

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

ESTRUCTURACION DE COMUNIDADES VEGETALES ANDINAS
EN RELACION CON LA POLINIZACION,
EN LA CORDILLERA DE LOS BAGUALES, PATAGONIA, CHILE

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología.

AUTOR:

FRANCISCO ANTONIO SQUEO PORCILE

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. MARY T. KALIN ARROYO



- Septiembre 1991 -

Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

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

Francisco Antonio Squeo Porcile

ha sido aprobada por la Comisión Informante como requisito de tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 12 de Septiembre de 1991.

Director de Tesis:

Dra. Mary T. K. Arroyo

Mary T. K. Arroyo
.....

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Juan Armesto

Juan J. Armesto
.....

Dra. Alicia Hoffmann

Alicia Hoffmann
.....

Dr. Luis Corcuera

.....

Dr. Julio Gutiérrez

Julio Gutiérrez
.....

Dr. Italo Serey

Italo Serey
.....



DEDICATORIA



A mi esposa Mónica y,
a mis hijos Francisco Drimys y
Antonella Philippiella
por todo el tiempo que
no hemos compartido.

A mi padre, por su apoyo
constante por tantos años.

A mi madre, por su amor
por las plantas.

A Cecilia Soto,
mi profesora de Biología
en el Liceo Católico de Copiapó,
por haberme transmitido su entusiasmo por la Botánica.

"En ecología está ocurriendo un reemplazo paulatino de la idea de que 'la competencia es el principio organizacional básico de la naturaleza' por 'el mutualismo es el principio organizacional básico de la naturaleza'" (Boucher 1985)



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue financiada por proyectos National Geographic Society (USA) y DIB-Universidad de Chile.

Agradezco a mi tutor, Dra. Mary T. Kalin Arroyo, por todo el apoyo brindado en el desarrollo de esta tesis.

Muchos amigos colaboraron en distintas actividades durante las tres temporadas de campo, entre ellos agradezco especialmente a Manuel Arroyo K., Mario Briceño, Juan Capella, Orlando Dollenz, Alejandro Landeros, Ricardo Leiva, Maria Elena Malbrán, Ricardo Mernez, Alejandro Peñaloza, Claudio Veloso y Oriana Zamora.

Muchos amigos proporcionaron apoyo logístico y ayudaron al desarrollo de la tesis, entre ellos destaco a Don Oscar Vidal, Sra. Anita de Vidal y Familia por su generosidad durante las estadias en la Estancia La Cumbre (Cerro Santa Lucía); a Carlos Webber (CONAF), a Mauricio Rosenfeld, personal y guardaparques de CONAF-XII Región durante el trabajo en Cerro Diente, Parque Nacional Torres del Paine. Al Sr. Edmundo Pisano, Instituto de La Patagonia, Punta Arenas, no sólo por las facilidades entregadas en el Instituto, si no que también, junto con el Dr. David Moore, por la invaluable información sobre la flora de la Sierra de Los Baquales.

Al Prof. Clodomiro Marticorena y Oscar Matthei, Universidad de Concepción por su ayuda en la determinación de las plantas. A Dolly Lanfranco, Universidad Austral de Chile, Raúl Cortés, José Herrera y Christian González, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Haroldo Toro, Universidad Católica de Valparaíso y otros especialistas que ayudaron en la determinación de la entomofauna.

Al Centro de Computación e Informática de la Universidad de Chile por el soporte computacional.

A los directivos de la Universidad de La Serena por su apoyo para la realización de esta tesis.

A los Drs. Juan Armesto, Julio Gutiérrez, Jorge Cepeda, Gloria Montenegro, Carolina Villagrán, Ernesto Hajek, Alicia Hoffmann, Luis Corcuera, Italo Serey y otros que contribuyeron con comentarios a esta tesis.

