadas para comparar entre las distintas condiciones (100 cuadrantes)

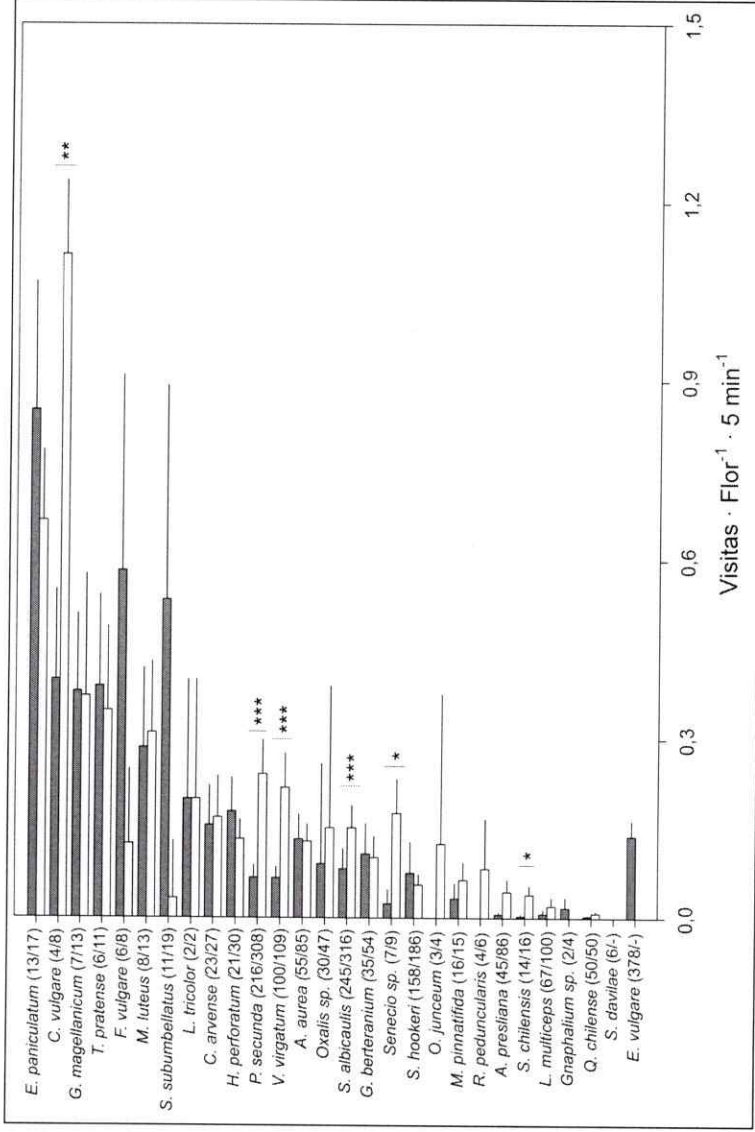


Figura III.2 Tasas de visita ($\text{visitas} \cdot \text{flor}^{-1} \cdot 5 \text{ min}^{-1}$) que recibieron las flores de plantas en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008 previo (barras grises) y posterior (barras blancas) a la remoción de la planta exótica *E. vulgare*. Las barras representan las medias de las tasas de visitas medidas dentro de cuadrantes de 1 x 2 m, las barras de error representan un e.e.. Valores entre paréntesis indican el número de censos efectuados previa y posteriormente a la remoción. Se indican aquellas especies que presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las condiciones contrastadas * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

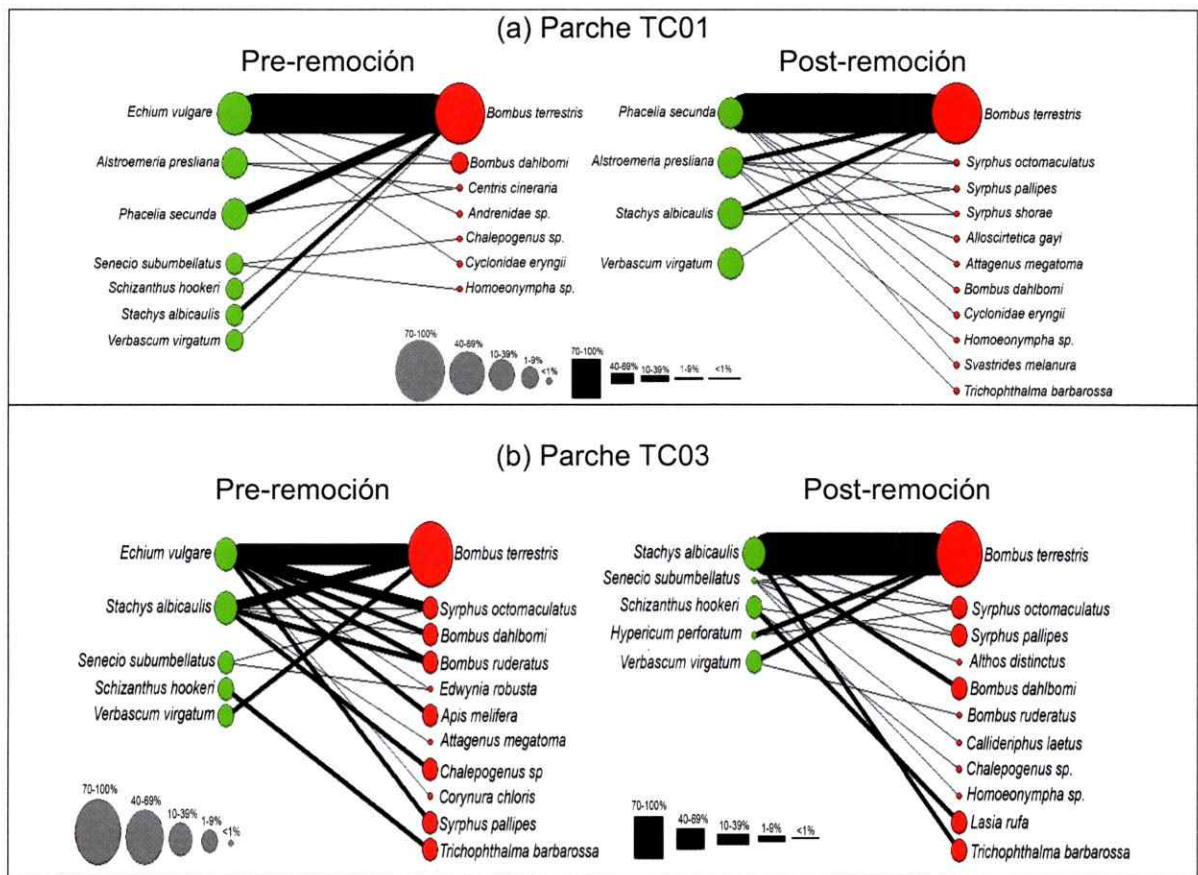


Figura III.3. Representación de las interacciones entre plantas (círculos verdes) y polinizadores (círculos rojos) antes y después de la remoción de *E. vulgare* en tres parches experimentales (a) TC01, (b) TC03 y (c) TC07 en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el año 2008. El diámetro de los círculos representa la abundancia relativa en las plantas. En los animales, el diámetro de los círculos representa la proporción de las visitas efectuada por cada especie en relación al total de visitas recibida por el parche. Los enlaces y su ancho representan la frecuencia de la interacción

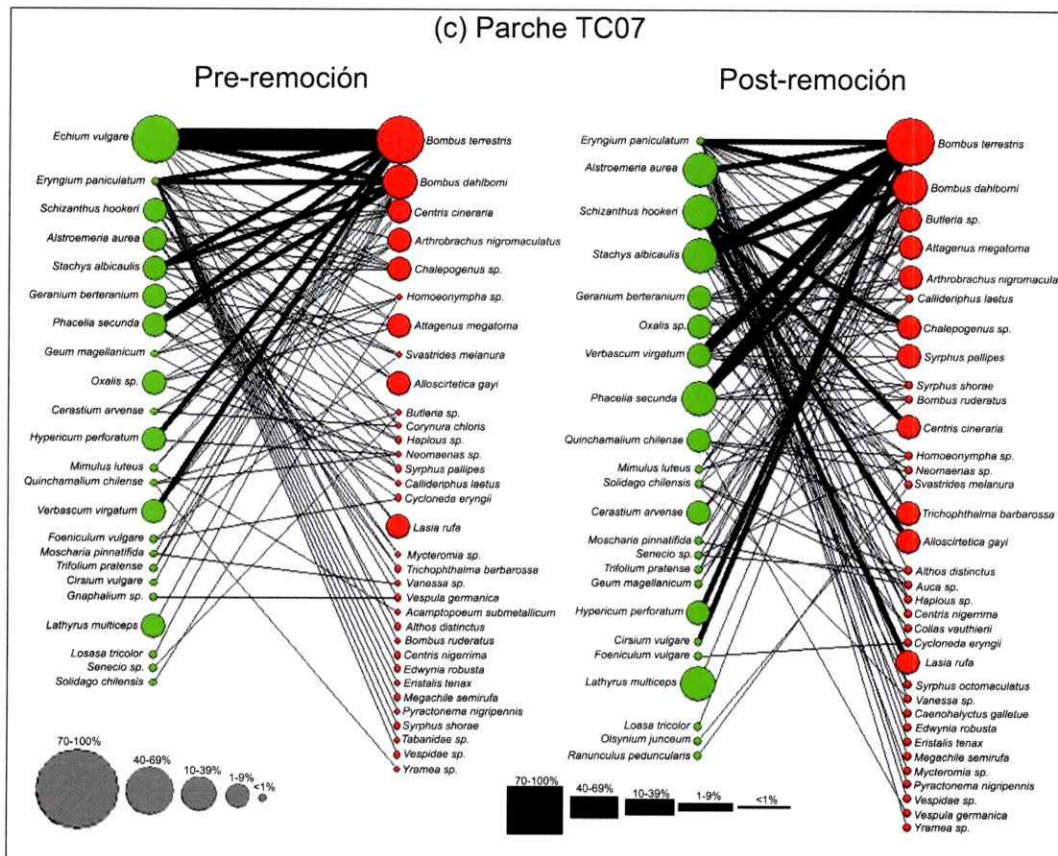


Figura III.3. Continuación

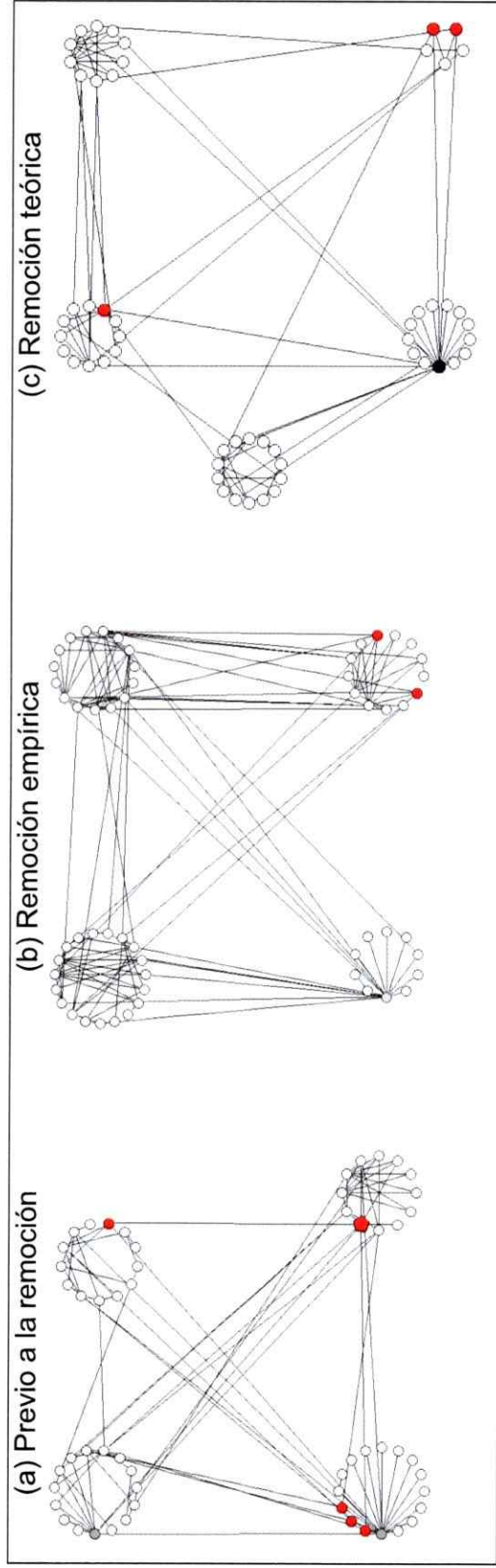


Figura III.4. Gráficos de modularidad de las interacciones planta-polinizador para el parche experimental TC07 de la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, año 2008. Se representa la red y sus módulos (a) previo a la remoción de *E. vulgare*, (b) luego de la remoción empírica y (c) teórica. Cada símbolo representa una especie, las especies interrelacionadas que forman subconjuntos constituyen un módulo. El polígono en (a) representa la planta *E. vulgare*. Los colores indican el rol de la especie dentro de la red, de acuerdo a si corresponden a especies satélites (blanco), terminales de módulo (gris), conectoras (rojo) o terminales de red (negro).

Apéndice III.1

Estimadores de la abundancia de plantas y del número de flores en tres praderas de estudio (TC01, TC03 y TC07) en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, año 2008. La frecuencia relativa de las plantas fue estimada previo (Prev.) y posterior (Post.) a la remoción de la planta exótica *E. vulgare*.

| Plantas (Familia)† | Frecuencia Absoluta | | Frecuencia Relativa | | | | | | Número de Individuos | | | Número de Flores/Individuo | | | |
|--|---------------------|------|---------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------------|----------------------|------|------|----------------------------|------|-------|------|
| | TC01 | TC03 | TC07 | TC01 Prev. | TC01 Post. | TC03 Prev. | TC03 Post. | TC07 Pre. | TC07 Post. | TC01 | TC03 | TC07 | TC01 | TC03 | TC07 |
| <i>Alstroemeria aurea</i> (Alstroemeriaceae) N | | | 38.3 | | | 0.07 | 0.13 | | | | 82 | | | | |
| <i>A. presseliana</i> (Alstroemeriaceae) N | 27.5 | | | 0.12 | 0.20 | | | | | 26 | | | 11.3 | 0.0 | 3.4 |
| <i>Cerastium arvense</i> (Caryophyllaceae) E | | 4.0 | 11.7 | | | 0.01 | 0.02 | | | | 2 | 12 | | 0.5 | 2.3 |
| <i>Chaethanthera</i> sp. (Asteraceae) N | 2.5 | | | 0.01 | 0.02 | | | | | 2 | | | 6.0 | | |
| <i>Cirsium vulgare</i> (Asteraceae) E | | | 3.3 | | | | | | | | 3 | | | | 3.7 |
| <i>Echium vulgare</i> (Boraginaceae) E | 80.0 | 60.0 | 81.7 | 0.43 | 0.14 | 0.42 | | | | 96 | 88 | 466 | 57.7 | 167.9 | 20.5 |
| <i>Eryngium paniculatum</i> (Apiaceae) N | | | 8.3 | | | 0.01 | 0.01 | | | | 8 | | | | 9.5 |
| <i>Foeniculum vulgare</i> (Apiaceae) E | | | 3.3 | | | | | | | | 3 | | | | 2.0 |
| <i>Geranium berteranum</i> (Geraniaceae) N | | | 23.3 | | | 0.02 | 0.03 | | | | 22 | | | | 5.7 |
| <i>Geum magellanicum</i> (Rosaceae) N | | | 5.0 | | | | 0.01 | | | | 4 | | | | 3.0 |

Continuación Apéndice III.1

| Plantas (Familia) | Frecuencia Absoluta | | | Frecuencia Relativa | | | | | | Número de Individuos | | | Número de Flores/Individuo | | | |
|---|---------------------|------|------|---------------------|---------------|---------------|---------------|--------------|---------------|----------------------|------|------|----------------------------|------|------|------|
| | TC01 | TC03 | TC07 | TC01 Prev. | TC01 Post. | TC03 Prev. | TC03 Post. | TC07 Pre. | TC07 Post. | TC01 | TC03 | TC07 | TC01 | TC03 | TC07 | |
| <i>Gnaphalium</i> sp. (Asteraceae) N | | | 1·7 | | | | | | 0·00 | | | 2 | | | 15·0 | |
| <i>Hypericum perforatum</i> (Clusiaceae) E | | 2·0 | 15·0 | | | 0·00 | 0·0002 | 0·02 | 0·04 | | 1 | 27 | | 27·0 | 6·7 | |
| <i>Lathyrus multiceps</i> (Leguminosae) N | 12·5 | 58·0 | 40·0 | 0·04 | 0·06 | 0·50 | 0·58 | 0·08 | 0·14 | | 8 | 307 | 94 | 0·0 | 0·5 | |
| <i>Loasa tricolor</i> (Loasaceae) N | | | 1·7 | | | | | 0·00 | 0·00 | | 2 | | | | 2·5 | |
| <i>Mimulus luteus</i> (Phrymaceae) N | | | 6·7 | | | | | 0·01 | 0·01 | | 7 | | | | 2·6 | |
| <i>Moscharia pinnatifida</i> (Asteraceae) N | | | 6·7 | | | | | 0·00 | 0·01 | | 5 | | | | 10·2 | |
| <i>Olsynium junceum</i> (Iridaceae) N | | | 1·7 | | | | | 0·00 | 0·00 | | 2 | | | | 2·0 | |
| <i>Oxalis</i> sp. (Oxalidaceae) N | | | 18·3 | | | | | 0·02 | 0·04 | | 26 | | | | 3·3 | |
| <i>Phacelia secunda</i> (Hydrophyllaceae) N | 35·0 | 2·0 | 81·7 | 0·14 | 0·25 | 0·00 | 0·00 | 0·10 | 0·17 | | 32 | 1 | 113 | 62·1 | 0·0 | 35·3 |
| <i>Quinchamalium chilense</i> (Santalaceae) N | | 18·0 | 11·7 | | | 0·03 | 0·03 | 0·01 | 0·02 | | 18 | 13 | | 47·6 | 1·5 | |
| <i>Ranunculus peduncularis</i> (Ranunculaceae) N | | | 3·3 | | | | | 0·00 | 0·00 | | 3 | | | | 3·3 | |
| <i>Schizanthus hookeri</i> (Solanaceae) N | 10·0 | 32·0 | 43·3 | 0·02 | 0·03 | 0·05 | 0·06 | 0·07 | 0·11 | | 4 | 32 | 73 | 3·8 | 23·6 | 25·5 |

Continuación Apéndice III.1

| | Frecuencia Absoluta | | Frecuencia Relativa | | | | | | Número de Individuos | | | Número de Flores/Individuo | | |
|---|---------------------|-----------|---------------------|------------------|------------------|-----------------|------|------|----------------------|------|------|----------------------------|------|--|
| | TC01 | TC03 TC07 | TC01 Prev. Post. | TC03 Prev. Post. | TC03 Prev. Post. | TC07 Pre. Post. | TC07 | TC01 | TC03 | TC07 | TC01 | TC03 | TC07 | |
| Plantas (Familia) | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Senecio davilae</i> (Asteraceae) E | 22.5 | | 0.09 | 0.17 | | | | 21 | | | 0.0 | | | |
| <i>Senecio subumbellatus</i> (Asteraceae) N | 5.0 | 12.0 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | | 2 | 7 | | 20.0 | 8.8 | | |
| <i>Senecio sp.</i> (Asteraceae) | | 3.3 | | | | 0.00 | 0.00 | | 2 | | | | 10.0 | |
| <i>Solidago chilensis</i> (Asteraceae) N | | 6.7 | | | | 0.01 | 0.01 | | 7 | | | | 25.7 | |
| <i>Stachys albicaulis</i> (Lamiaceae) N | 20.0 | 74.0 | 0.06 | 0.10 | 0.23 | 0.26 | 0.10 | 13 | 139 | 107 | 20.6 | 57.6 | 21.9 | |
| <i>Trifolium pratense</i> (Leguminosae) E | | 5.0 | | | | 0.01 | 0.01 | | 7 | | | | 1.6 | |
| <i>Verbascum virgatum</i> (Schrophulariaceae) E | 32.5 | 22.0 | 0.09 | 0.15 | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 19 | 21 | 28 | 5.8 | 5.1 | 13.0 | |
| TOTAL | | | 1 | 1.00 | 1 | 1.00 | 1 | 223 | 616 | 1118 | | | | |

† "N" y "E" indican si la planta es nativa de Chile o de origen exótico, respectivamente