INDICE DE MATERIAS

INDICE DE TABLAS	ix
INDICE DE FIGURAS	xiv
LISTA DE ABREVIATURAS	xviii
RESUMEN	xix
ABSTRACT	xxi
I. INTRODUCCION	1
I.1.- Objetivo general	5
I.2.- Ambientes de alta montaña	5
I.3.- Hipótesis y predicciones	7
I.4.- Objetivos específicos	8
II. SITIO DE ESTUDIO	10
II.1.- Ubicación geográfica de la Sierra de Los Baguales	10
II.2.- Antecedentes de la Sierra de Los Baguales .	21
III. METODOLOGIA	29
III.1.- Caracterización del clima	29
III.2.- Vegetación	31
III.3.- Fenología	33
III.4.- Polinización	35
III.5.- Relación entre densidad floral y fecundidad	42
III.6.- Simulación de interferencia competitiva ...	42

IV. RESULTADOS	44
IV.1.- El clima de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía	44
IV.1.1.- Discusión y conclusiones del clima	51
IV.2.- Vegetación	53
IV.2.1.- Vegetación de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía	53
IV.2.2.- Límites de los pisos de vegetación	70
IV.2.3.- Comparación de coberturas en los dos gradientes	71
IV.2.4.- Análisis de ordenación	74
IV.2.5.- Discusión y conclusiones sobre la vegetación	77
IV.3.- Fenología	80
IV.3.1.- Características generales de las fenofases reproductivas en Cerro Diente	80
IV.3.2.- Características generales de las fenofases reproductivas en Cerro Santa Lucía	85
IV.3.3.- Relación entre fenofases	87
IV.3.4.- Discusión y conclusiones sobre la fenología	91
IV.4.- Polinización	96
IV.4.1.- Insectos Antófilos	96
IV.4.2.- Caracterización de los espectros de polinización	102
IV.4.3.- Tasa de actividad de los insectos antófilos	115
IV.4.4.- Discusión y conclusiones sobre la polinización	125
IV.5.- Gremios	131
IV.5.1.- Definición de gremios de polinizador de recurso multiespecíficos	131

IV.5.2.- Gremios de polinización de recurso uniespecífico	144
IV.5.3.- Carga polínica de lepidópteros de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente	147
IV.5.4.- Distribución de los períodos de floración	153
IV.5.5.- Relación entre la similitud en los polinizadores y similitud en los ejes temporal y espacial	160
IV.5.6.- Morfología floral dentro de los gremios	163
IV.5.7.- Limitación filogenética a la selección direccional de los períodos de floración	165
IV.5.8.- Discusión y conclusiones sobre gremios.	168
IV.6.- Relación entre densidad floral y producción de frutos	180
IV.6.1.- Efecto de la densidad floral	180
IV.6.2.- Fecundidad en cruzamientos con mezclas de polen	193
IV.6.3.- Discusión y conclusiones de relación entre densidad floral y producción de frutos	195
V. DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES	199
VI. REFERENCIAS	211
VII. ANEXOS	220
VII.1.- Cálculo del déficit de saturación atmosférica (DSA)	220
VII.2.- Metodología para la preparación de muestras y cuantificación de la carga polínica	221
VII.3.- Variación de la temperatura media diaria y humedad relativa media diaria en Cerro Santa Lucía (temporadas 1984-85 y 1986-87) y Cerro Diente (1985-86 y 1986-87)	222

VII.4.- Patrones fenológicos de especies presentes en los tres pisos superiores de vegetación en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	226
VII.5.- Catálogo de la entomofauna antófila colectada en Cerro Diente entre los 450 y 1350 msm y Cerro Santa Lucía entre los 550 y 1700 msm, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	239
VII.6.- Lista de las especies en que se estudió el mecanismo de polinización en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	241
VII.7.- Morfología floral	248
VII.8.- Longevidad floral a tres niveles altitudinales en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	252
VII.9.- Carga polínica en lepidópteros de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	257
VII.10. Valores medios de densidad floral, producción de semillas, porcentaje de predación y aborción de semillas registrados para algunas especies en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	262
VII.11. Frecuencia relativa de clases de tamaño de <u>Adesmia salicornioides</u> de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	263

INDICE DE TABLAS

Tabla	Leyenda	
II.1.	Diversidad taxonómica en la flora vascular de algunas localidades de altamontaña de la Sierra de Los Baguales ubicadas a distintas distancias del Campo de Hielo Patagónico Sur	23
II.2.	Valores de precipitación media anual para el área de la Sierra de Los Baguales, Patagonia	27
IV.1.1.	Condiciones climáticas generales para Cerro Diente y de Cerro Santa Lucía	45
IV.1.2.	Temperatura y humedad relativa media diaria del período comprendido entre el 28 de Noviembre de 1986 y 3 de Febrero de 1987 en dos estaciones instaladas en el piso subandino de vegetación en Cerro Diente y en Cerro Santa Lucía	47
IV.2.1.	Cobertura absoluta y relativa promedio del estrato inferior a 1 m de altura para las especies presentes en el Piso Subandino, Piso Andino Inferior y Piso Andino Superior de Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	61
IV.2.2.	Cobertura absoluta y relativa promedio del estrato inferior a 1 m de altura para las especies presentes en el Piso Subandino, Piso Andino Inferior y Piso Andino Superior de Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	64
IV.2.3.	Cobertura de la vegetación total y de las especies polinizadas bióticamente en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	73
IV.3.1.	Fechas promedio de inicio, máximo y duración media de las fenofases de yemación floral, floración y fructificación en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía	82

Tabla Leyenda

IV.3.2.	Valores de correlación entre el inicio de cada una de las fenofases a cada nivel altitudinal, y el general para la comunidad vegetal de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía	88
IV.3.3.	Valores de correlación entre el máximo de cada una de las fenofases a cada nivel altitudinal, y el general para la comunidad vegetal de Cerro Diente (arriba) y Cerro Santa Lucía	90
IV.3.4.	Matriz de correlación entre el inicio, máximo y duración de cada una de las fenofases para la comunidad vegetal de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	92
IV.4.1.	Número de especies de insectos antófilos según orden y nivel altitudinal para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	97
IV.4.2.	Importancia relativa de los distintos ordenes de insectos antófilos, en términos de número y cobertura de especies vegetales, según nivel altitudinal en la flora de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	103
IV.4.3.	Número de especies de planta visitadas por dípteros, lepidópteros e himenópteros dentro de cada familia en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	105
IV.4.4.	Orden de insecto visitante más importante para especies comunes a Cerro Diente y Cerro Santa Lucía	108
IV.4.5.	Resumen de parámetros de morfología floral para 64 especies de la Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	112
IV.4.6.	Relación entre los mecanismos de polinización y parámetros florales para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	113

Tabla Leyenda

IV.4.7.	Promedio observado y corregido del número de visitas/flor/minuto para cada nivel altitudinal en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia	116
IV.4.8.	Probabilidad de polinización estimada considerando la longevidad floral para cada nivel altitudinal en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	119
IV.4.9.	Proporción de observaciones de 10 minutos con actividad según temperatura para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	120
IV.4.10.	Matriz de correlación de Spearman entre la tasa de visita ajustada total, tasa de himenópteros, lepidópteros y dípteros, temperatura media diaria promedio y temperatura promedio de observación para la Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	120
IV.4.11.	Resumen de los efectos de variables ambientales en las tasa de visita. Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile	124
IV.5.1.	Comparación mediante un test de G de la composición de carga polínica en cabeza y tórax de 2 individuos de <u>Hypsochila argyrodice</u> colectadas en Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	149
IV.5.2.	Composición promedio de carga polínica en cabeza y tórax en 4 individuos de <u>Hypsochila argyrodice</u> de Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	150
IV.5.3.	Diversidad de la carga polínica promedio para cada especie (H' prom) y de la especie (H' tot), y el número de tipos de polen distintos encontrados en cada especie de lepidóptero. Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	152
IV.5.4.	Similitud promedio en los períodos de floración de los gremios de recurso uniespecífico <u>Colias vauthieri</u> , <u>Hypsochila argyrodice</u> , <u>Tatochila theodice</u> e <u>Yramea cytheris</u> , Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	154