Apéndice III.2

Identidad de los visitantes florales que visitaron los tres parches incluidos en este estudio en la localidad de Termas de Chillán, Andes centrales de Chile, en el periodo estival 2008. Valores 0 y 1 indican ausencia y presencia de interacción del insecto con las flores del parche, respectivamente.

| Taxa | Parches | | |
|-------------------------------------|---------|------|------|
| | TC01 | TC03 | TC07 |
| COLEOPTERA | | | |
| Melyridae | | | |
| <i>Arthrobruchus nigromaculatus</i> | 0 | 0 | 1 |
| Cantharidae | | | |
| <i>Haplous sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| Cerambycidae | | | |
| <i>Callideriphus laetus</i> | 0 | 1 | 1 |
| Coccinellidae | | | |
| <i>Cycloneda eryngii</i> | 1 | 0 | 1 |
| Dermestidae | | | |
| <i>Attagenus megatoma</i> | 1 | 1 | 1 |
| Lampyridae | | | |
| <i>Pyractonema nigripennis</i> | 0 | 0 | 1 |
| DÍPTERA | | | |
| Acroceridae | | | |
| <i>Lasia rufa</i> | 0 | 1 | 1 |
| Nemestrinidae | | | |
| <i>Trichophthalma barbarossa</i> | 1 | 1 | 1 |
| Tabanidae | | | |
| <i>Mycteromia sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| Tabanidae sp. | 0 | 0 | 1 |
| Tachinidae | | | |
| <i>Edwynia robusta</i> | 0 | 1 | 1 |

Continuación Apéndice III.2

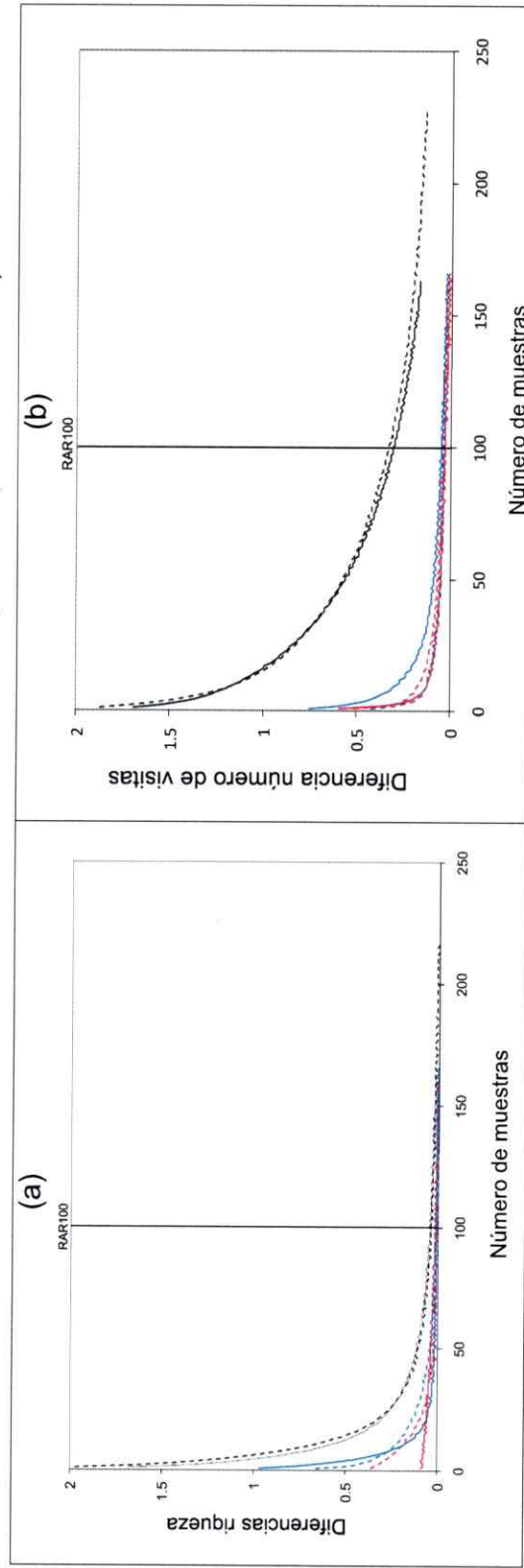
| Taxa | Parches | | |
|-----------------------------------|---------|------|------|
| | TC01 | TC03 | TC07 |
| DIPTERA | | | |
| Syrphidae | | | |
| <i>Eristalis tenax</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Syrphus octomaculatus</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>Syrphus pallipes</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>Syrphus shorae</i> | 1 | 0 | 1 |
| HEMIPTERA | | | |
| Coreidae | | | |
| <i>Althos distinctus</i> | 0 | 1 | 1 |
| HYMENOPTERA | | | |
| Andrenidae | | | |
| <i>Acamptopoeum submetallicum</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Andrenidae sp.</i> | 1 | 0 | 0 |
| Apidae | | | |
| <i>Alloscirtetica gayi</i> | 1 | 0 | 1 |
| <i>Apis mellifera</i> | 0 | 1 | 0 |
| <i>Bombus dahlbomii</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>Bombus ruderatus</i> | 0 | 1 | 1 |
| <i>Bombus terrestris</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>Centris cineraria</i> | 1 | 0 | 1 |
| <i>Centris nigerrima</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Chalepogenus sp.</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>Svastrides melanura</i> | 1 | 0 | 1 |
| Halictidae | | | |
| <i>Caenohalictus galletue</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Corynura chloris</i> | 0 | 1 | 1 |
| Megachillidae | | | |
| <i>Megachile semirufa</i> | 0 | 0 | 1 |

Continuación Apéndice III.2

| Taxa | Parches | | |
|--------------------------|---------|------|------|
| | TC01 | TC03 | TC07 |
| HYMENOPTERA | | | |
| Vespidae | | | |
| Vespidae sp.1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Vespula germanica</i> | 0 | 0 | 1 |
| LEPIDOPTERA | | | |
| Hesperiidae | | | |
| <i>Butleria sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| Nymphalidae | | | |
| <i>Auca sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Homoeonympha sp.</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>Neomaenas sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Vanessa sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| <i>Yramea sp.</i> | 0 | 0 | 1 |
| Pieridae | | | |
| <i>Colias vauthierii</i> | 0 | 0 | 1 |

Apéndice III.3

Representación de las diferencias de la riqueza de visitantes florales (a) y del número de visitas (b) entre muestras consecutivas después de realizar curvas de acumulación de observaciones a través del método de rarefacción. Todas las curvas presentan una distribución que sigue una función hiperbólica, con una asíntota que no se desvía significativamente de cero en todos los casos excepto en (b) para el parche TC07. RAR₁₀₀ indica el número de muestras utilizado para contrastar las condiciones comparadas (100 cuadrantes)



Apéndice III.4

Interacciones entre plantas (filas) y animales (columnas) para los parches (a) TC01, (b) TC03 y (c) TC07. Los números indican el número de aproximaciones de los animales a las flores que fueron observadas antes/después de la remoción de la planta exótica *E. vulgare*; en los casos en que las plantas no presentaron flores o no se encontraron presentes en los parches se consideró una interacción prohibida, indicándose con un guión (-)

(a) Parche TC01

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------|------------|------------|------------|-------------|-----------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-----------------|
| <i>Alstroemeria presseliana</i> | 0/4 | 0/0 | 0/0 | 10/1 | 0/18 | 2/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/1 | 0/0 | 0/1 | 0/1 | 0/3 | 0/0 | 0/2 | 0/2 | 12/29 |
| <i>Chaethanthera sp.</i> | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- |
| <i>Echium vulgare</i> | 0/- | 3/- | 0/- | 6/- | 1016/- | 0/- | 0/- | 0/- | 1/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 1026/- |
| <i>Lathyrus multiceps</i> | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- |
| <i>Phacelia secunda</i> | 0/0 | 0/0 | 0/5 | 0/1 | 294/731 | 3/0 | 0/0 | 0/0 | 0/1 | 0/0 | 0/1 | 0/1 | 0/1 | 0/2 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 0/0 | 297/743 |
| <i>Schizanthus hookeri</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 6/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 6/0 |
| <i>Senecio davilae</i> | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- |
| <i>Senecio subumbellatus</i> | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 2/- | 0/- | 0/- | 6/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 0/- | 8/- |
| <i>Stachys albicaulis</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 47/81 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/3 | 0/2 | 0/0 | 0/0 | 47/86 |
| <i>Verbascum virgatum</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 3/5 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 3/5 |
| TOTAL | 0/4 | 3/0 | 0/5 | 16/1 | 1366/835 | 5/0 | 2/0 | 1/1 | 6/1 | 0/1 | 0/1 | 0/1 | 0/1 | 0/3 | 0/6 | 0/4 | 0/2 | 0/2 | 1399/863 |

(c) Parche TC07

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|-----------------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------------------|---------------------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|---------------------|------------------------------|----------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------|------------------------|
| <i>Alstroemeria aurea</i> | <i>Acamptopoeum submetallicum</i> | <i>Alloscirtetica gayi</i> | <i>Althos distinctus</i> | <i>Arthrobrachus nigromaculatus</i> | <i>Attagenus megatoma</i> | <i>Auca</i> sp. | <i>Bombus dahlbomii</i> | <i>Bombus ruderatus</i> | <i>Bombus terrestris</i> | <i>Butleria</i> sp. | <i>Caenohalictus galleus</i> | <i>Calliderphus laetus</i> | <i>Centris cineraria</i> | <i>Erwinia robusta</i> | <i>Haplous</i> sp. | <i>Homöonympha</i> sp. |
| | 0/0 | 9/14 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/5 | 0/0 | 0/28 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 6/12 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Cerastium arvense</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/7 | 0/7 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/0 |
| <i>Cirsium vulgare</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 9/50 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Echium vulgare</i> | 0/0 | 1/- | 0/- | 0/- | 4/- | 0/0 | 97/- | 2/- | 790/- | 0/- | 0/- | 0/- | 16/- | 0/- | 0/- | 0/- |
| <i>Eryngium paniculatum</i> | 0/0 | 0/0 | 1/1 | 5/3 | 13/9 | 0/0 | 43/35 | 0/0 | 34/24 | 0/2 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 1/2 | 1/9 | 1/0 |
| <i>Foeniculum vulgare</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Geranium berterianum</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 3/1 | 6/6 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/5 | 0/0 | 4/3 | 0/0 | 0/0 | 10/4 | 0/1 |
| <i>Geum magellanicum</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 5/0 | 0/10 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/0 | 0/2 | 0/0 | 1/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/0 |
| <i>Gnaphalium philippii</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Hypericum perforatum</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 3/6 | 0/0 | 40/59 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Lathyrus multiceps</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 1/3 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Loasa tricolor</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Mimulus luteus</i> | 4/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/1 | 2/7 | 0/0 | 0/1 | 0/1 | 0/0 | 0/0 | 2/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Moscharia pinnatifida</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 3/3 | 0/7 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Olsynium junceum</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Oxalis</i> sp. | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/18 | 8/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/3 | 0/0 | 0/6 | 0/0 | 0/0 | 0/2 | 7/2 |
| <i>Phacelia secunda</i> | 0/0 | 0/3 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 120/126 | 0/4 | 57/576 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 1/0 | 0/0 |
| <i>Quinchamalium chilense</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/1 | 6/8 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/4 |
| <i>Ranunculus peduncularis</i> | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| <i>Schizanthus hookeri</i> | 0/0 | -2/29 | 0/0 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 0/2 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 2/26 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |

CAPÍTULO IV

EVALUANDO BLANCOS DE SELECCIÓN FENOTÍPICA EN RASGOS FLORALES EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE UNA PLANTA EXÓTICA

IV.1 RESUMEN

Las especies exóticas han sido reconocidas como agentes de cambio de la composición de ensambles de polinizadores, de las cargas de polen transportadas por los animales y del depósito de polen sobre los estigmas. Dado que todas estas condiciones tienen impacto sobre el éxito reproductivo de las plantas, la presencia de una planta exótica puede modificar los regímenes selectivos sobre rasgos florales de plantas nativas. Centrado en praderas localizadas en los Andes de Chile central, se evaluó si en presencia y ausencia de la planta exótica *Echium vulgare* (Boraginaceae): (a) modifica las cargas de polen conoespecíficas/heteroespecíficas transportadas por los abejorros *Bombus dahlbomii* (Apidae: Hymenoptera) y *Bombus terrestris* (Apidae: Hymenoptera); (b) afecta las cargas de polen depositadas sobre los estigmas de las plantas nativas *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae), *Schizanthus hookeri* (Solanaceae) y *Stachys albicaulis* (Lamiaceae), (c) si el depósito de polen heteroespecífico disminuye el éxito reproductivo de las plantas nativas y; (d) si las plantas nativas presentan cambios micro-evolutivos en rasgos florales en respuesta a la introducción de una planta exótica. En el año 2007 se contrastaron parches invadidos y no-invadidos por *E. vulgare* para comparar diversos parámetros de polinización, mientras que en el año 2008 se comparó la fuerza de la selección antes y después de la remoción de *E. vulgare* en tres parches experimentales. Además, con el propósito de verificar el efecto del polen heteroespecífico sobre el éxito reproductivo de las plantas nativas (porcentaje de fructificación y

relación semillas:óvulos) se aplicó un experimento de polinización manual. Los resultados evidenciaron que la proporción de polen de plantas exóticas/nativas transportado por el abejorro nativo *B. dahlbomii* no cambió entre los parches contrastados, aunque para *B. terrestris* hubo un incremento en la proporción de partículas transportadas que representan polen de *E. vulgare* en los parches invadidos. La polinización manual realizada con polen de *E. vulgare* no evidenció efectos negativos sobre la reproducción de *P. secunda* ni *S. hookeri*, aunque se detectó un efecto negativo sobre la relación semillas:óvulos en *S. albicaulis*. Respecto a los análisis de selección fenotípica sobre rasgos florales, se observó variación en los diferenciales y gradientes de selección lineal entre especies y entre parches con distinto estatus de invasión. Para *S. hookeri* y *S. albicaulis* se detectó selección lineal positiva sobre el pétalo inferior en sitios invadidos, resultado que sugiere que los polinizadores en estos parches, principalmente abejorros, favorecerían tamaños mayores de esta estructura probablemente en relación a sus actividades sobre las flores. Por otro lado, la dirección de la selección fenotípica sobre los rasgos florales muestra importantes cambios entre parches con distinto estatus de invasión, evidenciando heterogeneidad espacial en los patrones de selección, lo que evidenciaría la importancia de las plantas exóticas en generar cambios micro-evolutivos.

IV.2 INTRODUCCIÓN

Es ampliamente reconocido que los animales pueden actuar como vectores del transporte de polen de plantas, lo que permite la persistencia reproductiva de estas últimas (Darwin 1877; Proctor et al. 1996). Los estudios en ecología de la polinización se han centrado principalmente en caracterizar la composición de los ensambles de polinizadores que visitan las plantas (e.g., Arroyo et al. 1982, 1985), la frecuencias de las visitas de los animales a las plantas (e.g., Faegri & van der Pijl 1979), las cargas de polen transportados por los animales (e.g., Gibson et al. 2006) y el depósito de polen sobre los estigmas de las flores (Barrett & Glover 1985; Wang & Cruzan 1998). Estudios más específicos han evaluado como los polinizadores pueden mediar la selección natural de rasgos florales, evidenciándose un importante rol de los animales como agentes de cambios micro-evolutivos en estas estructuras (e.g., Waser & Price 1981; Cresswell 1998; Jones & Reithel 2001; Alexandersson & Johnson 2002; Medel et al. 2003). Frente a la complejidad de factores involucrados en el proceso de polinización, estos factores se han agrupado en dos componentes importantes (Brown & Mitchell 2001): (i) las visitas que los animales realizan a las flores (“cantidad de polinización”) y, (ii) la composición del polen depositado sobre los estigmas (“calidad de la polinización”). Estos componentes pueden variar sustancialmente en presencia de plantas exóticas (e.g., Chittka & Schürkens 2001; Memmott & Waser 2002; Larson et al. 2006; Traveset & Richardson 2006; Bjerknes et al. 2007). Se ha evidenciado que las plantas exóticas pueden modificar los regímenes de visitas que los animales tienen sobre las plantas nativas a través de interacciones competitivas o de facilitación (Morales & Traveset 2009). Las interacciones competitivas entre plantas y polinización ocurren cuando disminuyen los polinizadores sobre una especie focal en presencia de una especie exótica, dado que los polinizadores tienen preferencia por estas últimas (Campbell & Motten 1985; Brown & Mitchell 2001; Chittka & Schürkens 2001; Brown et al. 2002; Moragues & Traveset 2005; Bjerknes et al.

2007). Estos cambios en la cantidad de polinización modifican la composición de las cargas de polen que reciben los estigmas de las plantas nativas (Larson et al. 2006), ya sea aumentando la proporción de polen heteroespecífico proveniente de plantas exóticas (Grabas & Lavery 1999), de otras plantas nativas (Bjerknes et al. 2007) o reduciendo la proporción de polen conoespecífico que las flores reciben (Larson et al. 2006). En este escenario, las plantas nativas pueden reducir su éxito reproductivo en presencia de especies exóticas (Brown & Mitchell 2001; Morales & Traveset 2009).

La variación en el ambiente de polinización ha sido invocado como el principal factor que da cuenta de cambios en estrategias reproductivas de las plantas (Becerra & Lloyd 1992; Kalisz et al. 2004). La ausencia de polinizadores o un inadecuado depósito de polen genera limitación por polen en la reproducción de las plantas (Ashman et al. 2004; Knight et al. 2005; Hegland & Totland 2008) promoviendo transiciones desde sistemas reproductivos alógamos a autógamos (Kalisz & Vogler 2003; Moeller & Geber 2005; Morgan & Wilson 2005). Frente a una limitación de polen, las plantas pueden favorecer aquellos rasgos florales que permitan la atracción de polinizadores efectivos (Schemske & Horvitz 1989; Alexandersson & Johnson 2002), que permitan su autopolinización y aseguramiento reproductivo (Vickery 2008), siempre que no exista depresión por consanguinidad (Morgan & Wilson 2005; Takebayashi & Delph 2005; Carvallo & Medel 2010). Bajo un ambiente con limitación de polen es esperable que las plantas presenten cambios micro-evolutivos de sus rasgos florales, lo que conduciría a asegurar el éxito reproductivo (Carvallo & Medel 2010).

Las respuestas adaptativas frente a factores antropogénicos han sido conocidos por varias décadas (Sax et al. 2007). Por ejemplo, un creciente número de trabajos ha comparado los rasgos de especies exóticas entre individuos que se mantienen en sus hábitats naturales con individuos que colonizan nuevas áreas, evidenciando que algunos rasgos pueden favorecer la adecuación biológica de las plantas en los ambientes nuevos (Müller-Schärer et

al. 2004; Bischoff et al. 2006; Muth & Pigliucci 2006; Sax et al. 2007; Winter et al. 2008). Los cambios micro-evolutivos en rasgos florales han sido ampliamente estudiados en plantas y el principal componente de adecuación biológica abordado es la producción de semillas (Kearns & Inouye 1997). Sin embargo, dado que la producción de semillas puede estar limitada por otros factores distintos a la polinización (e.g., disponibilidad de recursos y nutrientes) en este trabajo abordamos el depósito de polen sobre los estigmas como medida de éxito reproductivo, lo que es importante cuando un bajo número de óvulos será fecundado, como es el caso de las plantas estudiadas en esta investigación (Stanton et al. 1986; de Jong & Klinkhamer 1994; Brown & Mitchell 2001). En este trabajo se evaluó si la presencia de una planta exótica modifica las cargas de polen transportado por los animales y las cargas de polen depositadas sobre los estigmas de las plantas nativas, como forma de evidenciar la existencia de limitación por polen, y si dichos cambios tienen consecuencia en el éxito reproductivo de las plantas. Con estos antecedentes se evaluó si existe evidencia de que las plantas nativas en sitios invadidos presentan cambios micro-evolutivos en rasgos florales en respuesta a las modificaciones en los patrones de polinización que ejerce la introducción de una planta exótica, especialmente sobre rasgos relacionados con el aumento de la atractividad floral (tamaño de la corola y longitud de pétalos) y rasgos que aseguren el éxito reproductivo (distancia antera estigma). Se usó el depósito de polen que reciben las plantas nativas como variable de adecuación biológica. Usando una aproximación correlacional y experimental en praderas invadidas por la planta exótica, se evaluaron específicamente las siguientes preguntas (i) ¿existen cambios en la composición de las cargas de polen transportadas por animales entre parches invadidos y no-invadidos por la planta exótica *E. vulgare*?; (ii) ¿hay presencia de polen heteroespecífico proveniente *E. vulgare* en las plantas nativas *P. secunda*, *S. hookeri* y *S. albicaulis*?; (iii) ¿reduce el éxito reproductivo el depósito de polen de *E. vulgare* en los estigmas de las plantas nativas?; (iv) ¿existe evidencia de selección fenotípica sobre rasgos

florales de plantas nativas en presencia de la planta exótica *E. vulgare*?

IV.3 MATERIALES & MÉTODOS

Sitio y Especies Estudiadas

El estudio se realizó en praderas de herbáceas de la localidad de Termas de Chillán, Andes de Chile central (36°54'34"S 71°24'46"W; 1834 msnm) en las temporadas de verano del hemisferio austral de los años 2007 y 2008. Las praderas estudiadas están rodeadas por una matriz forestal compuesta de elementos templado-mediterráneos como *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) y *N. dombeyi* (Luebert & Pliscoff 2006). Las praderas abordadas en este estudio son resultado de deslizamientos de tierra que formaron sitios sin cobertura boscosa donde se encuentran actualmente ensamblajes de herbáceas. Las plantas invasoras fueron llevadas al sitio presuntamente por el tráfico de personas por senderos de uso turístico (Valdebenito 2002). La planta exótica más abundante en el sitio de estudio es *Echium vulgare* (Boraginaceae). De origen europeo, esta especie fue introducida a Chile a finales del siglo XIX (Matthei 1995) y actualmente es una especie naturalizada con una amplia distribución latitudinal en nuestro país (desde los 25°17'S a los 53°01'S). Detalles de esta especie se pueden encontrar en los capítulos II y III de esta tesis. Tres especies nativas fueron escogidas para realizar este estudio: (i) *Phacelia secunda* JM Gmel. (Hydrophyllaceae); (ii) *Schizanthus hookeri* Gillies ex Graham (Solanaceae) y (iii) *Stachys albicaulis* Lindl. (Lamiaceae). Detalles de estas especies pueden ser encontrados en el Capítulo I y II de esta tesis. Estudios previos han mostrado que aunque la presencia de la planta exótica *E. vulgare* facilita la riqueza de polinizadores en praderas de herbáceas, las tasas de visita sobre las plantas nativas se reducen por un efecto de dilución como consecuencia de una mayor disponibilidad floral de los sitios invadidos (Capítulo II de esta tesis). Los polinizadores más abundantes en el sitio de estudio son los himenópteros

Alloscirtetica gayi (Apidae), el abejorro nativo de Chile *Bombus dahlbomii* Guerin (Apidae) y el abejorro europeo *Bombus terrestris* (Apidae) (ver capítulos II y III de esta tesis). La abeja nativa de Chile *A. gayi* presenta una distribución amplia desde la provincia de Copiapó hasta Collico, provincia de Valdivia; se caracteriza por ser una especie generalista en el uso de recursos florales (Vivallo 2003). Tanto *B. terrestris* como *B. dahlbomii* se caracterizan por su amplio generalismo en el uso de los recursos florales. Aunque *B. dahlbomii* es un polinizador efectivo de varias especies del bosque templado de Sudamérica (Aizen et al. 2002), se desconoce la efectividad de *B. terrestris* como polinizador de especies nativas. Investigaciones conducidas en otros ecosistemas han estimado el rango de forrajeo (área que visitan los trabajadores de un nido) de *B. terrestris* en un valor menor a 625 m² (Darvill et al. 2004) aunque los desplazamientos desde el nido pueden alcanzar los 15 km (Goulson & Stout 2001). En Chile, *B. terrestris* es una especie exótica naturalizada que se distribuye entre las regiones IV a X (Montalva et al. 2008). Fue introducida en nuestro país en 1997 con el objetivo de polinizar cultivos agrícolas (Estay & Vitta 2004) y habita preferentemente praderas cercanas a cursos de agua (Kadoya et al. 2009). Los efectos nocivos más importantes de la introducción de *B. terrestris* tienen relación con polinización inadecuada, dado que presenta incompatibilidad fenotípica con las flores para acceder a los órganos reproductivos y sus visitas estarían sesgadas a flores con tubos florales reducidos (Kenta et al. 2007). Se ha postulado que el abejorro nativo *B. dahlbomii* se encontraría amenazado por los abejorros exóticos *B. terrestris* y *B. ruderatus*, principalmente porque estos compartirían el mismo nicho ecológico en términos de uso de recursos florales y sitios de anidamiento (Farji-Brener & Corley 1998; Ruz & Herrera 2001; Morales 2007).

Captura de polinizadores y análisis de las cargas de polen

En este trabajo se compararon las cargas de polen de los abejorros *B. dahlbomii* y *B. terrestris* descartando del estudio la abeja *A. gayi*. Durante el año

2007 se colectaron abejorros en los parches invadidos por *E. vulgare* (TC01, TC03 y TC07, detalles de los parches de estudio y sus características en el Capítulo II de esta tesis) y no-invasadas por *E. vulgare* (TC02, TC08 y TC09). Durante el año 2008 se acotó la colecta de polinizadores a los parches TC01 y TC07 que presentaron una composición floral similar (Capítulo III de esta tesis). Además, en el año 2008 se utilizó un diseño experimental que consistió en la remoción de la planta exótica *E. vulgare* desde los parches estudiados, por lo que las colectas fueron realizadas antes y después de la remoción de *E. vulgare* como forma de comparar los cambios en las cargas de polen que transportan los individuos del género *Bombus*. Dado que los parches estudiados fueron utilizados para obtener datos de las visitas de los animales a las flores, en el año 2007 las colectas de *Bombus* fueron realizadas después de finalizar la etapa de toma de datos de visitas de los animales a las flores. Durante el año 2008 restringimos a 15 el número de individuos colectados de cada especie del género *Bombus* como forma de minimizar los efectos de la colecta en los registros de las tasas de visita. Porcentualmente, la obtención de 15 individuos corresponde al 1.1% ($n = 1366$ individuos) y 1.4% ($n = 1100$ individuos) del total de individuos de *B. terrestris* observados antes de la remoción de *E. vulgare* visitando flores en los parches TC01 y TC07, respectivamente. Para *B. dahlbomii* los 15 individuos colectados en el año 2008 corresponden al 4.9% ($n = 304$) de los individuos observados visitando flores antes de la remoción de *E. vulgare* en el parche TC07. No se realizaron colectas de esta especie en el año 2008 en el parche TC01 por el escaso número de individuos que fue registrado. Los polinizadores fueron colectados inmediatamente después de visitar flores, anestesiados con acetato de etilo y depositados en tubos Eppendorf de 1500 μ L de volumen. En caso que el tamaño de los individuos no permitiera su depósito en este tipo de recipiente, se retiraron las bolsas de polen cuando los animales cargaban con estas, y fueron lavados con etanol al 70%, depositando todo el contenido en tubos Eppendorf hasta completar 1500 μ L de volumen. Para cada individuo capturado se

registraron las siguientes medidas corporales (Fig. IV.1): longitud del tórax, ancho del tórax, longitud del fémur, longitud de la tibia y longitud de la probóscide. La longitud del fémur y tibia se realizaron sobre la tercera extremidad izquierda. Para cuantificar el número de granos de polen que cargan los animales se utilizó una estimación basada en el número de partículas transportadas usando un contador de partículas Beckman Coulter Z-Series (Beckman Instruments Inc., Berkeley, California). Previo al uso de este instrumento, se debe determinar el rango del diámetro de las partículas a cuantificar. Para esto, se determinó el diámetro de los granos de polen de las especies *Alstroemeria ligtu*, *E. vulgare*, *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis*. Con este propósito, se tomaron muestras de yemas florales desde plantas en terreno las que fueron mantenidas en etanol 70% v/v; en el laboratorio estas yemas fueron disecadas y se aislaron las anteras las que fueron teñidas en una solución de lactofenol-anilina azul (Kearns & Inouye 1993). Las muestras fueron montadas en portaobjetos, observadas en microscopio óptico y fotografiadas. Como una forma de incorporar la variabilidad inter-individual que puede existir en esta estructura se fotografiaron 3 granos de polen de 3 yemas florales, cada yema proveniente de individuos distintos (n = 9 granos de polen). Sobre las fotografías se midió el diámetro mayor de los granos de polen usando el programa de análisis de imágenes digitalizadas SigmaScan 5.0 Pro 5.0 (SPSS 1999). Los valores promedio, el error estándar y rango del diámetro mayor de los granos de polen medidos (n = 9) fueron los siguientes para cada especie: *A. ligtu* ($141.5 \mu\text{m} \pm 0.4$, $140.0 \mu\text{m} - 143.5 \mu\text{m}$), *E. vulgare* ($27.7 \mu\text{m} \pm 0.3$, $26.4 \mu\text{m} - 28.4 \mu\text{m}$), *P. secunda* ($35.8 \mu\text{m} \pm 0.2$, $34.8 \mu\text{m} - 36.6 \mu\text{m}$), *Schizanthus hookeri* ($91.6 \mu\text{m} \pm 2.1$, $82.2 \mu\text{m} - 98.7 \mu\text{m}$), *Stachys albicaulis* ($49.6 \mu\text{m} \pm 0.2$, $48.7 \mu\text{m} - 50.2 \mu\text{m}$). El contador de partículas permite fijar un tamaño umbral del diámetro de partículas sobre el cuál se cuentan todas las partículas que se encuentren en una muestra; en este trabajo ese umbral se fijó en $25 \mu\text{m}$, $30 \mu\text{m}$ y $45 \mu\text{m}$. El contador de partículas requiere que la muestra sea suspendida en una solución de NaCl al 1%. En

cada tubo Eppendorf donde se albergaba la muestra se eliminó la solución de etanol 70% v/v evaporándola en una estufa de secado a 40°C por 24 horas y reemplazándola por una solución de NaCl 1% hasta completar 1000 μL de volumen. Desde estas muestras se tomó un volumen de 100 μL el que fue puesto en los recipientes diseñados para el contador de partículas y aforados hasta 5000 μL . De cada muestra, el contador de partículas toma un volumen de 100 μL . Para este trabajo se realizaron tres medidas por muestra las que fueron sumadas para constituir la estimación del número de granos de polen transportado por cada individuo. Tomando ventaja del tamaño de los granos de polen, se consideró que aquellas partículas con un diámetro mayor a 45 μm corresponden a granos de polen de especies nativas. Por otro lado, partículas de un tamaño en el rango 25-30 μm fueron consideradas como representativas de los granos de polen de *E. vulgare*. Dado que el contador de partículas solo entrega el total de partículas sobre un tamaño umbral, para estimar el número de granos de polen en el rango 25-30 μm a los valores obtenidos para umbrales mayores a 25 μm se le restó los valores obtenidos sobre los 30 μm . Todos los valores obtenidos representan el número de partículas en 300 μL de solución. Es posible que los granos de polen de otras plantas no incluidas en este análisis hayan sido transportados por los abejorros y contribuyan como fuente de error a las mediciones realizadas. Por otro lado, el número de granos de polen de plantas nativas pudo ser sub-estimado, dado que se descartó de nuestro análisis el intervalo de tamaño 30-45 μm en el que se incluye *P. secunda*.

Interferencia polínica en plantas nativas

Se estimó el efecto del polen heteroespecífico sobre el éxito reproductivo de tres especies nativas. En sitios no-invadidos se marcaron 60 plantas de *Stachys albicaulis* (parche TC08, ver Capítulo II), 60 plantas de *Schizanthus hookeri* (parche TC02, ver Capítulo II) y 40 plantas de *P. secunda* (parche TC09, ver

Capítulo II). En cada planta seleccionada se cubrió un tallo con yemas florales usando bolsas de tul (rango de yemas florales por individuo, *P. secunda*: 1-5 yemas; *S. albicaulis*: 1-11 yemas; *S. hookeri*: 1-6 yemas). Para cada especie se aplicó aleatoriamente sobre las flores en antésis uno de los siguientes tratamientos de polinización en igual número de individuos: (i) polinización conoespecífica, usando polen de la misma especie; (ii) polinización heteroespecífica, utilizando polen de la planta exótica *E. vulgare*; (iii) polinización mixta, usando una mezcla de polen de polen conoespecífico y de *E. vulgare*; y (iv) control. En todos los tratamientos las flores fueron emasculadas. Para realizar la polinización se tomó el polen extraído desde las flores emasculadas y se polinizó de forma cruzada, sin usar polen del mismo individuo evitando la geitonogamia, y procurando que el individuo focal estuviese a más de 5 m del donante de polen. En el caso de *E. vulgare* el polen fue extraído directamente desde flores de sitios invadidos. Las muestras de polen se depositaron en tubos Eppendorf desde donde se tomó una muestra usando una pinza con la que depositó el polen sobre los estigmas. Para el tratamiento de polinización mixta, antes de la polinización se realizó una mezcla de polen conoespecífico y de *E. vulgare* dentro de tubos Eppendorf, utilizando el mismo número de anteras de la planta nativa focal y de la planta exótica. Esta mezcla fue depositada directamente en el estigma de las flores. Luego de la polinización, las flores cubiertas nuevamente con bolsas de tul para evitar cualquier depósito de polen exógeno. Luego de 24 - 27 días de la polinización, se colectaron los frutos de las flores tratadas y se procedió a contar el número de semillas producidas. Tanto en *P. secunda* como *Stachys albicaulis* los frutos se comportaron de manera indehiscente, por lo que se pudo individualizar el número de semillas por fruto y así fue posible estimar el porcentaje de frutos que produjeron al menos una semilla y la razón semillas:óvulos. En *S. hookeri* los frutos se comportaron de manera deshiciente, por lo que sólo se estimó el porcentaje de frutos que produjeron al menos una semilla. Se compararon las variables entre los tratamientos para cada especie de forma independiente

usando un análisis de varianza de una vía que aleatorizó la variable respuesta con un método de remuestreo (Jadwiszczak 2009). El porcentaje de fructificación fue transformado usando la función $\text{Log}_{10}(\text{var} + 1)$, mientras que la proporción semillas/óvulos (p) fue transformada usando la función $\text{Arcsin}(\sqrt{p})$.

Depósito de polen estigmático, rasgos florales y análisis de selección fenotípica

Tomando ventaja del experimento de remoción de la planta exótica *E. vulgare* (ver Capítulo III de esta tesis), se realizó una comparación del depósito de polen sobre los estigmas y los rasgos florales asociados entre plantas nativas que se encuentran en parches no-invadidos, y los parches invadidos antes y después de la remoción de la planta exótica *E. vulgare* en la temporada estival 2008. Específicamente, se evaluó si rasgos florales relacionados con la atractividad de las flores a los polinizadores y autopolinización están sujetos a selección fenotípica en las plantas nativas *P. secunda*, *S. hookeri* y *S. albicaulis*, usando como variable de adecuación biológica el número de granos conoespecíficos depositados sobre los estigmas. Para cada especie se realizó un procedimiento equivalente que se describe a continuación. En *P. secunda* se estudiaron individuos de los parches invadidos TC01 y TC07 e individuos del parche no-invasado TC09; en *S. hookeri* se estudiaron individuos de los parches invadidos TC01, TC03 y TC07 e individuos de los parches no-invasados TC02 y TC04; en *S. albicaulis* se estudiaron individuos de los parches invadidos TC01 y TC03 e individuos del parche no-invasado TC08. En estas tres especies se realizó una comparación para los rasgos florales y el depósito de polen conoespecífico entre la condición previa y posterior de la remoción de *E. vulgare* (ver Capítulo III de esta tesis). En cada parche se marcó una yema floral para un número variable de individuos, cuatro días después de la antéesis de la yema la flor fue retirada de la planta, almacenada en etanol 70° de forma independiente en un tubo Eppendorf de 1,5 ml de volumen y transportada al laboratorio. En los parches que se realizó la remoción de *E. vulgare*, se marcaron yemas de flores de individuos independientes tres días después de la remoción las que se retiraron

cuatro días después de la antésis, almacenándolas de la misma forma en que se describió anteriormente. Este protocolo permitió comparar las variables de depósito de polen entre la condición previa y posterior a la remoción de *E. vulgare* con un sitio no-invasado. En el laboratorio las flores fueron disecadas y fotografiadas digitalmente a una distancia de 30 cm utilizando una cámara Nikon D50 (Nikon Inc.) sobre un papel milimetrado. Sobre la imagen digital obtenida se midieron los rasgos de las flores utilizando el programa Sigma Scan Pro 5.0 (SPSS 1998), los que incluyeron para cada especie (Apéndice IV.1): (a) *Phacelia secunda*: longitud de la corola, longitud del cáliz, ancho del cáliz, y la distancia antera estigma, estimada como la diferencia entre la longitud del cáliz y el androceo (filamento más antera); (b) *Schizanthus hookeri*: longitud del tubo de la corola, longitud de la quilla, longitud del pétalo superior y longitud del estilo; (c) *Stachys albicaulis*: longitud de la corola, ancho y largo del pétalo central inferior, y distancia antera-estigma, estimada como la diferencia entre la longitud del estilo y el androceo (filamento más antera). La estadística descriptiva de cada rasgo analizado y el número de muestras se detallan en la Tabla IV.1. De cada muestra de flor se extrajo el estilo, sobre el que se visualizaron los granos de polen depositados. Para esto se tiñeron los estigmas con azul de anilina al 0.1% disuelto en una solución buffer de fosfato de sodio 0.07 M y ph = 9 (Kearns & Inouye 1993; Harder & Aizen 2004). Previo a la tinción, los estilos fueron ablandados en una solución de NaOH 2 M por 24 horas, luego de lo cual el tejido fue lavado en agua destilada y fijado en la solución de tinción por un período de 48 h. Luego de esta incubación las muestras fueron puestas sobre portaobjetos, cubiertas con un cubreobjetos, aplastadas y analizadas en un microscopio Nikon Labophot 2 (Nikon Inc. 1990) equipado con lámpara fluorescente, en el que se realizaron las observaciones. Este procedimiento permitió cuantificar el número de granos de polen total y conoespecífico que recibió cada estigma. Se realizó un análisis de varianza con datos aleatorizados para comparar el número de granos de polen por especie entre las distintas condiciones de los parches (no-invasados, invasados y

posterior a la remoción de *E. vulgare*). El análisis de varianza aleatorizado genera un remuestreo de las variables, asignándolas azarosamente a los tratamientos del factor y calculando una función de probabilidad de los datos que son contrastados con los datos observados; para este trabajo se usaron 1000 aleatorizaciones para cada análisis y se utilizó el programa Rndom Pro 3.14 (Jadwiszczak 2009).