Tabla Leyenda

IV.5.5.	Comparación entre la similitud en los períodos de floración de pares de especies pertenecientes a los gremios de recurso uniespecífico <u>Colias vauthieri</u> , <u>Hypsochila argyrodice</u> , <u>Tatochila theodice</u> e <u>Yramea cytheris</u> versus el resto de las combinaciones, Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	156
IV.5.6.	Correlación parcial entre la similitud en el uso del recurso servicio de polinización, sobreposición espacial y en los períodos de floración, y la probabilidad de estar en flor en el mismo lugar de pares de especies de plantas por nivel altitudinal para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	161
IV.5.7.	Comparación entre los promedios de sobreposición espacial, en los períodos de floración, y de probabilidad de que dos especies estén simultáneamente en flor en el mismo lugar de pares de especies de plantas con similitudes en el uso del recurso servicio de polinización mayor o igual al 50% relativo a los pares de especies con similitudes menores al 50%, por nivel altitudinal para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	162
IV.5.8.	Similitud en morfología floral de pares de especies miembros de gremios de polinización de recurso uniespecífico comparadas con pares de especies que no integran el mismo gremio, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	164
IV.5.9.	Similitud promedio en los períodos de floración de pares de Compositae (o Papilionaceae) y del resto de especies, Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	166
IV.5.10.	Valores de conectancia de algunos sistemas planta-polinizador de distintas comunidades ...	170
IV.5.11.	Incidencia de miofilia, psicofilia y melitofilia en las especies de géneros endémicos y no endémicos de la Patagonia presentes en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	172

Tabla Leyenda

IV.6.1. Efecto sobre la fertilización de mezclas de polen en algunas especies presentes en Cerro Diente y/o Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S 194

INDICE DE FIGURAS

Figura	Leyenda	
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
II.1.	Ubicación general de la Sierra de Los Baguales	11
II.2.	Ubicación de la Sierra de Los Baguales y de las localidades específicas de estudio (Cerro Diente y Cerro Santa Lucía)	12
II.3.	Farellones de origen volcánico ubicados entre los 1300 y 1500 msm en Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales	14
II.4.	Pequeñas lagunas ubicadas entre los 1100 y 700 msm en las laderas de Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales	14
II.5.	Piso Subandino en Cerro Santa Lucía, dominado por <u>Festuca gracillima</u>	15
II.6.	Piso Andino Inferior en Cerro Santa Lucía, con cojines y gramíneas	15
II.7.	Piso Andino Superior en Cerro Santa Lucía	16
II.8.	Vista de las Torres del Paine y de Cerro Diente desde la cima de Cerro Santa Lucía	17
II.9.	Vista al este desde Cerro Diente del Lago Paine y del Río Paine	17
II.10.	Vista al oeste desde la zona andina de Cerro Diente mostrando la cercanía del Campo de Hielo Patagónico Sur	18
II.11.	Piso Subandino en Cerro Diente, con un bosque abierto de <u>Nothofagus pumilio</u>	19
II.12.	Piso Andino Inferior en Cerro Diente, dominado por cojines	19
II.13.	Piso Andino Superior en Cerro Diente, con hierbas perennes dispersas	20

Figura	Leyenda	
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>		
II.14.	Climodiagramas para las localidades de Río Paine, Cerro Guido y Calafate	28
IV.1.1.	Curso diario promedio de temperatura y humedad relativa durante el verano de 1985 - 1986 y 1986 - 1987 en Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	48
IV.1.2.	Curso diario promedio de temperatura y humedad relativa durante el verano de 1985 - 1986 y 1986 - 1987 en Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	49
IV.1.3	Curso diario promedio del déficit de saturación atmosférica de verano durante las temporadas de muestreo en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	50
IV.2.1	Esquema topográfico del sitio de estudio en Cerro Diente	54
IV.2.2.	Esquema topográfico del sitio de estudio en Cerro Santa Lucía	55
IV.2.3.	Distribución altitudinal en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía de las coberturas absolutas de suelo desnudo, roca, vegetación total, Compositae, Papilionaceae, Gramineae, arbusto, subarbusto, hierba perenne cespitosa, hierba perenne cojín, hierba perenne rizomatosa, árbol enano y anual	56
IV.2.4.	Dendrogramas de la vegetación de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía	75
IV.3.1.	Porcentaje de especies en yemación floral, floración y fructificación en los tres niveles altitudinales de Cerro Diente (temporada 1985 -86) y Cerro Santa Lucía (1984-85), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	81
IV.3.2.	Abundancia relativa de yemas florales, flores y frutos en los tres niveles altitudinales de Cerro Diente (temporada 1985-86) y Cerro Santa Lucía (1984-85), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	83