El análisis de selección fenotípica conducido permitió determinar la fuerza, signo y curvatura de la selección natural actuando sobre los rasgos florales medidos, usando el número de granos de polen sobre los estigmas como variable de adecuación biológica. Este análisis comparó las siguientes condiciones (1) parches no-invadidos por la planta exótica *E. vulgare*, (2) parches invadidos y, (3) parches después de la remoción de *E. vulgare*. Se estimó el diferencial de selección (S_i) para cada rasgo i ; este diferencial representa el cambio del rasgo i atribuible a la selección directa e indirecta en una generación y se mide como la covarianza entre el rasgo z-estandarizado Z_i (media = 0; desviación estándar = 1) y la adecuación biológica relativa w . Para describir la fuerza directa de la selección actuando sobre los rasgos estudiados, excluyendo la selección indirecta a través de rasgos correlacionados, se usó el modelo multivariado de Lande & Arnold (1983) como forma de estimar el gradiente lineal de selección (β_i) el cual provee información de la dirección y magnitud del cambio esperado sobre el rasgo i manteniendo todos los demás rasgos fijos, cuya función es:

$$w = \alpha + \sum_i^n \beta_i \cdot Z_i + \varepsilon$$

donde α es una constante y ε es un representación de error. También se estimaron los gradientes de selección no-lineales γ desde los coeficientes de segundo orden del modelo de Lande & Arnold (1983):

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i \cdot Z_i + \frac{1}{2} \cdot \sum_{i=1}^n \gamma_{ii} \cdot Z_i^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{i \neq j}^n \gamma_{ij} \cdot Z_i \cdot Z_j + \varepsilon$$

donde γ_{ii} estima la magnitud y curvatura de la relación entre el rasgo i y la adecuación biológica relativa. Cuando $\gamma_{ii} < 0$ implica concavidad negativa de la función y se deduce que sobre el rasgo i actúa selección estabilizadora; por el contrario, cuando $\gamma_{ii} > 0$ refleja una concavidad positiva y refleja una selección disruptiva actuando sobre el rasgo i . Es posible estudiar la relación entre pares de rasgos y la adecuación biológica relativa conociendo el parámetro γ_{ij} que representa el gradiente de selección correlacional. Todos los rasgos estudiados fueron z-estandarizados (media = 0 y desviación estándar = 1) substrayendo la media total del carácter a cada valor y dividiendo por la desviación estándar. Esta transformación es equivalente a expresar los rasgos en unidades de desviaciones estándar y permite realizar comparaciones de la fuerza de la selección entre poblaciones o tratamientos experimentales. Los diferenciales, los gradientes lineales, cuadráticos y correlacionales estandarizados de selección se representan como S'_i , β'_i , γ'_{ii} e γ'_{ij} respectivamente. El número de granos de polen conoespecíficos sobre los estigmas fue utilizado como medida de adecuación biológica. Esta variable fue relativizada (adecuación biológica relativa) dividiendo los valores individuales por la media de cada grupo a comparar. La significancia estadística de los valores de S'_i fue evaluada usando la correlación de Pearson entre la adecuación biológica relativa y los rasgos florales z-estandarizados estudiados. La significancia estadística de los gradientes de selección fue determinada directamente desde los coeficientes de regresión después de remover los efectos del resto de los parámetros. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa JMP 5.0.1a (SAS Institute Inc.). Para visualizar la forma de la función de la adecuación biológica, así como la localización de los máximos y mínimos del éxito reproductivo dentro del rango de un fenotipo, se usó la rutina univariada de "splines" cúbicos (Schluter 1988). Este corresponde a una regresión no-paramétrica que fija una función que provee una predicción cuantitativa de la adecuación biológica a lo largo del rango de los valores de un rasgo cuantitativo. Esta función es usada para predecir diferencias en adecuación biológica entre individuos (y),

estimando la superficie de la adecuación biológica (f) como función de una variable independiente (z) de la forma $y = f(z) + \text{error aleatorio}$. En esta función, y representa la adecuación biológica con una distribución binomial, de Poisson o normal para cada valor de z . El objetivo de este procedimiento es estimar la superficie de f sin hacer supuestos *a priori* sobre la forma de la función. Dado que la forma de la superficie de la adecuación biológica puede variar dependiendo del intervalo del rasgo sobre la que se realiza la estimación (λ), se usó un intervalo del rasgo que minimizara el error de predicción del modelo. El error estándar para cada superficie de regresión fue estimado aleatorizando los datos 5000 veces.

IV.4 RESULTADOS

Captura de polinizadores y análisis de las cargas de polen

Un total de 196 y 90 individuos del género *Bombus* fueron recolectados en los años 2007 y 2008, respectivamente (Tabla IV.2). Las cargas de polen de estos individuos variaron entre los parches donde estos fueron capturados (Tabla IV.3). Para *B. dahlbomii* sólo se detectó una disminución significativa del número partículas en el rango 25-30 μm en los parches invadidos del año 2007 respecto al resto de los parches establecidos (Tabla IV.3), no observándose diferencias estadísticamente significativas entre años ni sitios para las partículas mayores a 45 μm de diámetro (Tabla IV.4). Para *B. terrestris* se detectó que el estatus de los sitios afecta el número de partículas transportadas para los dos rangos de tamaño estudiadas, pero no existió efecto del año de estudio sobre las variables (Tabla IV.4). Específicamente, la presencia de *E. vulgare* aumenta el número de partículas del rango 25-30 μm en *B. terrestris*, observándose una disminución significativa en aquellos sitios no-invadidos y donde *E. vulgare* fue removido (Tabla IV.4). Por otro lado, en *B. terrestris* se

observó un incremento en el número de partículas de mayor tamaño en los sitios invadidos el año 2007, no observándose diferencias sobre esta variable en el resto de los parches (Tabla IV.4). La relación entre la cantidad de partículas pequeñas/grandes permite apreciar cual es la tendencia del transporte de polen en *Bombus* (Fig. IV.2). En *B. terrestris* existe una reducción en la relación del tamaño de partículas pequeñas/grandes en los parches invadidos en los años 2007 y 2008, aumentando de forma significativa esta relación en aquellos parches no-invadidos y desde donde *E. vulgare* fue removido (Tabla IV.4 y Fig. IV.2). Para *B. dahlbomii* no se observó un efecto del tipo de parche estudiado ni del año sobre la relación de tamaños de partículas estudiadas (Fig. IV.2). No se observó efecto de las medidas corporales de los individuos del género *Bombus* estudiados incluidas como co-variables en los análisis de varianza conducidos, excepto la longitud del fémur en *B. terrestris* que tuvo un efecto estadísticamente significativo sobre la relación del número de partículas $25-30 \mu\text{m}/> 45 \mu\text{m}$ (g.l. = 2; SC = 1.996; F = 3.126; p = 0.046).

Efecto de la polinización heteroespecífica sobre el éxito reproductivo de plantas nativas

En las tres plantas nativas estudiadas se observó que el porcentaje de fructificación difirió significativamente entre los tratamientos de polinización manual aplicados (Tabla IV. 5 y Fig. IV.3). Tanto los tratamientos control como de polinización heteroespecífica no produjeron semillas en ninguna de las especies estudiadas, resultado que descarta mecanismos apomícticos (formación de semillas sin fertilización) de reproducción (Fig. IV.3a). Respecto a la relación semillas:óvulos se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos de polinización manual para las plantas *P. secunda* y *Stachys albicaulis* (Fig. IV.3b). Los análisis de Tukey *a posteriori* conducidos independientemente para cada planta permitieron evidenciar que sólo la relación semilla:óvulo en *Stachys albicaulis* fue afectada por el polen de *E. vulgare*, sugiriendo que el polen de la planta exótica interfiere en el proceso de

polinización de esta especie (Fig. IV.3b).

Selección fenotípica sobre rasgos florales

Para las especies estudiadas no se detectaron diferencias estadísticamente significativas en el número de granos de polen totales y con-específicos depositados sobre los estigmas de plantas nativas cuando se compararon los parches no-invadidos, invadidos y post-remoción de *E. vulgare* (Tabla IV.1; Apéndice IV.2). Los análisis de selección fenotípica mostraron resultados específicos para cada especie, rasgo y tipo de parche. En *P. secunda* sólo se observó un gradiente correlacional significativo para los rasgos longitud corola con la distancia antera-estigma de individuos presentes en parches donde *E. vulgare* fue removida (Tabla IV.6a), específicamente se detectó que plantas con flores con corola pequeña y alta distancia antera-estigma y flores con corolas grandes y corta distancia antera-estigma son favorecidas por la selección (Fig. IV.6a). En *Schizanthus hookeri* se detectó selección fenotípica sobre dos rasgos. Primero, en parches no-invadidos la longitud de la corola presentó tanto un diferencial y un gradiente lineal significativos, evidenciando selección lineal positiva sobre este rasgo (Tabla IV.6b; Fig. IV.4b). La longitud del pétalo inferior presentó resultados opuestos entre los parches no-invadidos e invadidos (Tabla IV.6c), observándose selección negativa en las parches no-invadidos y selección positiva en parches invadidos (Fig. IV.6c). En *Stachys albicaulis* se detectó selección positiva sobre el área del pétalo inferior en parches invadidos, aunque este efecto desaparece después de la remoción de *E. vulgare* (Tabla IV.6c, Fig. IV.4d).

IV.5 DISCUSIÓN

En este trabajo se observaron diferencias en la calidad del polen transportado entre especies del género *Bombus* que habitan la localidad de Termas de Chillán en la zona central de Chile, cuando se comparan parches no-invadidos,

invadidas y desde donde se realizó remoción de la planta *E. vulgare* (Tabla IV.2; Fig. IV.2). La calidad del proceso de polinización hace referencia a un aumento en la proporción de granos de la especie conespecífica sobre la que ocurrirá la fecundación (Brown & Mitchell 2001; Kirchner et al. 2005) o un aumento en la proporción de granos conespecíficos genéticamente compatibles que son transportados o depositados por los polinizadores sobre los estigmas (Robertson et al. 1999; Wilcock & Neiland 2002). La calidad del polen se modifica en función del hábito de forrajeo de los polinizadores (generalistas/especialistas; Kunin 1997; Aizen & Feisinger 1994) o en función de la composición floral de la comunidad que rodea a la especie focal (Kirchner et al. 2005). En el caso de este estudio, la calidad del polen transportado por individuos del género *Bombus* fue estimada como la proporción entre el número de partículas de tamaño menor (representando el polen de la especie exótica *E. vulgare*) en relación al número de partículas de tamaño mayor (representando el polen de especies nativas) transportado por los individuos. Esta proporción no mostró variación para *B. dahlbomii* entre los parches estudiados aunque para *B. terrestris* se observó una disminución en la proporción en el número de partículas pequeñas/grandes en sitios no-invadidos y en parches donde *E. vulgare* fue removida. Estos resultados pueden ser explicados por las siguientes vías. *Bombus dahlbomii*, un abejorro nativo de los bosques templados de Sudamérica que presenta principalmente preferencia por las flores de color rojo (Smith-Ramírez et al. 2005; Martínez-Harms et al. 2010) y puede experimentar procesos de aprendizaje asociados a escoger el nuevo recurso, en este caso la planta exótica *E. vulgare*, la cual presenta una mayor disponibilidad de néctar o polen que el resto de las especies nativas que se encuentran en el sitio de estudio. Trabajos efectuados con *B. dahlbomii* han demostrado que esta especie presenta plasticidad en el proceso de aprendizaje y que dicho aprendizaje se basa en el contraste acromático de las flores, no dependiendo directamente del color que estas presentan (Martínez-Harms et al. 2010). El segundo argumento que explicaría el resultado de las cargas de polen en *B.*

dahlbomii tienen relación con el rango de forrajeo de los individuos del género *Bombus*, el que abarca de 300 m a 15 km (Goulson & Stout 2001; Darvill et al. 2004; Montalva et al. 2008) por lo que el forrajeo puede ser poco específico para esta especie, mezclando polen de especies nativas con polen de plantas exóticas. Aunque el presente trabajo no abordó un análisis del patrón de forrajeo de *B. dahlbomii* a escala de paisaje o región, es posible que las mayores cargas de partículas representativas de polen de *E. vulgare* en sitios no-invadidos o en sitios donde la planta exótica fue removida reflejen una preferencia de este abejorro por la planta exótica, cuya producción de néctar es mayor que las plantas nativas encontradas en los parches estudiados (Capítulo II de esta tesis). Los resultados de las cargas de polen observadas en el abejorro exótico *B. terrestris* muestran una mayor proporción de partículas de polen de la planta exótica *E. vulgare* cuando esta se encuentra presente, cambiando su preferencia hacia flores nativas cuando la planta exótica se encuentra ausente. Se ha evidenciado que *B. terrestris* presenta una preferencia por flores de especies exóticas en varios lugares del mundo (Goulson 2003; Morales 2007). Esto, junto a la mayor abundancia relativa de *E. vulgare* en los parches estudiados y la mayor complejidad en aprender a coleccionar polen de plantas menos abundantes (Raine & Chittka 2007) generaría que esta especie de abejorro exótico aprenda rápidamente a coleccionar polen del recurso más abundante, ignorando a las especies nativas hasta que el recurso principal, en este caso *E. vulgare*, decae. Por otro lado, en *B. terrestris* se ha establecido una relación entre la capacidad de forrajear flores de mayor tamaño y el ancho del tórax (Peat et al. 2005), al igual cómo el largo de las antenas se ha relacionado con una mayor concentración de receptores olfatorios que permitirían la identificación de pistas sobre las flores (Spaethe et al. 2007). Los resultados obtenidos muestran que la longitud del fémur en *B. terrestris* tiene una relación positiva con la proporción del número de granos de polen pequeños/grandes transportados. La longitud de la tibia, donde se ubica la corbícula o bolsa de polen de las especies de la tribu Apinae (Apidae), no tuvo

relación con la calidad de polen transportado en ninguno de las dos especies de abejorros estudiados.

Los resultados obtenidos no evidenciaron efectos negativos del depósito de polen heteroespecífico sobre el éxito reproductivo de plantas, estimado como porcentaje de fructificación, y como proporción semillas:óvulos en dos de las tres especies estudiadas (Fig. IV.3). Cuando los polinizadores presentan conductas generalistas en el uso de recursos, como es el caso de los individuos del género *Bombus*, el intercambio de polen heteroespecífico aumenta (Cresswell 1998; Wilcock & Neiland 2002) y se generan dinámicas de depósito de polen heteroespecífico que se relacionan con la abundancia relativa de flores conespecíficas/heteroespecíficas (Bjerknes et al. 2007). Se ha estimado que hasta un 50% de los estigmas de las angiospermas pueden presentar depósito de polen heteroespecífico (Wilcock & Neiland 2002) el que puede generar efectos alelopáticos o obstruir el desarrollo de tubos polínicos de los granos de polen conespecíficos, aunque también existen efectos neutrales (Wilcock & Neiland 2002). A una escala comunitaria, es posible que el polen heteroespecífico sea uno de los principales factores en limitar la reproducción (Vamosi et al. 2006). En este trabajo se observó que en sitios invadidos el principal visitante floral, *B. terrestris*, presenta proporcionalmente una mayor cantidad de polen de la planta exótica *E. vulgare* que de plantas nativas, lo que sugeriría que podría existir un mayor depósito de polen heteroespecífico sobre los estigmas de las plantas nativas. Sin embargo, en este trabajo no se encontró evidencia en tal sentido (Tabla IV.1). El hecho de que exista una baja cantidad de polen heteroespecífico depositado en los estigmas de plantas pareciera ser la regla mas que la excepción en sistemas naturales (Morales & Traveset 2009). Aún cuando en los parches estudiados se cumplen las condiciones que harían suponer que una alta proporción de polen heteroespecífico podría ser depositado (i.e., diversidad de plantas y presencia de polinizadores generalistas) (Wilcock & Neiland 2002; Vamosi et al. 2006) no se observaron evidencias en este sentido. En este caso un mecanismo que

puede ser invocado para explicar la baja proporción de polen heteroespecífico que las plantas nativas reciben tiene relación con la efectividad como polinizadores de los individuos del género *Bombus*. Aunque se ha propuesto que los abejorros son en general polinizadores efectivos para las plantas nativas (Wilson et al. 2004), los abejorros exóticos pueden prestar un servicio ineficiente en transportar y depositar polen conoespecífico (Goulson 2003) ya que las cargas de polen conoespecíficas transportadas pueden ser ricas en polen genéticamente incompatible para muchas especies de plantas. Si este es el caso, el patrón de visitas de cada individuo del género *Bombus* podría aumentar la polinización geitenogámica (Fenster et al. 2004). Los resultados obtenidos después de la polinización manual con una mezcla de polen conoespecífico y heteroespecífico de *E. vulgare* sobre las plantas nativas *P. secunda* y *S. hookeri* mostró que no existen efectos negativos de la especie exótica sobre el éxito reproductivo de estas plantas (Fig. IV.3). Aunque ocurra depósito de polen heteroespecífico, varios trabajos han mostrado un efecto neutral del depósito de este tipo de polen sobre plantas nativas (Moragues & Traveset 2005; Totland et al. 2006), evidenciando que las plantas exóticas no siempre constituyen una amenaza a la reproducción de especies nativas. Sólo en *Stachys albicaulis* se observó un efecto negativo del depósito de polen mixto sobre la relación semillas:óvulos. Los efectos neutrales del polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas se ha relacionado con la incapacidad de este de generar interferencia mecánica (bloqueo) o química (alelopatía) del polen conoespecífico, permitiendo el desarrollo de los tubos polínicos (Wilcock & Neiland 2002). Pocos estudios han abordado los mecanismos específicos de cómo el polen heteroespecífico no constituye una interferencia a la polinización y la mayor parte de los estudios que integran información respecto a las visitas de los animales a las flores, las cargas de polen y el depósito de polen heteroespecífico han sido evaluados de manera independiente (Morales et al. 2009). Para este caso específico, es posible que los granos de *E. vulgare*, que presentan un tamaño pequeño en relación con los

granos de polen de las plantas nativas, no efectúen un bloqueo mecánico efectivo ya que utilizarían una superficie limitada del estigma de la planta receptora, permitiendo el desarrollo del tubo polínico de las especies conespecíficas. Una explicación complementaria podría relacionarse con una carencia de adhesividad de los granos de polen heteroespecíficos al estigma de la especie focal, dado que al realizar la polinización manual mixta se supone que los dos tipos de polen permanecen sobre el estigma. Se ha evidenciado que el polen heteroespecífico de especies cercanas filogenéticamente genera impactos negativos más importantes que cuando el polen heteroespecífico es de especies lejanas filogenéticamente (Morales & Traveset 2009). Con todo, es necesario que futuras investigaciones no sólo diluciden los efectos negativos del depósito de polen heteroespecífico, si no que se indague en los mecanismos que den cuenta de los casos en que el polen heteroespecífico no constituye una amenaza a la reproducción.

La baja proporción de depósito de polen heteroespecífico detectado sobre los estigmas de las plantas nativas junto con la ausencia de efectos negativos de la polinización heteroespecífica, especialmente en las plantas nativas *P. secunda* y *Schizanthus hookeri* sugieren que las especies estudiadas no serían afectadas negativamente en términos reproductivos por la presencia de la planta exótica *E. vulgare*. Siguiendo el principio de los polinizadores efectivos (Stebbins 1970) que postula que a través de la selección natural se favorecerían aquellos rasgos que aumentan el traspaso de polen con-específico y el éxito reproductivo de las plantas (Cresswell 1998), en esta investigación se esperaba que aquellos rasgos que favorecieran la reproducción autógena fueran seleccionados en parches invadidos frente a rasgos que favorecen la reproducción alógama en la que las cargas de polen heteroespecífico pueden ser más abundantes. En la última década las nuevas hipótesis mecanicistas respecto al funcionamiento de la selección natural han rechazado la concepción de invariabilidad selectiva de la relación “un rasgo-un polinizador efectivo” que constituye la visión más ampliamente aceptada del proceso co-evolutivo, capaz

de explicar fenómenos tales como los síndromes de polinización en las flores (Faegri & van der Pijl 1971; Johnson & Steiner 2000; Fenster et al. 2004), por una visión contexto dependiente del proceso selectivo sometida a las condiciones ambientales de cada localidad geográfica, propuesta conocida como Teoría del Mosaico Geográfico Co-evolutivo (Thompson 1994; 2006). En esta, se postula que la variación espacial de las interacciones entre especies cambia entre comunidades generando selección sobre rasgos que cambian espacialmente, observándose como consecuencias ajustes finos entre los rasgos de las especies interactuantes o generando una aparente falta de ajuste (Rey et al. 2010). La escala espacial en la que se verifican los mosaicos co-evolutivos en polinización ha sido evaluada desde variaciones intra-poblacionales (Herrera 1997; Zamora 1999) hasta variaciones a escala regional (Thompson 2001). Los mosaicos selectivos también pueden verificarse en un contexto temporal (Cane et al. 2005). Dada las nuevas condiciones que ejerce la introducción de una especie exótica en una localidad determinada, las plantas circundantes pueden estar sufriendo importantes modificaciones en sus rasgos florales de acuerdo a los cambios que este tipo de especies generan sobre ensamble de polinizadores. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran una importante variación entre especies, rasgos y ambientes en el proceso de selección fenotípica sobre rasgos florales asociados al traspaso de polen, permitiendo reconocer caracteres más lábiles al proceso selectivo (Medel & Nattero 2009). Se puede considerar que para *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis* existen diferenciales y gradientes selectivos lineales significativos para un grupo de rasgos fenotípicos asociados con la atractividad de las flores a los polinizadores. Asimismo, la presencia o ausencia de *E. vulgare* es un factor importante en dar cuenta de los cambios en el proceso selectivo. Por ejemplo, en el caso de *Schizanthus hookeri* la longitud de la corola presentó un gradiente lineal positivo significativo en parches no-invadidos por *E. vulgare*, aunque esta selección no ocurrió en parches donde la planta exótica fue removida. Este resultado tendría relación con la composición del ensamble de polinizadores

presentes en cada una de las condiciones: en los parches no-invadidos existe una importante proporción de especies de dípteros de probóscide larga que promoverían longitudes de corola mayores (Capítulo II de esta tesis), fenómeno que ha sido observado en otras especies de plantas donde existe una estrecha relación entre la presencia de polinizadores con estas características y la selección de corolas y espolones de néctar de mayor longitud (Maad 2000; Alexandersson & Johnsson 2002).