Figura	Leyenda	

IV.4.1.	Tasa de polinización estimada y frecuencia de temperatura de observación versus la temperatura de observación para cada nivel altitudinal de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena	121
IV.5.1.	Espacio de las plantas definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	132
IV.5.2	Espacio de los visitantes definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	135
IV.5.3	Espacio de las plantas definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	137
IV.5.4	Espacio de los visitantes definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	141
IV.5.5.	Gremios de polinización de recurso uniespecífico definidos para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	146
IV.6.1	Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para <u>Adesmia salicornioides</u> en parcelas permanentes de 16 m ² ubicadas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	181
IV.6.2	Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para <u>Lathyrus magellanicus</u> en parcelas permanentes de 16 m ² ubicadas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	184

Figura Leyenda

IV.6.3	Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para <u>Oxalis patagonica</u> en parcelas permanentes de 16 m ² ubicadas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	187
IV.6.4	Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para <u>Phaiophleps biflora</u> en parcelas permanentes de 16 m ² ubicadas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	189
IV.6.5	Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para <u>Viola maculata</u> de Cerro Santa Lucía y <u>V. reichei</u> de Cerro Diente en parcelas permanentes de 16 m ² , Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S	191

LISTA DE ABREVIATURAS

- A.P. = antes del presente
C = conectancia.
cf. = ver referencia.
C.H.P.S. = Campo de Hielo Patagónico Sur.
C.V. = coeficiente de variación.
DI = Cerro Diente.
DIPT = Diptera.
DSA = déficit de saturación atmosférica.
GRM = gremio de recurso multiespecífico.
GRU = gremio de recurso uniespecífico.
 H'_j = índice de diversidad de Shannon-Wiener.
HR = humedad relativa.
HRd = humedad relativa diaria.
HYM = Hymenoptera.
LEPID = Lepidoptera.
mph = millas por hora.
msm = metros sobre el mar.
n.s. = no significativo.
P = hierba perenne cespitosa.
PC = hierba perenne cojín.
p.e. = por ejemplo.
PP = precipitaciones.
PR = hierba perenne rizomatosa.
r = coeficiente de correlación.
S = arbusto.
 S_{ij} = índice de similitud de Colwell y Futuyma.
SEM = microscopia de barrido.
SL = Cerro Santa Lucía.
SS = subarbusto.
ST = árbol enano.
 $T^{\circ}d$ = temperatura media diaria.
 $Tmdv$ = temperatura media diaria de verano.
 t_s = estadígrafo del test de Student.

RESUMEN

En esta tesis se analiza el papel de la polinización biótica en la estructuración de comunidades de alta montaña en la Patagonia chilena. Las localidades de estudio se encuentran a los 50°S en la Sierra de Los Baguales, a 13,5 km (Cerro Diente) y 59 km (Cerro Santa Lucía) al este del Campo de Hielo Patagónico Sur.

Adicionalmente a los gradientes altitudinales en cada cerro, la Sierra de Los Baguales presenta un gradiente este-oeste de rigurosidad climática (Cerro Santa Lucía presenta condiciones climáticas más cálidas, secas y estables que Cerro Diente). Por otra parte, Cerro Santa Lucía fue sólo marginalmente afectado por la última glaciación mientras que Cerro Diente se encontraba bajo el Campo de Hielo Patagónico. Esto habría determinado que los eventos de recolonización postglacial de los sistemas de alta montaña ocurrieran desde el este al oeste.

En base de más de 5000 observaciones de 10-minutos, se encontró que las tasas de visita de los insectos antófilos son las más bajas reportadas en la literatura (entre $2,1 \cdot 10^{-3}$ a $2 \cdot 10^{-4}$ visita/flor/minuto). Estas disminuyen a mayores alturas y hacia el oeste. Miofilia y Psicofilia son los modos de polinización más importantes en las dos localidades. La Miofilia tiende a aumentar con la altitud, mientras que la Psicofilia tiende a aumentar hacia el oeste. A nivel de gremio, existe mayor sobreposición en los períodos de flora-

ción a mayores alturas y hacia el oeste, sin embargo no hay evidencia de modificación del patrón de floración de las especies. Los pares de especies de plantas con mayor similitud en sus polinizadores no presentan una mayor estructuración (espacial, temporal, espacial*temporal). No se encontró diferenciación de morfología floral dentro de los gremios, salvo por una especialización gruesa para Psicofilia.