En *Schizanthus hookeri* se detectó un patrón selectivo variable sobre la longitud del pétalo inferior de acuerdo a si los individuos estudiados se encuentran en presencia o ausencia de la planta exótica *E. vulgare* (Tabla IV.5b). El pétalo inferior (quilla) de *Schizanthus hookeri* se relaciona con la protección de las anteras y su movimiento mediado por polinizadores activa un mecanismo explosivo de traspaso de polen hacia el estigma (Pérez et al. 2007). Es posible que en sitios no-invadidos donde los polinizadores observados para esta especie son especialistas (Capítulo II de esta tesis) y de un tamaño relativo menor a los polinizadores de sitios invadidos por la planta exótica *E. vulgare*, la selección natural favorezca una reducción en la longitud del rasgo como una manera de reducir los costos involucrados en la mantención de estructuras de gran tamaño. En los sitios invadidos la selección sobre la quilla sería positiva, favoreciendo longitudes mayores que permitan la permanencia de animales de mayor tamaño, como los abejorros que son abundantes en este tipo de parches, para generar una polinización efectiva de las plantas. La relación funcional entre el tamaño de la quilla y el tipo de polinizadores que visitan las flores ha sido descrito en otras especies de plantas y podría actuar como una señal de atracción a los polinizadores (Armbruster et al. 2002; Castro et al. 2009) o como una reserva de polen que permitiría la polinización tardía (Kalisz et al. 1999; Castro et al. 2008). Todas estas características serían necesarias en sitios invadidos donde los abejorros del género *Bombus* preferirían señales conspicuas y en los que una polinización ineficiente podría favorecer mayores reservas de polen depositadas en quillas de mayor longitud. Sin embargo, no

existe evidencia de aportes de la reproducción autógama a la producción de semillas en *Schizanthus hookeri* (Pérez et al. 2009) por lo que la longitud de la quilla debería actuar como reservorio de polen con-específico alógamo o tener relación con la atracción y permanencia de los polinizadores en las flores. Por otro lado, aunque estudios de integración floral en *Schizanthus hookeri* han descrito una estrecha relación entre la longitud de la quilla y el pétalo superior (Pérez et al. 2007), la relación de estos rasgos no fue blanco de selección correlacional en ninguno de los parches estudiados. Al igual que en el caso de la longitud de la corola para esta especie, la selección fenotípica detectada sobre la condición no-invasada no fue replicada tras la remoción de *E. vulgare*, evidenciando que a pesar de la ausencia de la especie exótica en ambos parches, la selección no se expresa como un cambio inmediato sobre los rasgos de los individuos estudiados.

En *Stachys albicaulis* se detectó selección fenotípica solamente sobre el área del pétalo inferior en aquellos sitios invadidos previo a la remoción de *E. vulgare* (Tabla IV.5c), lo que apunta a que este rasgo se favorecería en sitios invadidos. En la misma línea descrita para *Schizanthus hookeri*, la presencia de abejorros en sitios invadidos, especialmente *B. terrestris*, generaría una fuerte fuerza selectiva sobre rasgos florales relacionados con la permanencia del animal sobre las flores o con el grado de atractividad de las flores a los polinizadores. Futuros estudios deberán dilucidar de forma experimental el rol de estas estructuras sobre la atracción de los polinizadores en distintas condiciones de invasión.

La homogenización biótica, es decir, el reemplazo de la biota local por especies exóticas, es uno de los componentes más importantes en reducir la diversidad biológica (Sala et al. 2000; Winter et al. 2008). Las respuestas micro-evolutivas de las especies frente a las nuevas condiciones han sido recientemente compiladas (Sax et al. 2007) y se centran principalmente en el estudio de las especies exóticas, comparando los rasgos entre el rango natural y los sitios colonizados (Müller-Schärer et al. 2004; Bischoff et al. 2006; Muth &

Pigliucci 2006; Sax et al. 2007; Winter et al. 2008). Los resultados de este trabajo son pioneros en mostrar los efectos de una planta exótica sobre los patrones selectivos de rasgos florales de las plantas nativas, dado por las complejas modificaciones que generan este tipo de especies en los ambientes donde son introducidas. La necesidad de implementar estudios comparativos de selección natural en ambientes cambiantes ha sido enfatizada en recientes estudios (Medel & Nattero 2009). Para ello, es de primera importancia el entender la prevalencia de las poblaciones, las modificaciones comunitarias, para que en base a estos antecedentes, se generen estrategias de conservación en la que no sólo consideren los aspectos ecológicos, sino que también los aspectos micro-evolutivos.

IV.6 CONCLUSIONES

En este capítulo se evaluó las etapas de la polinización de las plantas nativas *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis* comparando parches no-invadidos e invadidos por la planta exótica *E. vulgare* durante el año 2007, y parches experimentales con remoción de la planta exótica en el año 2008. Además, se evaluó si los cambios en las condiciones de polinización observados tienen impactos sobre la selección fenotípica de rasgos florales de plantas nativas. Los resultados obtenidos mostraron que el transporte de polen ejercido por los abejorros *B. dahlbomii* (nativo) y *B. terrestris* (exótico) presentó diferencias. Por un lado, *B. dahlbomii* no cambió la proporción de partículas de polen de plantas exóticas/nativas en presencia o ausencia de *E. vulgare*. *Bombus terrestris*, por su parte, presentó una mayor proporción de partículas de polen exótico en los sitios donde *E. vulgare* estaba presente. Las diferencias en las proporciones de polen transportadas, sin embargo, no se expresaron en diferencias en el depósito de polen con-específico/heteroespecífico sobre los estigmas de plantas nativas. Más aún, el estudio de polinización manual

demostró que el polen de *E. vulgare* no presentó efectos negativos sobre la reproducción de las plantas nativas *P. secunda* y *Schizanthus hookeri*, aunque sí se observó una reducción en la relación semillas:óvulos en la planta *Stachys albicaulis* al ser polinizada con una mezcla de polen con-específico/heteroespecífico. No obstante lo anterior, los análisis de selección fenotípica efectuados para evaluar respuestas micro-evolutivas de rasgos florales de las plantas nativas entre sitios invadidos y no-invadidos mostraron variaciones en los diferenciales y gradientes de selección lineal. La dirección y magnitud de la selección fenotípica sobre algunos rasgos florales muestra importantes cambios entre parches invadidos y no-invadidos, revelando así un mosaico de selección a escala reducida, lo cual sugiere que las plantas exóticas poseen un amplio potencial para modificar los escenarios selectivos en ambientes sujetos a invasión.

Tabla IV.1

Estadística descriptiva del número de granos de polen total y con-específicos encontrados sobre los estigmas de las plantas nativas (a) *P. secunda*, (b) *Schizanthus hookeri* y (c) *Stachys albicaulis* en parches con tres condiciones de invasión por *E. vulgare*. Se incluye la estadística descriptiva de los rasgos florales. En todos los casos las medidas representan la media \pm e.e. (tamaño muestra); gp: granos de polen

(a) *P. secunda*

| Condición del parche | N° total gp | N° de gp con-específicos | % deposito conespecifico gp | Longitud Corola (mm) | Ancho Corola (mm) | Distancia antera-estigma (mm) |
|----------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------------|
| No-invasida | 2.5 \pm 0.2 (89) | 2.5 \pm 0.2 (89) | 100 | 7.21 \pm 0.08 (84) | 5.39 \pm 0.08 (84) | 1.89 \pm 0.17 (61) |
| Invasida | 2.2 \pm 0.3 (133) | 1.9 \pm 0.2 (133) | 86.3 | 7.16 \pm 0.07 (124) | 5.37 \pm 0.06 (112) | 1.81 \pm 0.13 (84) |
| Post-remoción | 2.3 \pm 0.3 (98) | 1.9 \pm 0.3 (98) | 82.6 | 7.32 \pm 0.09 (94) | 5.57 \pm 0.07 (92) | 1.53 \pm 0.14 (82) |

(b) *Schizanthus hookeri*

| Condición del parche | N° total gp | N° de gp con-específicos | % deposito conespecifico gp | Long. corola (mm) | Long. pétalo inferior (mm) | Long. Pétalo Superior (mm) | Long. Estilo (mm) |
|----------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------------|------------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------|
| No-invasida | 6.4 \pm 2.0 (49) | 6.4 \pm 2.0 (49) | 100 | 16.29 \pm 0.24 (48) | 10.93 \pm 0.22 (48) | 11.28 \pm 0.24 (48) | 18.48 \pm 0.50 (44) |
| Invasida | 6.2 \pm 0.8 (197) | 6.2 \pm 0.8 (197) | 100 | 17.19 \pm 0.11 (195) | 11.13 \pm 0.10 (192) | 12.39 \pm 0.19 (182) | 20.34 \pm 0.23 (193) |
| Post-remoción | 5.0 \pm 0.6 (216) | 5.0 \pm 0.6 (216) | 100 | 17.04 \pm 0.11 (216) | 10.84 \pm 0.08 (216) | 12.61 \pm 0.17 (216) | 19.80 \pm 0.21 (216) |

Continuación Tabla IV.1

(c) *Stachys albicaulis*

| Condición del parche | N° total gp | N° de gp con-específicos | % depósito con-específico gp | Long. corola (mm) | Área pétalo inferior (mm ²) | Distancia antera-estigma (mm) |
|----------------------|-----------------|--------------------------|------------------------------|--------------------|---|-------------------------------|
| No-invasada | 0.3 ± 0.2 (29) | 0.3 ± 0.2 (29) | 100 | 16.47 ± 0.33 (29) | 6.31 ± 0.26 (29) | 2.48 ± 0.35 (29) |
| Invasada | 0.8 ± 0.2 (191) | 0.6 ± 0.1 (191) | 86.7 | 16.11 ± 0.15 (190) | 6.62 ± 0.10 (187) | 2.61 ± 0.13 (172) |
| Post-remoción | 1.3 ± 0.3 (134) | 1.2 ± 0.3 (134) | 92.3 | 16.32 ± 0.18 (134) | 6.53 ± 0.11 (131) | 2.42 ± 0.14 (134) |

Tabla IV.2

Medidas corporales de individuos del género *Bombus* capturados en la localidad de Termas de Chillán en los años 2007 y 2008, en parches no-invadidos e invadidos por la planta *E. vulgare*

| Año | Especie | Estatus Parche | Longitud del tórax (mm) | Ancho del tórax (mm) | Longitud del Fémur (mm) | Longitud de la Tibia (mm) | Longitud de la Proboscide (mm) |
|------|----------------------|---------------------------|-------------------------|----------------------|-------------------------|---------------------------|--------------------------------|
| 2007 | <i>B. dahibomii</i> | No-Invasada (n = 23) | 17.40 ± 0.93 | 5.44 ± 0.20 | 4.22 ± 0.16 | 4.65 ± 0.14 | 4.51 ± 0.36 |
| | | Invasada (n = 49) | 18.01 ± 0.55 | 6.13 ± 0.12 | 4.61 ± 0.09 | 4.58 ± 0.09 | 5.07 ± 0.24 |
| | <i>B. terrestris</i> | No-Invasada (n = 53) | 16.37 ± 0.27 | 5.94 ± 0.08 | 3.89 ± 0.08 | 4.69 ± 0.08 | 5.07 ± 0.23 |
| | | Invasada (n = 71) | 15.77 ± 0.25 | 5.73 ± 0.08 | 4.39 ± 0.08 | 4.67 ± 0.07 | 5.09 ± 0.19 |
| 2008 | <i>B. dahibomii</i> | Pre-remoción (n = 15) | 18.10 ± 0.73 | 5.26 ± 0.19 | 4.55 ± 0.19 | 4.73 ± 0.20 | 4.44 ± 1.65 |
| | | Post-remoción (n = 15) | 16.85 ± 0.72 | 5.18 ± 0.18 | 4.87 ± 0.24 | 4.49 ± 0.22 | 3.98 ± 0.29 |
| | <i>B. terrestris</i> | Pre-remoción (n = 30) | 15.82 ± 0.44 | 5.55 ± 0.19 | 4.12 ± 0.11 | 4.42 ± 0.17 | 4.74 ± 0.25 |
| | | Post-remoción (n = 30) | 15.84 ± 0.34 | 5.57 ± 0.16 | 4.44 ± 0.12 | 4.72 ± 0.15 | 4.46 ± 0.23 |

Tabla IV.3

Estimación del número de partículas transportadas por individuos del género *Bombus* colectados en la localidad de Termas de Chillán, los años 2007 y 2008. Los superíndices representan los resultados de una prueba *a posteriori* de Tukey ($\alpha = 0.05$) después de un análisis de varianza realizado de forma independiente para cada especie de *Bombus* y para cada tamaño de partícula (factores: año y estatus parche(año)).

| Año | Estatus parche | <i>B. dahlbomii</i> | | | <i>B. terrestris</i> | | |
|------|----------------|------------------------------------|---------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------|--------------------|
| | | 25 a 30 μm | > 45 μm | < 45 μm | 25 a 30 μm | > 45 μm | < 45 μm |
| 2007 | No-Invasada | 73.1 \pm 15.4 (23) ^a | 14.1 \pm 4.7 (23) | 18.8 \pm 2.7 (51) ^a | 8.6 \pm 1.0 (52) ^a | | |
| | Invasada | 25.4 \pm 3.5 (46) ^b | 7.3 \pm 2.2 (48) | 50.2 \pm 9.3 (61) ^b | 25.2 \pm 15.4 (65) ^b | | |
| 2008 | Pre-remoción | 71.9 \pm 16.8 (14) ^a | 12.9 \pm 4.3 (14) | 61.5 \pm 16.4 (24) ^b | 8.9 \pm 2.1 (24) ^{ab} | | |
| | Post-remoción | 45.3 \pm 13.6 (14) ^{ab} | 6.4 \pm 1.9 (14) | 15.2 \pm 2.7 (29) ^a | 9.9 \pm 1.4 (29) ^a | | |

Tabla IV.4

Resumen de la tabla de análisis de varianza anidado que comparó las cargas de polen de *B. dahlbomii* y *B. terrestris* entre los años 2007 y 2008 en parches con distinto estatus de invasión por la planta *E. vulgare* en la localidad de Termas de Chillán. Las variables fueron transformadas a Log₁₀ antes de conducir los análisis

| Variable | Fuente | <i>B. dahlbomii</i> | | | | | | <i>B. terrestris</i> | | | | | |
|---|---------------------|---------------------|--------|-------|--------------|------|--------|----------------------|-------------------|------|----|---|---|
| | | g.l. | SC | F | p | g.l. | SC | F | p | g.l. | SC | F | p |
| 25 a 30 µm | Año | 1 | 0.170 | 0.687 | 0.409 | 1 | 0.000 | 0.002 | 0.963 | | | | |
| | Estatus Parche(Año) | 2 | 2.505 | 5.039 | 0.008 | 2 | 5.581 | 8.832 | < 0.001 | | | | |
| | Error | 93 | 23.114 | | | 161 | 50.867 | | | | | | |
| > 45 µm | Año | 1 | 0.359 | 1.178 | 0.281 | 1 | 0.681 | 3.038 | 0.083 | | | | |
| | Estatus Parche(Año) | 2 | 0.186 | 0.306 | 0.737 | 2 | 3.423 | 7.629 | < 0.001 | | | | |
| | Error | 93 | 28.375 | | | 161 | 36.126 | | | | | | |
| Relación entre partículas rango 25 a 30 µm/> 45 µm | Año | 1 | 0.332 | 1.005 | 0.318 | 1 | 0.155 | 0.479 | 0.489 | | | | |
| | Estatus Parche(Año) | 2 | 2.015 | 3.042 | 0.052 | 2 | 8.198 | 12.659 | < 0.001 | | | | |
| | Error | 93 | 30.799 | | | 161 | 52.136 | | | | | | |

Tabla IV.5

Resumen de las tablas de análisis de varianza que compararon el porcentaje de fructificación y la relación semillas:óvulos en las plantas nativas *P. secunda*, *Schizanthus hookeri* y *Stachys albicaulis*, luego de aplicar tratamientos de polinización manual con polen con-específico, heteroespecífico y control

| Fuente de variación | Porcentaje de fructificación | | | | Relación semillas:óvulos | | | |
|----------------------------|------------------------------|--------|--------|---------|--------------------------|-------|-------|-------|
| | gl | SC | F | p | gl | SC | F | p |
| <i>P. secunda</i> | | | | | | | | |
| Polinización | 3 | 1.904 | 6.751 | 0.002 | 3 | 0.881 | 6.811 | 0.002 |
| Total | 35 | 12.356 | | | 32 | 5.128 | | |
| <i>Schizanthus hookeri</i> | | | | | | | | |
| Polinización | 3 | 0.475 | 14.026 | < 0.001 | | | | |
| Total | 51 | 13.300 | | | | | | |
| <i>Stachys albicaulis</i> | | | | | | | | |
| Polinización | 3 | 0.446 | 7.275 | 0.003 | 3 | 0.218 | 7.149 | 0.002 |
| Total | 51 | 4.328 | | | 51 | 2.403 | | |

Tabla IV.6

Diferencial de selección (S_i') y gradientes de selección lineal (β_i'), cuadráticos (γ_{ii}') y correlacionales (γ_{ij}') estandarizados de rasgos florales (a) *P. secunda*, (b) *Schizanthus hookeri* y (c) *Stachys albicaulis* comparando parches no-invadidos, invadidos previo y posterior a la remoción de *E. vulgare*. Valores en negrita significativos después de corrección de Bonferroni: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

(a) *P. secunda*

| Rasgo <i>i</i> | Condición del parche | S_i' | $\beta_i' \pm e.e.$ | $\gamma_{ii}' \pm e.e.$ | Rasgo <i>j</i> | | |
|--------------------------|----------------------|--------|---------------------|-------------------------|---|--|--|
| | | | | | Ancho corola $\gamma_{ij}' \pm e.e.$ | Distancia antera- estigma $\gamma_{ij}' \pm e.e.$ | |
| Longitud corola | No-invasida | -0.028 | -0.024 ± 0.094 | 0.076 ± 0.062 | 0.058 ± 0.238 | -0.159 ± 0.134 | |
| | Invasida | 0.006 | 0.009 ± 0.132 | -0.014 ± 0.092 | -0.181 ± 0.192 | -0.069 ± 0.185 | |
| | Post-remoción | 0.039 | -0.166 ± 0.129 | 0.026 ± 0.099 | -0.057 ± 0.737 | -0.385 ± 0.152* | |
| Ancho corola | No-invasida | 0.037 | 0.072 ± 0.093 | 0.039 ± 0.088 | - | -0.080 ± 0.140 | |
| | Invasida | -0.063 | -0.011 ± 0.144 | -0.071 ± 0.111 | - | -0.165 ± 0.173 | |
| | Post-remoción | 0.176 | -0.155 ± 0.129 | -0.095 ± 0.109 | - | -0.069 ± 0.163 | |
| Distancia antera-estigma | No-invasida | -0.006 | -0.005 ± 0.121 | -0.061 ± 0.128 | - | - | |
| | Invasida | 0.132 | 0.205 ± 0.170 | -0.079 ± 0.109 | - | - | |
| | Post-remoción | -0.017 | -0.022 ± 0.147 | -0.049 ± 0.100 | - | - | |

Continuación Tabla IV.6

(b) *Schizanthus hookeri*

| Rasgo <i>i</i> | Condición de la parche | S_i | $\beta_i \pm e.e.$ | $\gamma_i' \pm e.e.$ | Rasgo <i>j</i> | | | |
|-----------------------|------------------------|----------|--------------------|----------------------|---|---|--------------------------------------|--|
| | | | | | Long. pétalo inferior $\gamma_j' \pm e.e.$ | Long. pétalo superior $\gamma_j' \pm e.e.$ | Long. estilo $\gamma_j' \pm e.e.$ | |
| Long. corola | No-invadida | 0.289* | 0.642 ± 0.313* | 0.121 ± 0.183 | -0.393 ± 0.314 | -0.288 ± 0.343 | -0.168 ± 0.338 | |
| | Invadida | -0.004 | -0.006 ± 0.125 | -0.016 ± 0.082 | -0.049 ± 0.138 | -0.109 ± 0.130 | 0.009 ± 0.119 | |
| | Post-remoción | 0.089 | 0.163 ± 0.123 | 0.145 ± 0.089 | 0.022 ± 0.134 | 0.046 ± 0.127 | -0.124 ± 0.130 | |
| Long. pétalo inferior | No-invadida | -0.297** | -0.568 ± 0.269*** | 0.179 ± 0.218 | - | 0.201 ± 0.379 | -0.286 ± 0.367 | |
| | Invadida | 0.156** | 0.273 ± 0.125*** | -0.001 ± 0.092 | - | -0.127 ± 0.129 | 0.045 ± 0.135 | |
| Long. pétalo superior | Post-remoción | 0.022 | 0.039 ± 0.124 | -0.025 ± 0.090 | - | 0.011 ± 0.137 | 0.102 ± 0.124 | |
| | No-invadida | -0.223 | -0.255 ± 0.164 | -0.205 ± 0.233 | - | - | -0.041 ± 0.287 | |
| | Invadida | -0.054 | -0.036 ± 0.051 | -0.007 ± 0.098 | - | - | -0.122 ± 0.130 | |
| Long. estilo | Post-remoción | -0.029 | -0.021 ± 0.049 | -0.148 ± 0.096 | - | - | 0.043 ± 0.135 | |
| | No-invadida | 0.139 | 0.322 ± 0.351 | -0.177 ± 0.256 | - | - | - | |
| | Invadida | 0.119 | 0.208 ± 0.125 | 0.041 ± 0.098 | - | - | - | |
| | Post-remoción | -0.057 | -0.104 ± 0.124 | -0.022 ± 0.099 | - | - | - | |