La inestabilidad climática, reforzada por los procesos históricos, habría seleccionado conjuntos de taxa con bajos niveles de especificidad. El cambio en los modos de polinización dentro de una especie (60% de las especies cambian su modo de polinización a nivel de orden entre los dos cerros), los altos valores de conectancia entre los lepidópteros diurnos y las plantas que visitan (Cerro Santa Lucía= 39,4% y Cerro Diente= 47,4%), y la no constancia en la pertenencia a un gremio entre las dos localidades, son algunas de las evidencias que apoyan la existencia de relaciones planta-polinizador poco específicas. A consecuencia de lo anterior, en la Sierra de Los Baguales existiría un régimen variable de presiones co-evolutivas. Los períodos de floración de cada especie están limitados por las otras fenofases reproductivas y por la pertenencia a una familia. Estas limitaciones y las presiones selectivas variables permiten concluir que la evidencia de incremento de la facilitación a mayores alturas y hacia el oeste, son mejor explicadas por un mecanismo de encaje (i.e., selección ecológica de especies, sin cambio genético) que por co-evolución.

ABSTRACT

This thesis analyzes the role that biotic pollination plays in the structuring of high-mountain communities in the Chilean Patagonia. Study sites are located at 50°S in the Sierra de Los Baguales, 13.5 km (Cerro Diente) and 59 km (Cerro Santa Lucía) east of the Southern Patagonian Ice Field.

In addition to the altitudinal gradients found in each mountain, the Sierra de Los Baguales presents an east-west climatic rigor gradient (Cerro Santa Lucía presents warmer, drier and more stable conditions than Cerro Diente). Additionally, Cerro Santa Lucía was only marginally affected by the last glaciation, while Cerro Diente was fully affected within the Patagonian Ice Field. These conditions may have determined that the post-glacial recolonization events occurred from east to west.

On the basis of more than 5000 10-minute observations, it was found that the visitation rates of anthophyllous insects are the lowest reported in the literature (between $2.1 \cdot 10^{-3}$ and $2 \cdot 10^{-4}$ visits/flower/minute). These rates decrease at greater altitudes and as one travels westward. Myophylly and Psychophylly are the most important pollination modes in both localities. Myophylly tends to increase with altitude, while Psychophylly tends to increase westward. At guild level, there is more overlap in the flowering periods at greater heights and as one moves westward. Nevertheless,

there is no evidence of any change in the flowering pattern of the species. Plant species pairs which show more similarity with respect to their pollinators do not present a greater structuring (spatial, temporal or spatial * temporal). No differences were found in floral morphology among guilds, except for a coarse specialization for Psychophylly.

Climatic instability, strengthened by historical processes, might have selected for sets of taxa with low pollinator specificity levels. The change in pollination modes within a species (60% of species change their pollination mode at the Order level between the two sites), higher values of connectance between diurnal Lepidoptera and the plants that they visit (Cerro Santa Lucía= 39.4% and Cerro Diente= 47.4%), and the variation with regards to plant guild affinity between each site, are some of the evidences that support the inspecificity of plant-pollinator relationships. Consequently, in the Sierra de Los Baguales there would be a variable co-evolutionary pressure regime.

The flowering periods of each plant species are limited by their reproductive phenophases and by their familial relationships. These limitations, and the variable selective pressures detected, lead one to conclude that the increment in facilitation at higher altitudes and at western localities are better explained by a "fitting" mechanism (i.e., ecological species selection, without genetic change) rather than by co-evolution.