Continuación Tabla IV.6

(c) *Stachys albicaulis*

| Rasgo <i>i</i> | Condición del parche | S_i' | $\beta_i' \pm e.e.$ | $\gamma_i' \pm e.e.$ | Rasgo <i>j</i> | | |
|--------------------------|----------------------|-----------------|-------------------------|----------------------|---|---|---|
| | | | | | Área pétalo inferior $\gamma_{ij}' \pm e.e.$ | Área pétalo antera estigma $\gamma_{ij}' \pm e.e.$ | Distancia antera estigma $\gamma_{ij}' \pm e.e.$ |
| Longitud corola | No-invasida | 0.201 | 0.684 ± 0.642 | -0.340 ± 0.568 | -0.582 ± 1.917 | -0.209 ± 0.776 | |
| | Invasida | 0.005 | 0.013 ± 0.193 | -0.049 ± 0.037 | 0.021 ± 0.095 | 0.171 ± 0.124 | |
| | Post-remoción | -0.050 | -0.125 ± 0.216 | 0.153 ± 0.152 | -0.034 ± 0.232 | 0.162 ± 0.192 | |
| Área pétalo inferior | No-invasida | -0.178 | -0.607 ± 0.646 | -0.457 ± 0.677 | - | 0.042 ± 0.559 | |
| | Invasida | 0.346*** | 0.924 ± 0.184*** | 0.146 ± 0.160 | - | -0.317 ± 0.222 | |
| Distancia antera-estigma | Post-remoción | 0.007 | 0.018 ± 0.221 | 0.148 ± 0.164 | - | -0.047 ± 0.164 | |
| | No-invasida | -0.145 | -0.494 ± 0.647 | 0.211 ± 0.506 | - | - | |
| | Invasida | -0.156 | -0.211 ± 0.251 | 0.067 ± 0.125 | - | - | |
| | Post-remoción | -0.119 | -0.295 ± 0.215 | -0.271 ± 0.236 | - | - | |

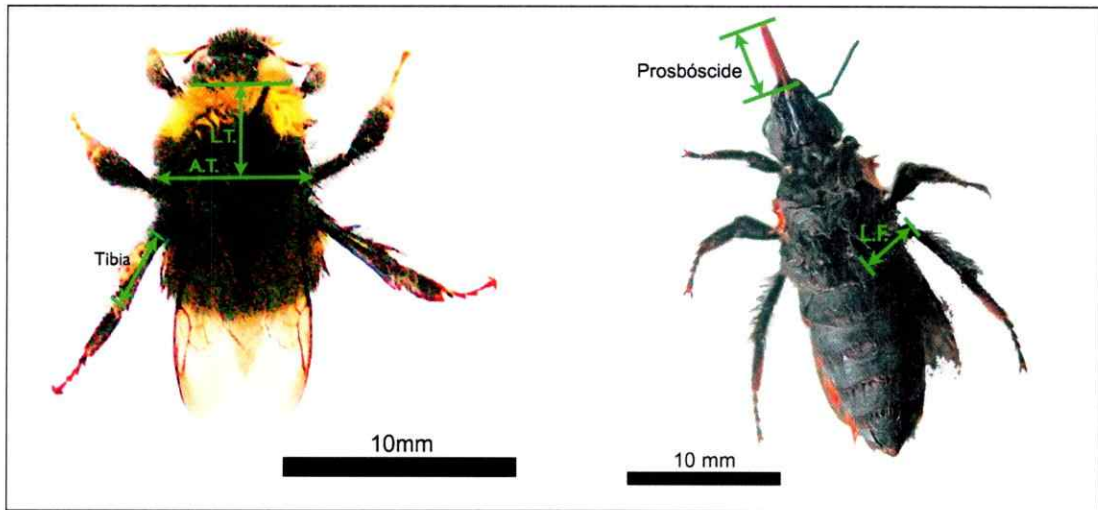


Figura IV.1. Medidas corporales estimadas en los abejorros del género *Bombus* recolectados en la localidad de Termas de Chillán los años 2007 y 2008. Se ejemplifican las medidas realizadas con individuo de la especie *Bombus terrestris* (panel izquierdo) y *Bombus dahlbomii* (panel derecho). LT: longitud del tórax; AT: ancho del tórax; LF: longitud del fémur; Tibia: longitud de la tibia; Probóscide: longitud de la probóscide

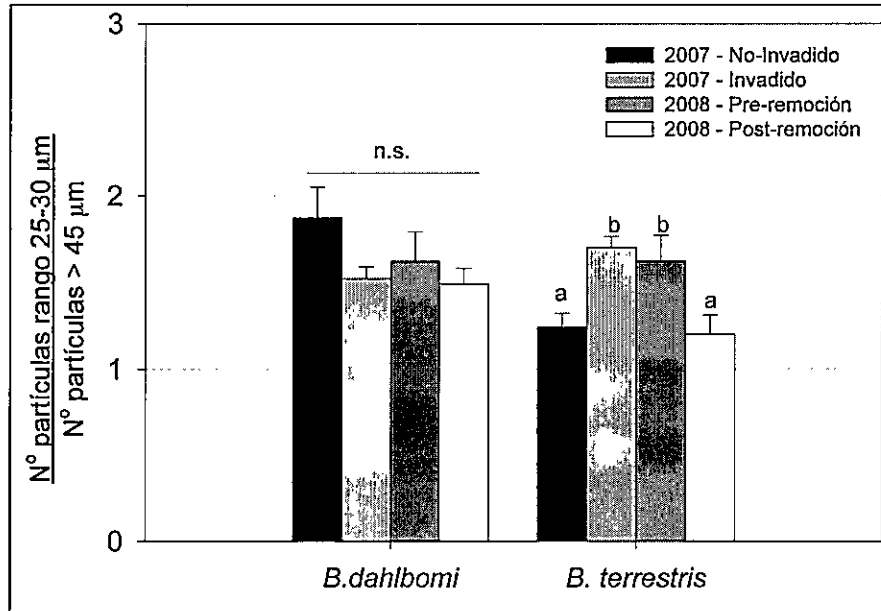


Figura IV.2. Relación entre el número de partículas del rango de diámetro 25-30 μm con partículas $> 45 \mu\text{m}$ de diámetro en los abejorros *B. dahlbomii* y *B. terrestris* recolectados en la localidad de Termas de Chillán en los años 2007 (parches invadidos vs. no-invasados) y 2008 (previo y posterior a la remoción de *E. vulgare*). Barras y errores representan media \pm e.e.; letras sobre las barras representan los resultados de una prueba de Tukey *a posteriori* ($\alpha = 0.05$) después de un análisis de varianza.

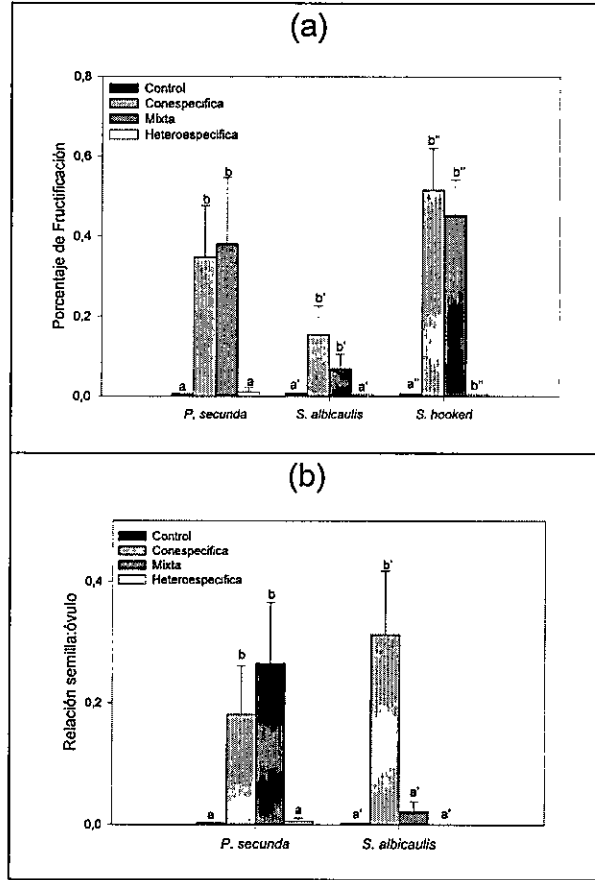


Figura IV.3. Porcentaje de (a) fructificación promedio por individuo y (b) relación semilla:óvulo en plantas nativas después de realizar polinización cruzada manual con polen conespecífico, heteroespecífico y una mezcla entre estas dos fuentes de polen. Las barras y las desviaciones representan el promedio y un ee, respectivamente. Las letras sobre las barras son el resultado de una prueba *a posteriori* de Tukey ($\alpha = 0.05$) independiente para cada especie de planta

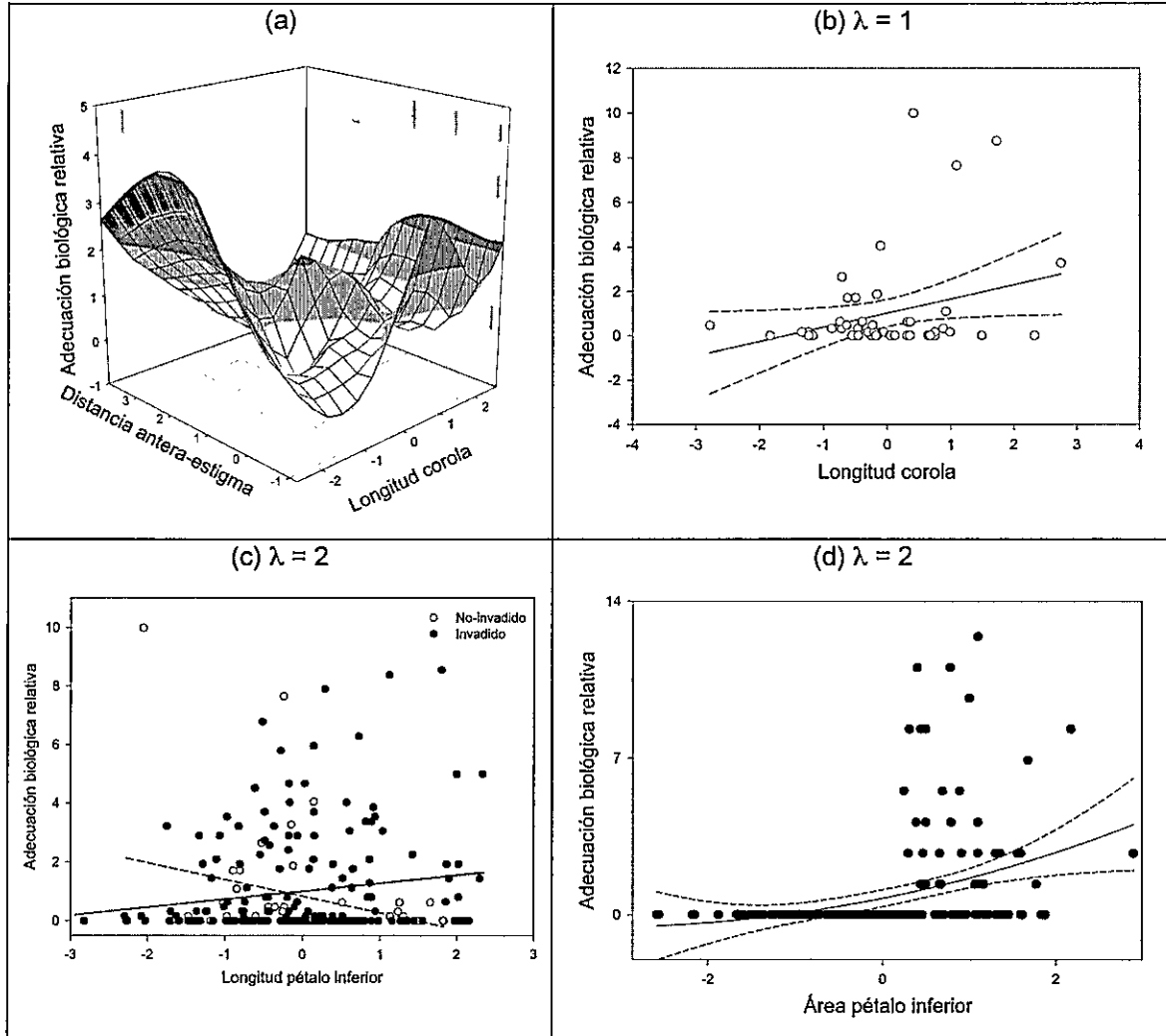
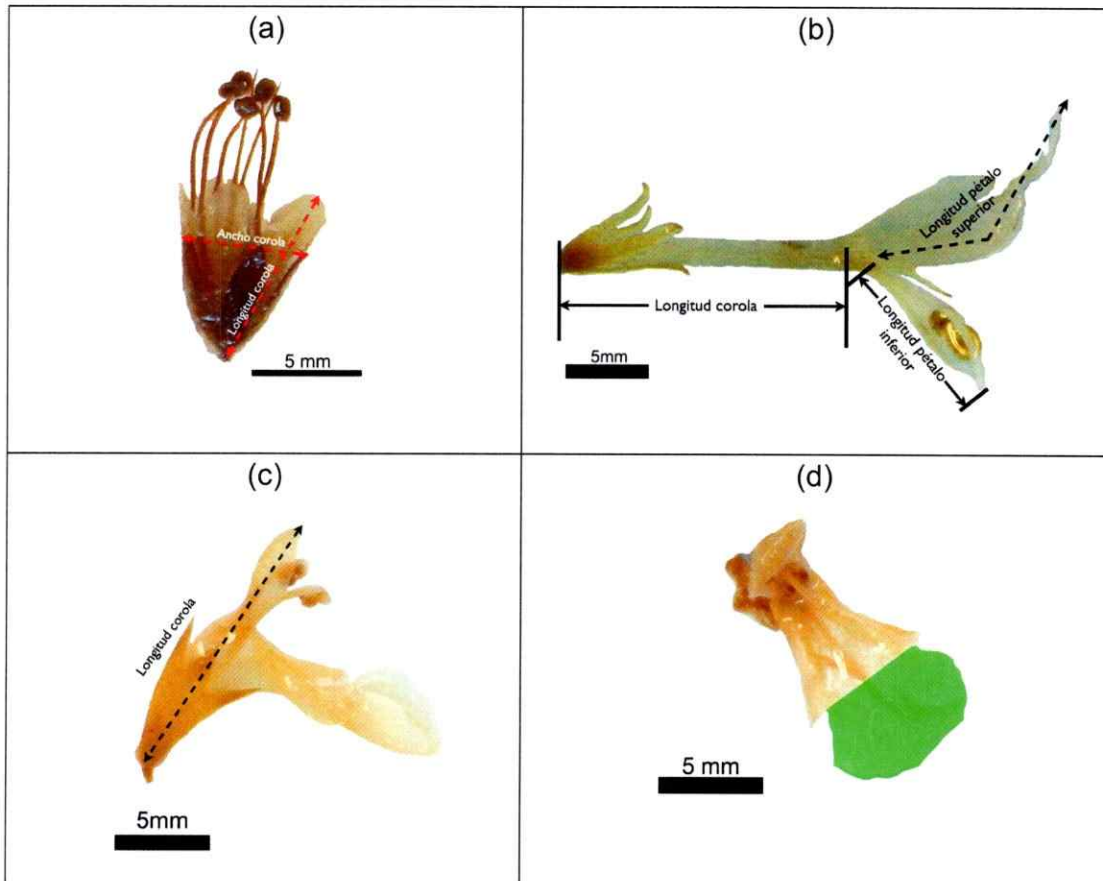


Figura IV.4. Representaciones de la relación entre rasgos y adecuación biológica relativa (*adr*) para aquellos gradientes de selección significativos. (a) Representación de la superficie de selección correlacional entre la longitud de la corola (*lc*) y la distancia antera-estigma (*dae*) en *P. secunda* para sitios invadidos por *E. vulgare*, posterior a la remoción de esta planta; (b) estimación de la superficie cúbica suavizada de la longitud de la corola en *Schizanthus hookeri* para parches no-invadidos; (c) estimación de la superficie cúbica suavizada de la longitud del pétalo inferior en *S. hookeri* en sitios no-invadidos (línea punteada) e invadidos (línea continua) por *E. vulgare*; (d) estimación de la

superficie cúbica suavizada para el área del pétalo inferior de *Stachys albicaulis* en sitios invadidos por *E. vulgare*. Para todos los casos los rasgos se representan en unidades estandarizadas (media cero y una unidad de desviación estándar). La superficie en (a) se representa en base al conjunto de gradientes de selección estandarizados obtenidos [$adr = 1.04 + (0.10 lc) + (0.01 dae) + 0.5 \cdot ((0.06 lc^2) - (0.06 dae^2)) - (0.39 lc \cdot dae)$]. Para (b) y (d) la líneas segmentadas representan ± 1 e.e. para 5.000 aleatorizaciones

Apéndice IV.1

Rasgos florales utilizados para conducir los análisis de selección fenotípica en (a) *P. secunda*, (b) *Schizanthus hookeri*, (c) *Stachys albicaulis* en vista lateral y (d) en vista frontal utilizada para estimar el área del pétalo inferior (sombra verde)



Apéndice IV.2

Resumen de los análisis de varianzas con datos aleatorizados (n = 1000) que comparó la cantidad de granos de polen total y conespecíficos depositados en los estigmas de tres plantas nativas en parches no-invadidos y parches invadidos previo y posterior a la remoción de *E. vulgare*

| Especie | Fuente | Granos totales | | | | Granos con-específicos | | | |
|----------------------------|---------|----------------|--------|-------|-------|------------------------|--------|-------|-------|
| | | g.l. | S.C. | F | p | g.l. | S.C. | F | p |
| <i>P. secunda</i> | Estatus | 2 | 5.056 | 0.421 | 0.657 | 2 | 21.161 | 1.827 | 0.165 |
| | parche | | | | | | | | |
| | Error | 317 | 2325 | | | 317 | 2223 | | |
| <i>Schizanthus hookeri</i> | Estatus | 2 | 175.65 | 0.836 | 0.448 | 2 | 175.65 | 0.836 | 0.439 |
| | parche | | 7 | | | | 7 | | |
| | Error | 459 | 50080 | | | 459 | 50080 | | |
| <i>Stachys albicaulis</i> | Estatus | 2 | 24.009 | 3.837 | 0.074 | 2 | 25.520 | 3.249 | 0.109 |
| | parche | | | | | | | | |
| | Error | 352 | 2631 | | | 352 | 2183 | | |

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

En esta tesis se analizaron los efectos de una especie exótica sobre los procesos de polinización biótica de plantas nativas. Es ampliamente reconocido que las plantas exóticas impactan de forma negativa la polinización de las plantas nativas y su éxito reproductivo (e.g., Campbell & Motten 1985; Brown & Mitchell 2001; Chittka & Schürkens 2001; Brown et al. 2002; Moragues & Traveset 2005; Bjerknes et al. 2007), aunque también se han encontrado evidencias en un sentido opuesto (e.g., Moragues & Traveset 2005; Ghazoul 2006; Morales & Aizen 2006; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Molina-Montenegro et al. 2008; Cariveau & Norton 2009; Jakobsson et al. 2009). Los resultados obtenidos en este trabajo presentan la misma dualidad, y pueden ser argumentados en base al contexto ambiental en el que las observaciones fueron realizadas.