I. INTRODUCCION

El término 'comunidad' fue empleado inicialmente para designar conjuntos de especies vegetales y animales en la naturaleza (Schröter y Kirchner 1896; 1902). La Sociedad de Ecología de América (1933), definió las comunidades como "unidades sociológicas con distintos grados de complejidad, desde las biocenosis simples (como en un pié de alga) a las más complejas (como una selva lluviosa multietánea)". Para Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) "las comunidades vegetales pueden ser consideradas como subdivisiones de una cubierta vegetal". Se pueden distinguir comunidades diferentes a medida que la cobertura muestra cambios espaciales detectables. Whittaker (1975) entiende por comunidad a "ensambles de diferentes especies que interactúan unas con otras". Las especies de una comunidad utilizan los mismos recursos. Elaborando más este concepto, Tilman (1982) señala que "las interacciones entre las especies y de las especies con sus ambientes son suficientemente fuertes como para establecer patrones generales que son discernibles sobre el ruido estocástico". En esta tesis se adopta la definición de comunidad de Whittaker (1975) con las connotaciones de Tilman (1982).

En las comunidades, las especies interactúan a través del uso de los recursos comunes. Tilman (1982) plantea que un

recurso es cualquier substancia o factor que puede llevar a incrementos en la tasa de crecimiento (p.e., incremento en peso, producción de semillas) cuando su disponibilidad en el ambiente incrementa, y cuando es consumido (utilizado) por el organismo (o especie). En las comunidades vegetales, las especies utilizan tanto recursos abióticos (p.e., agua, nutrientes, espacio) (Pickett y Bazzaz 1978; Agren y Fagerstrom 1980; Raventos y Silva 1988), como bióticos (p.e., agentes de dispersión y polinización) (Davidson et al. 1980, Pleasants 1980, Howe y Smallwood 1982, Campbell y Motten 1985, Campbell 1986). En esta tesis se analiza el papel de un recurso biótico, -el servicio de polinización-, en la estructura de la comunidad.

Gremios. Un concepto útil para evaluar el papel de la polinización en la estructura de las comunidades es el de 'gremio' (sensu Root 1967; Jaksic 1981; Mac Nally 1983). El concepto de 'gremio' fue originalmente definido por Root (1967) como "un grupo de especies que explotan la misma clase de recurso ambiental de una manera similar". El "servicio de polinización" se puede definir como un recurso, y por lo tanto, un grupo de plantas que dependen de los mismos polinizadores puede definirse como un gremio. Si el servicio de polinización constituye un recurso limitante para los miembros de un gremio de polinización (ver Bierzychudek 1981), el número de visitas que recibe una especie podría ir en desmedro de las otras especies, resultando esto en competencia por explotación (Waser 1978b; Campbell y Motten 1985). Por otra

parte, una especie de planta muy atractiva al polinizador podría determinar reducciones en la fecundidad de los restantes miembros. Además, la transferencia interespecífica de polen podría provocar el bloqueo de la superficie estigmática o abortos, y esto resultaría en reducción de la fecundidad (interferencia competitiva) (ver Waser 1978a; Sukhada y Jayachandra 1980; Thompson et al. 1981; Dumas et al. 1985).

Root (1967) indica que "... dentro de un gremio, la competencia interespecífica tendría efectos deletéreos por lo que, por selección natural, se tendería a favor de la divergencia que reduzca la competencia". Por ejemplo, se ha planteado que la interferencia competitiva podría reducirse a través del desarrollo de diferencias morfológicas de las partes reproductivas que disminuyen el flujo interespecífico de polen (Brown y Brown 1979). Por otro lado, tanto la interferencia como la competencia por explotación podrían determinar la selección para: i) aislamiento espacial y/o ii) divergencia temporal en los períodos de floración de los miembros de un gremio (Pleasants 1980).

La divergencia competitiva no es la única respuesta posible cuando dos o más especies comparten un recurso limitante. Se ha mostrado en poblaciones de plantas con bajas densidades que morfologías florales convergentes entre especies de plantas pueden ser favorecidas porque mantienen un número mínimo de individuo de la especie polinizadora, (Schemske 1981). El uso de un recurso limitante, en este caso, llevaría a la facilitación en vez de exclusión competitiva. Si ha ope- ✕

rado la selección para la facilitación, se podría esperar que los miembros de un gremio exhiban una marcada tendencia hacia agrupamiento en lugar de aislamiento espacial y patrones de floración no segregados. La magnitud de estas respuestas dependerá del tiempo que las especies han tenido para coevolucionar y la constancia de la presión selectiva a lo largo de este tiempo. En consecuencia, la edad y la estabilidad climática afectarían la estructura final de la comunidad (Parrish y Bazzaz 1979; Murray et al. 1987).