Durante el año 2007 las plantas que se encuentran en sitios invadidos presentaron una mayor riqueza y diversidad de polinizadores que aquellas presentes en sitios no-invadidos, fenómeno que no debe ser directamente atribuible a la presencia de *E. vulgare* porque los parches que fueron comparados presentan una composición florística distinta entre sí. La mayor riqueza y diversidad de plantas en los parches invadidos y el área mayor que estos abarcaban son factores que no fueron considerados en el diseño de esta investigación y que pueden llegar a alterar las conclusiones tomadas en torno al rol que *E. vulgare* puede estar ejerciendo sobre el sistema estudiado. Sin embargo, el incluir este tipo de variabilidad permite abordar el problema de la polinización en su contexto natural y refleja la heterogeneidad que presentan los distintos ecosistemas respecto a los factores que los afectan. En los próximos

párrafos, se discute la importancia que tiene considerar esta variabilidad en la extensión de los resultados obtenidos.

V.1 Efecto de la remoción de E. vulgare

Durante el año 2008, a través del diseño de un experimento de remoción, se obtuvieron resultados que pueden contribuir a ampliar las evidencias que respaldan las tendencias generales que ocurren en los sistemas planta-polinizador estudiados a la fecha: las plantas exóticas ejercen un efecto negativo sobre las visitas y éxito reproductivo de las plantas nativas, y este efecto se hace más importante cuando se considera el nivel de similitud fenotípica que existe entre las plantas invasoras y las nativas (Morales & Traveset 2009). La remoción de *E. vulgare* incrementó la riqueza de polinizadores dentro de los parches observados y las tasas de visita de un grupo de plantas. Este resultado, incongruente con la observación de la riqueza entre sitios no-invadidos e invadidos obtenidos para el año 2007, puede ser entendido si se consideran los dos enfoques metodológicos que fueron utilizados para aproximarse a la hipótesis de trabajo: la evidencia correlacional (año 2007) y experimental (año 2008). Durante el año 2007, se recopilaron los antecedentes básicos del modelo de estudio que permitió implementar el diseño de un experimento de remoción el año 2008. En conjunto, en ambos años se abarcaron variables que dan una mayor contundencia a la información extraída de los sistemas planta-polinizador estudiados. Si bien los resultados obtenidos en sólo un año pueden ser considerados limitados, la gran mayoría de los trabajos que investigan las relaciones planta-polinizador a escala de paisaje abordan sólo una temporada de estudio (ver recopilaciones de estudios en Bascompte et al. 2006; Olesen et al. 2007) y no consideran la variabilidad geográfica que pueden existir entre distintas comunidades (pero ver Arroyo et al. 1982). El mayor poder predictor de un estudio que presenta la implementación de un diseño experimental, el que es replicable, permite que los

resultados de esta investigación puedan ser contrastados con los obtenidos en otras dos investigaciones en que se han removido plantas exóticas y han documentado su impacto sobre la polinización.

Aigner (2004), en un estudio de remoción conducido en una temporada, evidenció un efecto neutral de este tipo de manipulación sobre el servicio de polinización y la producción de semillas del endemismo estrecho *Dithyrea maritima* (Brassicaceae). Para el experimento de remoción conducido en la presente tesis se evaluó el efecto sobre las tasas de visita de 27 especies de plantas; de estas, sólo 6 (22.2% de las plantas) presentaron cambios en las tasas de visitas que incrementaron en todos los casos. Si bien este resultado puede ser utilizado para argumentar la importancia de esta estrategia en aumentar el servicio de polinización de las especies residentes, tiene que considerarse con precaución cuando se observa que tres de estas especies son de origen exótico.

La remoción de plantas exóticas se ha propuesto como una estrategia de recuperación del servicio de polinización de plantas nativas (Morales & Aizen 2002; Didham et al. 2007), una falencia de este trabajo radica en que no se evaluó el efecto que tiene la remoción de todas las plantas exóticas y no sólo la más abundante, lo que limita la extensión de los resultados obtenidos. Esto se debe, en parte, a la restricción en el número de parches que se utilizaron como unidades de muestreo. Estudios en otros sistemas donde este tipo de tratamientos puedan ser contrastados presentarán una ventaja comparativa en términos de extensión de resultados. Aunque este trabajo carece de este tipo de contraste, permite predecir que la remoción de los individuos de la especie exótica más abundante incrementarán las tasas de visita de las especies residentes. Las tasas de visita son sensibles al tipo de flora que se considera para su estimación. Los resultados obtenidos en el año 2007 evidencian que cuando las tasas de visita son corregidas por el número de flores con-específicas pueden aislarse los efectos que ejerce la presencia de *E. vulgare* y

otras especies presentes en el sitio. Este resultado permite argumentar que los cambios en las tasas de visita entre la condición previa y posterior a la remoción, que ocurrió para algunas especies, responde a diferencias que son atribuibles exclusivamente a la presencia de *E. vulgare*.

El experimento del año 2008 es el segundo, a la fecha, que ha evaluado el efecto de la remoción de flores de una planta exótica sobre la polinización de una comunidad de plantas residente (ver Lopezaraiza-Mikel et al. 2007) y es el primero en evaluar el efecto de la remoción de los individuos completos desde sitios invadidos. Al igual que el trabajo de Lopezaraiza-Mikel et al. (2007), esta investigación abordó una temporada de estudio, lo que permite hacer más comparables los resultados entre trabajos. La aproximación usando teoría de redes puede ser adaptada por los diversos grupos de investigación como una metodología básica para comprender la estructuración de comunidades planta-polinizador, cuyos métodos de muestreo se basan en el trabajo pionero de Gibson et al. (2006) y cuyas métricas de descripción han sido ampliamente desarrolladas por el Grupo de Ecología Integrativa de España en cooperación con colegas de otros países (Bascompte et al. 2003; 2006; Bascompte & Jordano 2007; Oleson et al. 2006; 2007). Estos trabajos sientan las bases que permitirán que los métodos utilizados por las investigaciones en ecología comunitaria sean estandarizados, permitiendo hacer más contrastables los resultados presentados por diferentes reportes.

Contrario al trabajo de Lopezaraiza-Mikel et al. (2007) en el que se evidenció una reducción de la riqueza y la abundancia de los polinizadores tras la remoción, los resultados acá obtenidos presentan evidencia en el sentido contrario. Sin embargo, a pesar de sus similitudes, deben considerarse diferencias metodológicas entre estos, dado que Lopezaraiza-Mikel et al. (2007) comparó parches invadidos versus parches invadidos donde se realizó la remoción. En este trabajo, el efecto de la remoción fue evaluada en los mismos parches, aunque se procuró tener tres réplicas (seudo-réplicas *sensu stricto*). El

intervalo de tiempo que transcurrió entre la remoción y la evaluación de la polinización, tanto para el trabajo de Lopezaraiza-Mikel et al. (2007) y esta tesis es de unos pocos días, por lo que los resultados expuestos carecen de efectos dinámicos que podrían detectarse a largo plazo y reflejarían la readecuación de las interacciones de la fauna de polinizadores en un tiempo relativamente corto. Sin embargo, el sistema estudiado presenta una temporada reproductiva rápida, de unas pocas semanas de duración, por lo que cualquier modificación sobre la estructura de las relaciones planta-polinizador puede tener impactos importantes sobre el éxito reproductivo de las plantas residentes, tal como ha sido evidenciado a nivel poblacional (Gómez et al. 2011). Es importante evidenciar cuál es el significado biológico de la aproximación reticular y las distintas métricas utilizadas sobre consecuencias reproductivas, identidad de los taxa representados, su impacto sobre las tasas de visita, entre otros. Estas variables, si son estudiadas en función a la remoción de especies, podrán conformar un cuerpo teórico con fuerte sustento empírico que evidencie las consecuencias de las especies exóticas y su erradicación. Las aproximaciones experimentales en los estudios de redes planta-polinizador son esenciales si se desean testear los avances teóricos, como los obtenidos a la fecha (ver Valdovinos et al. 2009). Los experimentos tal como el aquí abordado presentan una oportunidad para probar predicciones relacionadas con la estadística de redes, que apoyará los programas de conservación y restauración ecológica.

V.2 Efectos indirectos de una planta exótica sobre la selección fenotípica

Las invasiones biológicas también presentan una oportunidad para estudiar los mecanismos adaptativos que las plantas utilizan para incorporarse a las nuevas comunidades. Se puede tomar ventaja del corto tiempo transcurrido desde que una especie se ha establecido en un lugar, información documentada para varios ecosistemas, relacionando las dinámicas demográficas y evolutivas. La evidencia de esta investigación sugiere que las plantas exóticas podrían estar

ejerciéndolo un efecto indirecto en la selección de rasgos florales relacionados con la atractividad de las plantas a los polinizadores; sin embargo, rasgos relacionados con el traspaso intra-floral de polen no tendrían oportunidad de selección desde que en sitios invadidos no pareciera existir una limitación en los componentes cualitativos (visitas) ni cualitativos (composición del polen depositado sobre los estigmas) de la polinización. Aunque varios trabajos han abordado los efectos de las invasiones sobre cambios micro-evolutivos que pueden afectar a rasgos de plantas nativas (revisados en Bjerknes et al. 2007), hasta este trabajo no existían estudios que se enfocaran en rasgos florales relacionados con la polinización.

Los resultados de los análisis de selección fenotípica pueden estar limitados por dos aspectos. En primer término, el componente de adecuación biológica utilizado (número de granos de polen conespecíficos depositados sobre los estigmas) refleja una medida del polen total recibido por la planta, pero existen otros factores que deben ser considerados, tal como la heterogeneidad espacial en las condiciones abióticas, que podrían estar limitando la disponibilidad de polen para su transporte. En segundo lugar, los rasgos utilizados quizás no son la mejor señal escogida para reflejar la selección, por lo que serían necesarios estudios de integración fenotípica que consideren a los distintos componentes morfológicos de la flor, más que una disección de las distintas estructuras. Para este trabajo, se observó que la selección no estaría favoreciendo estructuras florales que reducen el traspaso de polen heteroespecífico como es esperado (Caruso 2000), principalmente porque no se detectaron efectos negativos del polen de *E. vulgare* sobre la reproducción de tres plantas nativas. Los resultados obtenidos pueden sustentarse si es utilizado el principio de la polinización efectiva (Stebbins 1970) que predice que los rasgos seleccionados son los que tienen relación con el traspaso de polen efectivo. El uso de un diseño experimental de remoción y el contraste que se realizó entre sitios no-invadidos e invadidos son una

aproximación que acrecientan el poder de los datos obtenidos y sirven para entender los mecanismos por los que opera una invasión biológica.

Comentarios finales

Esta investigación evidenció que son pocos los efectos negativos de la planta exótica *E. vulgare* sobre varios estimadores de la polinización y reproducción de plantas nativas estudiados. Los efectos neutrales y la facilitación sobre la polinización que ejerce esta planta permiten cuestionar uno de los paradigmas más ampliamente difundidos en la última década: que las especies exóticas constituyen una amenaza a la biodiversidad. Los resultados obtenidos permiten centrar esta discusión en torno a sólo en una interacción en particular, la de polinización, y es claro en mostrar que los efectos nocivos dependerán de las especies presentes en las comunidades invadidas y el enfoque metodológico utilizado para abordar las preguntas. La conclusión más importante del presente estudio es señalar que las estrategias de remoción no tienen relación con la condición previa a la invasión, por lo que estrategias de restauración llevarían la dinámica de los sistemas a estados distintos que el original, perturbado por la presencia de una planta exótica. Esto es importante porque los estudios de restauración basados en la remoción y erradicación de plantas exóticas se sustentan en la premisa que las comunidades intervenidas vuelven a su condición natural. Al menos en términos de polinización este trabajo presenta que esta asunción no es adecuada.

Es importante que futuros estudios que se efectúen con el modelo de estudio aquí presentado aborden otros aspectos de la relación entre *E. vulgare* con la flora circundante, especialmente aquellos relacionados con efectos directos que no fueron cuantificados en este trabajo, que podrían contribuir al establecimiento y persistencia poblacional de *E. vulgare*, así como la relación de esta planta como facilitadora de otras exóticas tal como *Hypericum*

perforatum (Clusiaceae) y *Verbascum virgatum* (Scrophulariaceae) que han sido observadas en los parches estudiados. Si bien las investigaciones de interacciones directas podrían dar más luces respecto a los mecanismos de invasión de plantas exóticas, fue igualmente necesario documentar el impacto de las plantas exóticas sobre las complejas interacciones planta-polinizador

REFERENCIAS

- Aigner P.A. (2004) Ecological and genetic effects on demographic processes: pollination, clonality and seed production in *Dithyrea maritima*. *Biological Conservation* 116: 27-34
- Aizen M.A., Feinsinger P. (1994) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351
- Aizen M.A, Morales C.L., Morales J.M. (2008) Invasive mutualisms erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6: e31
- Albert R., Barabási A-L (2002) Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* 74: 51-96
- Alexandersson R., Johnson S.D. (2002) Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 631-636
- Alvarez M.E., Cushman J.H. (2002) Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. *Ecological Applications* 12: 1434-1444
- Anderson B., Johnson S.D. (2006) The effects of floral mimics and models on each others' fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 969-974
- Armbruster W.S., Mulder C.P.H., Baldwin B.G., Kalisz S., Wessa B., Nute H. (2002) Comparative analysis of late floral development and mating-system evolution in tribe *Collinsieae* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 89: 37-49
- Armesto J.J., Rozzi R., Smith-Ramirez C., Arroyo M.T.K. (1998) Conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282: 1271-1272
- Arroyo M.T.K., Uslar P. (1993) Breeding systems in a temperate Mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 83-102
- Arroyo M.T.K., Primack R., Armesto J.J. (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97

- Arroyo M.T.K., Armesto J.J., Primack R.B. (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187-203
- Arroyo M.T.K., Muñoz M.S., Henríquez C., Till-Bottraud I., Pérez F.(2006) Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-tree-line species in the high Andes of Chile. *Acta Oecologica* 30: 248-257
- Ashman T-L, Knight T.M., Steets J., Amarasekare P., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mazer S.J., Mitchell R.J., Morgan M.T., Wilson W.G. (2004) Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421
- Atmar W., Patterson B.D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382
- Badano E.I., 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: 304-313
- Badano E.I., Villarroel E., Bustamante R.O., Marquet P.A., Cavieres L.A. (2007) Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology* 95: 682-688
- Barabási A-L., Albert R. (1999) Emergence of scaling in random networks. *Science* 286: 509-512
- Barrett S.C.H., Glover D.E. (1985) On the Darwinian hypothesis of the adaptive significance of tristylly. *Evolution* 39: 766-774.502-512.
- Bascompte J., Melián C.J. (2005) Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology* 86: 2868-2873
- Bascompte J., Jordano P., Olesen J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433
- Bascompte J., Jordano P., Melián C.J., Olesen P.M. (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 100: 9383-9387
- Bascompte J., Jordano P. (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593

- Bascompte J., Jordano P. (2008) Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia* 384: 50-59
- Batagelj V., Mrvar A. (1998) Pajek - Program for large network analysis. *Connections* 21: 47-57
- Becerra J.X., Lloyd D.G. (1992) Competition dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax*: a second action of self-incompatibility at the whole flower level. *Evolution* 46: 90-110
- Bischoff A., Crémieux L., Smilauerova M., Lawson C.S., Mortimer S.R., Dolezal J., Lanta V., Edwards A.R., Brook A.J., Macel M., Leps J., Steinger T., Müller-Schärer H. (2006) Detecting local adaptation in widespread grassland species - the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology* 94: 1130-1142
- Bjerknes A-L, Totland O., Hegland S., Nielsen A. (2007) Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation* 138: 1-12
- Blick R., Burns K.C. (2009) Network properties of arboreal plants: are epiphytes, mistletoes and lianas structured similarly? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 41-52
- Blüthgen N. (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* 11: 185-195
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., Da Fonseca G.A.B, Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J.F., Mittermeier C.G., Pilgrim J.D., Rodrigues A.S.L. (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313: 58-61
- Brown B.J., Mitchell R.J. (2001) Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 43-49
- Brown B.J., Mitchell R.J., Graham S.A. (2002) Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and native congener. *Ecology* 83: 2328-2336
- Brunet J., Sweet H.R. (2006) Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution* 60: 234-246
- Burns K.C. (2007) Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology* 95: 1142-1151
- Cacho O.J., Wise R.M., Hester S.M., Sinden J.A. (2008) Bioeconomic modeling for control of weeds in natural environments. *Ecological Economics* 65: 559-568

- Caley P., Groves R.H., Barker R. (2008) Estimating the invasion success of introduced plants. *Diversity and Distributions* 14: 196-203
- Campbell D.R., Motten A.F. (1985) The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563
- Cane J.H., Minckley R., Kervin L., Roulston T. (2005) Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 319-329
- Cariveau D.P., Norton A.P. (2009) Spatially contingent interactions between an exotic and native plant mediated through flower visitors. *Oikos* 118: 107-114
- Caruso C.M. (2000) Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 54: 1546-1557
- Caruso C.M. (2001) Differential selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata* growing in contrasting environments. *Oikos* 94: 295-302
- Carvalho G.O., Medel R. (2010) Effects of herkogamy and inbreeding on the mating system of *Mimulus luteus* in the absence of pollinators. *Evolutionary Ecology* 24: 509-522
- Carvell C., Roy D.B., Smart S.M., Pywell R.F., Preston C.D., Goulson D. (2006) Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation* 132: 481-489
- Castro S., Jaksic F.M. (2008) Patterns of turnover and floristic similarity show a non-random distribution of naturalized flora in Chile, South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 111-121
- Castro S., Silveira P., Navarro L. (2008) How flower biology and breeding system affect the reproductive success of the narrow endemic *Polygala vayredae* Costa (Polygalaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 67-81
- Castro S., Silveira P., Navarro L. (2009) Floral traits variation, legitimate pollination, and nectar robbing in *Polygala vayredae* (Polygalaceae). *Ecological Research* 24: 47-55
- Castro S.A., Badano E., Guzman D., Cavieres L. (2010) Biological invasion of a refuge habitat: *Anthriscus caucalis* (Apiaceae) decreases diversity, evenness, and survival of native herbs in the Chilean matorral. *Biological Invasions* 12: 1295-1303
- Cassey P., Lockwood J.L., Olden J.D., Blackburn T.M. (2007) The varying role of population

- abundance in structuring indices of biotic homogenization. *Journal of Biogeography* 35: 884-892
- Cavieres L.A. (2000) Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica* 57: 89-96
- Chacoff N.P., Aizen M.A. (2006) Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* 43: 18-27
- Chittka L., Schürkens S. (2001) Successful invasion of a floral market. *Nature* 411: 653
- Colwell R.K. (2005) *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 8.0. Disponible en <http://purl.oclc.org/estimates>
- Colwell R.K., Mao C.X., Chang J. (2004) Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727
- Cresswell J.E. (1998) Stabilizing selection and the structural variability of flowers within species. *Annals of Botany* 81: 463-473
- Darvill B., Knight M.E., Goulson D. (2004) Use of genetic markers to quantify bumblebee foraging range and nest density. *Oikos* 107: 471-478
- Darwin C.R. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1ª Ed., John Murray, Londres, UK
- Darwin C.R. (1877) *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, Londres U.K.
- De Jong T.J., Klinkhamer P.G.L. (1994) Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology* 82: 399-402
- Diaz S., Fargione J., Chapin III F.S., Tilman D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4: e277
- Di Castri F., Hajek E. (1976) *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Universidad Católica, Santiago de Chile, 128 pp
- Dicks L.V., Corbet S.A., Pywell R.F. (2002) Compartmentalization in plant-insect flower visitation webs. *Journal of Animal Ecology* 71: 32-43
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchinson M.A., Ewers R.M., Gemmill N.J. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 470-474

- Didham R.K., Tylianakis J.M., Gemmell N.J., Rand T.A., Ewers R.M. (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 489-496
- Dohzono I., Kunitake Y.K., Yokoyama J., Goka K. (2008) Alien bumble bee affects native plant reproduction through interactions with native bumble bees. *Ecology* 89: 3082-3092
- Donoso C. (1995) *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria, 4º Ed, Santiago de Chile, 484pp
- Dunne J.A., Williams R.J., Martínez N.D. (2002) Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 12917-12922
- Ebeling A., Klein A-M, Schumacher J., Weisser W.W., Tschardt T. (2008) How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* 117: 1808-1815
- Echeverría C., Coomes D., Salas J., Rey-Benayas J.M., Lara A., Newton A. (2006) Rapid deforestation and fragmentation of Chilean Temperate Forests. *Biological Conservation* 130: 481-494
- Echeverría C., Newton A.C., Lara A., Rey-Benayas J.M., Coomes D.A. (2007) Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16: 426-439
- Eickwort G.C., Ginsberg H.S. (1980) Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25: 421-446
- Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK
- Estay P, Vitta N (2004) Evaluación de *Bombus terrestris* reproducidos en Chile, como polinizador de flores de palto *Persea americana* (Mill.) CV Hass. XXVI Congreso Nacional de Entomología de Chile, 1-3 de diciembre, Universidad de Concepción, Concepción, Chile
- Faegri K., van der Pijl L. (1971) *The Principles of Pollination Ecology*, 2ª Ed Pergamon Press, Oxford, UK
- Faegri K., van der Pijl L. (1979) *The Principles of Pollination Ecology*. 3ª Ed Pergamon Press, Oxford, UK

- Farji-Brener A.G., Corley J.C. (1998) Successful invasion of Hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecología Austral* 8: 237-249
- Feldman T.S., Morris W.F., Wilson W.G. (2004) When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197-207
- Fenster C.B., Armbruster W.S., Wilson P., Dudash M.R., Thomson J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403
- Figueroa J.A., Castro S.A., Marquet P.A., Jaksic F.M. (2004) Exotic plant invasions to the Mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 465-483
- Fortuna M.A., Bascompte J. (2006) Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9: 281-286
- Funk J.L., Vitousek P.M. (2007) Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446: 1079-1081
- Funk J.L., Cleland E.E., Suding K.N., Zavaleta E.S. (2008) Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 695-703
- Ghazoul J. (2004) Alien Abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica* 36: 156-164
- Ghazoul J. (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295-304
- Gibson R.H., Nelson I.L., Hopkins G.W., Hamlett B.J., Memmott J. (2006) Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. *Journal of Applied Ecology* 43: 246-257
- Gómez J.M. (2002) Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105-116
- Gómez J.M., Perfectti F., Jordano P. (2011) The functional consequences of mutualistic network architecture. *PLoS One* 6: e16143
- Gotelli N.J., Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391

- Gotelli N.J., Entsminger G.L. (2005) EcoSim: null models software for ecology. Disponible en <http://www.garyentsminger.com/ecosim/ecosim.htm>
- Goulson D. (2003) Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 1-26
- Goulson D., Stout J.C. (2001) Homing range in *Bombus terrestris* (Hymenoptera:Apidae). *Apidologie* 32: 105-111
- Goulson D., Stout J.C., Langley J., Hughes W.O.H. (2000) Identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *Journal of Chemical Ecology* 26: 2897-2911
- Grabas G.P., Lavery T.M. (1999) The effect of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.: Lythraceae) on the pollination and reproductive success of sympatric co-flowering wetland plants. *Ecoscience* 6: 230-242
- Guimarães P.R., Guimarães P. (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21: 1512–1513
- Guimera R., Amaral L.A.N. (2005a) Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* P02001
- Guimera R., Amaral L.A.N. (2005b) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895-900
- Hanley M.E., Goulson D. (2003) Introduced weeds pollinated by introduced bees: cause or effect? *Weed Biological and Management* 3: 204-212
- Harder L.D., Aizen M.A. (2004) The functional significance of synchronus protandry in *Alstroemeria aurea*. *Functional Ecology* 18: 467-474
- Hegland S.J., Totland O. (2005) Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia* 145: 586-594
- Hegland S.J., Totland O. (2008) Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialization levels? *Oikos* 117: 883-891
- Herrera C.M. (1997) Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601-611. *American Journal of Botany* 87: 898-902
- Herrera C.M. (2005) Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92: 13-20

- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93: 5-15
- Holzschuh A., Steffan-Dewenter I., Klejin D., Tscharnke T. (2007) Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44: 41-49
- Hodde M.S. (2004) Restoring balance: using exotic species to control invasive exotic species. *Conservation Biology* 18: 38-49
- Jadwiszczak P. (2003) Rndom Projects 2.0 LITE. Statistical Software. Disponible en <http://www.pjadw.tripod.com>
- Jakobsson A., Padrón B., Traveset A. (2008) Pollen transfer from invasive *Carpobrotus spp.* to natives: a study of pollinator behaviour and reproduction success. *Biological Conservation* 141: 136-145
- Jakobsson A., Lázaro A., Totland O. (2009) Relationships between the floral neighborhood and individual pollen limitation in two self-incompatible herbs. *Oecologia* 160: 707-719
- Jeschke J.M. (2008) Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Diversity and Distributions* 14: 913-916
- Johnson S.D., Steiner K.E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143
- Jones K.N., Reithel J.S. (2001) Pollinator mediated-selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Anthirinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 88:447-454
- 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., Olesen J.M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81
- Jordano P., Vázquez D.P., Bascompte J. (2009) Redes complejas de interacciones planta-animal. En: Medel R., Aizen M., Zamora R. (Eds.) *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 17-41

- Kadoya T., Ishii H.S., Kikuchi R., Suda S., Washitani I. (2009) Using monitoring data gathered by volunteers to predict the potential distribution of the invasive alien bumblebee *Bombus terrestris*. *Biological Conservation* 142: 1011-1017
- Kalisz S., Vogler D.W. (2003) Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. *Ecology* 84: 2928-2942
- Kalisz S., Vogler D., Fails B., Finer M., Shepard E., Herman T., Gonzales R. (1999) The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 86: 1239-1247
- Kalisz S., Vogler D.W., Hanley K.M. (2004) Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature* 430: 884-887
- Kay K.M., Schmeske D.W. (2003) Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* 35: 198-207
- Kearns C.A., Inouye D.W. (1993) *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado, USA. 583 pp
- Kearns C.A., Inouye D.W. (1997) Pollinators, flowering plants, and conservation biology: much remains to be learned about pollinators and plants. *Bioscience* 47: 297-307
- Kearns C.A., Inouye D.W., Waser N.M. (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematic* 29: 83-112
- Kenta T., Inari N., Nagamitsu T., Goka K., Hiura T. (2007) Commercialized European bumblebee can cause pollination disturbance: an experiment on seven native plant species in Japan. *Biological Conservation* 134: 298-309
- Kirchner F., Luijten S.H., Imbert E., Riba M., Mayol M., González-Martínez S.C., Mignot A., Colas B. (2005) Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111: 130-142
- Klinkhamer P.G.L., De Jong T.J., Nell H.W. (1994) Limiting factors for seed production and phenotypic gender in the gynodioecious species *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 71: 469-478
- Klinkhamer P.G.L., De Jong T.J., Linnebank L.A. (2001) Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology Letters* 4: 559-567

- Knight T.M., Steets J.A., Vamosi J.C., Mazer S.J., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mitchell R.J., Ashman T-L (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 467-497
- Kunin W.E. (1997) Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234
- Larson D.L., Royer R.A., Royer M.R. (2006) Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biological Conservation* 130: 148-159
- Lande R., Arnold S.J. (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226
- Lee C.E. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 386-391
- Leiss K.A., Vrieling K., Klinkhamer P.G.L. (2004) Heritability of nectar production in *Echium vulgare*. *Heredity* 92: 446- 451
- Levin D.A., Anderson W.W. (1970) Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104: 455-467
- Liebhoid A., Bascombe (2003) The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* 6: 133-140
- Lonsdale W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536
- Lopezaraiza-Mikel M.E., Hayes R.B., Whalley M.R., Memmott J. (2007) The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10: 539-550
- Luebert F., Pliscoff P. (2006) *Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 316 pp.
- Maad J. (2000) Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution* 54: 112-123
- Mack M.C., D'antonio C.M. (1998) Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 195-198
- MacDougall A.S., Turkington R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of

change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42–55

- Manchester S.J., Bullock J.M. (2000) The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37: 845–864.
- Matthei O. (1995) *Manual de las malezas que crecen en Chile*. Ed. Alfabet, Santiago de Chile. 545 pp
- Mattingly W.S., Hewlate R., Reynolds H.L. (2007) Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos* 116: 1164-1170
- Medel R., Botto-Mahan C., Arroyo M.T.K. (2003) Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* 84: 1721-1732
- Medel R., Nattero J. (2009) Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. En: Medel R., Aizen M.A., R. Zamora (Eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 400 pp
- Melser C., Rademaker M.C.J., Klinkhamer P.G.L. (1997) Selection on pollen donors by *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Sex Plant Reproduction* 10: 305-312
- Memmott J. (1999) The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280
- Memmott J., Waser N.M. (2002) Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2395-2399
- Memmot J., Waser N.M., Price M.V. (2004) Tolerance of pollinator networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences* 271: 2605–2611
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) *Evaluación de los ecosistemas del medio*. Disponible en <http://www.maweb.org/en/SlidePresentations.aspx>. Acceso 13 de Enero 2010
- Mitchell C.E., Tilman D., Groth J.V. (2002) Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology* 83:1713–260
- Mitchell C.E., Agrawal A.A., Bever J.D., Gilbert G.S., Hufbauer R.A., Klironomos J.N., Maron J.L., Morris W.F., parker I.M., Power A.G., Seabloom E.W., Torchin M.E., Vázquez D.P. (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740
- Mitchell R.J., Irwin R.E., Flanagan R.J., Karron J.D. (2009) Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103: 1355-1363

- Montalva J., Kalin M.T., Ruz L. (2008) *Bombus terrestris* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae: Bombini) en Chile: causas y consecuencias de su introducción. *Chagual* 6: 13-20
- Moeller D.A. (2004) Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3298-3301
- Moeller D.A., Geber M.A. (2005) Ecological context of the evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana*: population size, plant communities and reproductive assurance. *Evolution* 59: 786-799
- Molina-Montenegro M.A., Badano E.I., Cavieres L.A. (2008) Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the 'magnet species' concept with invasive species. *Oikos* 117: 1833-1839
- Montoya J.M., Pimm S.L., Solé R.V. (2006) Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264
- Moragues E., Traveset A. (2005) Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122: 611-619
- Morales C.L., Aizen M.A. (2002) Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors?: a case study from the temperate forest of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87-100
- Morales C.L., Aizen M.A. (2006) Invasive mutualisms and the structure of the plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 94: 171-180
- Morales C.L. (2007) Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: causas, consecuencias ecológicas y perspectivas. *Ecología Austral* 17: 51-65
- Morales C., Traveset A., Ramírez N. (2009) Especies invasoras y mutualismos planta-animal. En: Medel R., Aizen M.A., R. Zamora (Eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 400 pp
- Martinez-Harms J., Palacios A.G., Márquez N., Estay P., Arroyo M.T.K., Mpodozis J. (2010) Can red flowers be conspicuous to bees? *Bombus dahlbomii* and South American temperate forest flowers as a case in point. *Journal of Experimental Biology* 213: 564-571

- Morgan M.T., Wilson W.G. (2005) Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments. *Evolution* 5:1143-1150
- Morgan M.T., Wilson W.G., Knight T.M. (2005) Plant population dynamics, pollinator foraging, and the selection of self-fertilization. *American Naturalist* 166: 169-183
- Müller-Schärer H., Schaffner U., Steigner T. (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 417-422
- Muñoz A.A., Cavieres L.A. (2008) The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* 96: 459-467
- Murúa M., Espinoza C., Bustamante R., Marín V.H., Medel R. (2010) Does human-induced habitat transformation modify pollinator-mediated selection?: a case study in *Viola portalesia* (Violaceae). *Oecologia* 163: 153-162
- Muth N.Z., Pigliucci M. (2006) Traits of invasive reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *American Journal of Botany* 93: 188-196
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B., Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858
- Nattero J., Cocucci A.A., Medel R. (2010) Pollinator-mediated selection in a specialized pollination system: matches and mismatches across populations. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1957-1968.
- Olesen J.M., Jordano P. (2002) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424
- Olesen J.M., Eskildsen L.I., Venkatasamy S. (2002) Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181-192
- Olesen J.M., Bascompte J., Dupont Y.L., Jordano P. (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of National Academy of Sciences* 104: 19891-19896
- Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326

- Parker I.M., Haubensak K.A. (2002) Comparative pollinator limitation of two non-native shrubs: do mutualism influence invasions? *Oecologia* 130: 250-258
- Pauchard A., Alaback P.B. (2004) Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology* 18: 238-248
- Pauchard A., Cavieres L., Bustamante R., Becerra P., Rapoport E. (2004) Increasing the understanding of plant invasions in southern South-America: first symposium of Alien Plant Invasions in Chile. *Biological Invasions* 6: 255-257
- Pauchard A., Shea K. (2006) Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* 8: 399-413
- Peat J., Goulson D. (2005) Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 152-156
- Peat J., Tucker J., Goulson D. (2005) Does intraspecific size variation in bumblebees allow colonies to efficiently exploit different flowers? *Ecological Entomology* 30: 176-181
- Pejchar L., Mooney H.A. (2009) Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 497-504
- Pérez F. (2004) Evolución de la integración floral en el género *Schizanthus* (Solanaceae) en asociación a los sistemas de polinización y reproducción. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 150 pp
- Pérez F., Arroyo M.T.K., Medel R., Hershkovitz M.A. (2006) Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93:1029-1038
- Pérez F., Arroyo M.T.K., Medel R. (2007) Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1730-1738
- Pérez F., Arroyo M.T.K., Armesto J.J. (2009) Evolution of autonomous selfing accompanies increased specialization in the pollination system of *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 96: 1168-1176
- Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. (2001) Economic and environmental threats of

- alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20
- Pimentel D., Zuniga R. , Morrison D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United State. *Ecological Economics* 52: 273-288
- Primack R.B. (1983) Insect pollination in the New Zealand mountain flora. *New Zealand Journal of Botany* 21: 317-333
- Proctor M., Yeo P., Lack A. (1996) *The Natural History of Pollination*. Harper Collins, Londres, U.K.
- Proulx S.R., Promislow D.E.L., Phillips P.C. (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 345-353
- Raine N.E., Chittka L. (2007) Pollen foraging: learning a complex motor skill by bumblebees (*Bombus terrestris*). *Naturwissenschaften* 94: 459-464
- Ramirez N. (2004) Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 1-16
- Renner S.S. (2006) Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. En: Waser N.M., Ollerton J. (Eds.) *Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization*. The University Chicago Press, USA
- Rey P.J., Alcántara J.M., Manzaneda A.J., Garrido J.L., Ramírez J.M. (2009) Variación geográfica y mosaicos de selección en las interacciones planta-animal. En: Medel R., Aizen M., Zamora R. (Eds.) *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 113-132
- Rezende E.L., Lavabre J.E., Guimarães Jr. P.R., Jordano P., Bascompte J. (2007) Non random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448: 925-928
- Robertson A.W., Mountjoy C., Faulkner B.E., Roberts M.V., Macnair M.R. (1999) Bumble bee selection of *Mimulus guttatus* flowers: the effects of pollen quality and reward depletion. *Ecology* 80: 2594-2606
- Ruz L., Herrera R. (2001) Preliminary observations of foraging activities of *Bombus dahlbomii* and *Bombus terrestris* (hym: Apidae) on native and non-native vegetation in Chile.

- Sala O.E., Chapin III F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J, Dirzo R., Huber-sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., LeRoy Poff N., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M., Hall D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Sargent R.D., Ackerly D.D. (2008) Plant-pollinator interactions and the assembly of plants communities. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 123-131
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I. , Rice W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 465-471
- Schemske D.W., Horvitz C.C. (1988) Plan-Animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 69:1128-1167
- Schluter D. (1988) Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849-861
- Shaffer J.P. (1995) Multiple hypothesis testing. *Annual Review of Psychology* 46: 561-584
- Smith-Ramírez C., Martínez P., Núñez M., González C., Armesto J.J. (2005) Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forests of Chiloé island, Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 399-416
- Stebbins G.L. (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- Steffan-Dewenter I., Potts S.G., Packer L. (2005) Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 651-652
- Stanton M.L., Snow A.A., Handel S.N. (1986) Floral evolution: attractiveness to pollinators influences male fitness. *Science* 232: 1625–1627.
- Stone L., Roberts A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74–79.
- Stohlgren T.J., Barnett D., Flather C., Fuller P., Peterjohn B., Kartesz J., Master L.L. (2006) Species richness and patterns of invasion in plants, birds, and fishes in the United States. *Biological Invasions* 8: 427-447

- Solé R.V., Montoya J.M. (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Science* 268: 2039-2045
- Spaethe J., Brockmann A., Halbig C., Tautz J. (2007) Size determines antennal sensitivity and behavioral threshold to odors in bumblebee workers. *Naturwissenschaften* 94: 733-739
- Takebayashi N., Delph L.F. (2000) An association between floral trait and inbreeding depression. *Evolution* 54:840-846
- Taylor C.M., Hastings A. (2005) Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8: 895-908
- Thébault E., Huber V., Loreau M. (2006) Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116: 163-173
- Thompson J.D. (2001) How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394
- Thompson J.N. (1994) *The coevolutionary process*. Chicago University Press, Chicago, USA
- Thompson J.N. (2006) Mutualistic webs of species. *Science* 312: 372-373
- Thomson J.D. (1978) Effects of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. *American Midland Naturalist* 100: 431-440
- Thomson D. (2005) Measuring the effects of invasive specie on the demography of a rare endemic plant. *Biological Invasions* 7: 615-524
- Totland O., Nielsen A., Bjercknes A-L., Ohlson M. (2006) Effects of an exotic plant and habitat disturbance on pollinator visitation and reproduction in a boreal forest herb. *American Journal of Botany* 93: 868-873
- Traveset A., Richardson D.M. (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216
- Tylianakis J.M., Didham R.K., Bascompte J., Wardle D.A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363
- Valdebenito O. (2002) Ecoturismo en el valle de Las Trancas. Tesis de Título, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, P. Universidad Católica de Chile. vii + 125pp
- Valdovinos F., Ramos-Jiliberto R., Flores J.D., Espinoza C., López G. (2009) Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants. *Oikos* 118: 1190-1200

- Vamosi J.C., Knight T.M., Steets J.A., Mazer S.J., Burd M., Ahsman T-L. (2006) Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 956-961
- Van Andel J., Aronson J. (2006) *Restoration Ecology*. Blackwell Publishing Group, Malden, USA. x + 319 pp.
- Vázquez D.P., Aizen M.A. (2004) Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null models. En: Waser N.M., Ollerton J. (Eds.) *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University Of Chicago Press, Chicago, USA
- Vazquez D.P., Blüthgen N., Cagnolo L., Chacoff N.P. (2009) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* 103: 1445-1457
- Verdú M., Valiente-Banuet A. (2008) The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist* 172: 751-760
- Vickery Jr R.K. (2008) How does *Mimulus verbenaceus* (Phrymaceae) set seed in the absence of pollinators? *Evolutionary Biology* 35:199-207
- Vila M., Valladares F., Traveset A., Santamaría L., Castro P. (2008) *Invasiones Biológicas*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, España 215 pp
- Vila M., Bartomeus I., Dietzsch A.C., Petanidou T., Steffan-Dewenter I., Stout J.C., Tscheulin T. (2009) Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 1-7
- Villagrán C., Armesto J.J. (2005) Fitogeografía histórica de la cordillera de la costa de Chile. En: Smith-Ramírez C., Armesto J.J., Valdovinos C. (Eds.) *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Ed. Universitaria pp 99-116
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Westbrooks R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. (1997) Introduced species: a significant components of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16
- Vivallo F. (2003) Las especies chilenas del género *Alloscirtetica* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Eucerini). En: Melo G.A.R., Alves-dos-Santos I. (Eds.) *Apoidea Neotropica* UNESC, Criciúma 67-76

- Wang J., Cruzan M.B. (1998) Interspecific mating in the *Piriqueta caroliniana* (Turneraceae) complex: effects of pollen load size and composition. *American Journal of Botany* 85:1172-1179
- Waser N.M., Ollerton J. (2006) *Plant Interactions: From Specialization to Generalization*. University of Chicago Press
- Waser N.M., Price M. (1981) Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35: 376-390
- 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
- Weitz J.S., Benfey P.N., Wingreen N.S. (2007) Evolution, Interactions, and Biological Networks. *PLoS Biology* 5: e11
- Wilcock C., Neiland R. (2002) Pollinator failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 270-277
- Wilson P., Castellanos M.C., Hogue J.N., Thomson J.D., Armbruster W.S. (2004) A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* 104: 345-361
- Winter M., Kühn I., Nentwig W., Klotz S. (2008) Spatial aspects of trait homogenization within the German flora. *Journal of Biogeography* 35: 2289-2297
- Winter M., Schweiger O., Klotz S., Nentwig W., Andriopoulos P., Arianoutsou M., Basnou C., Delipetrou P., Didziulis, Hejda M., Hulme P.E., Lambdon P.W., Pergl J., Pysek P., Roy D.B., Kühn I. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 21721-21725
- Zamora R. (1999) Conditional outcomes of interactions: the pollinator-prey conflict of an insectivorous plant. *Ecology* 80: 786-795
- Zavaleta E.S., Hobbs R.J., Mooney H.A. (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 454-459