Ambas respuestas al uso de un recurso limitante (i.e., segregación competitiva y facilitación) suponen que las especies no están impedidas para responder evolutivamente. Recientemente se ha mostrado que la inercia filogenética estarían bloqueando la selección direccional de los períodos de floración (Kochmer y Handel 1986). La inercia filogenética podría obstaculizar tanto la evolución de segregación como la superposición de los patrones de floración. Otra restricción al cambio en el patrón de floración es la fuerte correlación con otras fenofases, las que podrían estar sujetas a presiones selectivas diferentes (Primack 1985, Rathcke y Lacey 1985).

Por otro lado, se han discutido poco alternativas al modelo co-evolutivo de las comunidades que podrían aumentar la probabilidad de polinización de una o más especies de un gremio de polinización donde el recurso es limitante. Entre éstas se encuentran:

a) Aumento en la longevidad de las flores (p.e., Arroyo et

al. 1985a). Esto aumentaría la probabilidad de fertilización de una flor puesto que la fertilización depende del tiempo que la flor permanece abierta a la polinización. La gran variación de longevidades florales, incluso dentro de una misma especie, sugiere que este carácter está menos sujeto a inercia filogenética que el período de floración (Primark 1985).

b) **Disminución de la especificidad en la relación planta-polinizador.** La posibilidad de tener un servicio de polinización estable por parte de la planta y alimento por parte del polinizador en un ambiente con clima riguroso y muy variable, podría favorecer una relación más generalista entre las plantas y sus vectores de polinización (Kevan y Baker 1983).

I.1.- OBJETIVO GENERAL

En esta tesis se analizará el papel de la polinización en la organización y estructura de dos comunidades de plantas de alta montaña de la Sierra de Los Baguales en la Patagonia chilena, 50°S.

I.2.- AMBIENTES DE ALTA MONTAÑA

Muchos ambientes de alta montaña de Sudamérica son relativamente recientes, siendo el resultado de un acelerado levantamiento de cordilleras desde el Plioceno y de la disminución global de la temperatura a partir del Eoceno superior (Crowley 1983).

La mayor capacidad de colonización y diversificación de

los taxa vegetales en comparación a los insectos antófilos en estos ambientes nuevos, determinaría reducciones altitudinales más abruptas de la riqueza de especies antófilas que de especies vegetales (Moldenke 1979; Moldenke y Lincoln 1979; Arroyo et al. 1982). Además, los niveles de actividad de los insectos decaen a lo largo de los gradientes altitudinales (Mani 1962; Arroyo et al. 1985a; Inouye y Pyke 1988). Entre los insectos antófilos también existen variaciones en su resistencia al frío relacionadas con los mecanismos de termorregulación (Kingsolver 1983, 1985; Gilbert 1984), el tipo de nidificación y otros parámetros de su ciclo de vida. Latitudinalmente, la disminución de las tasas de visita va acompañada con un notable incremento en la incidencia de anemofilia en la flora de alta montaña en Chile, sugiriendo que las condiciones para la polinización biótica son más críticas en las latitudes altas (Arroyo et al. 1987; Arroyo y Squeo 1990).

Los ambientes de alta montaña son apropiados para estudiar el proceso de integración entre las plantas y sus polinizadores (p.e., Moldenke 1979; Moldenke y Lincoln 1979; Arroyo et al. 1982, 1985a; Inouye y Pyke 1988) debido a que presentan gradientes climáticos abruptos en distancias muy cortas. El sistema de cordilleras patagónicas elegido es propicio puesto que, además de los gradientes altitudinales, existe un gradiente climático este-oeste, con condiciones más rigurosas hacia el este. Por otro lado, existe una clara relación entre la edad y la localización geográfica. Las comunidades occidentales son más recientes a raíz de la influen-

cia glacial (ver Capítulo II.2). La existencia de estos dos gradientes permite poner a prueba hipótesis en que tanto los factores climáticos como los históricos juegan un papel.

I.3.- HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis 1. Las condiciones climáticas rigurosas de las cordilleras patagónicas deberían reflejarse en tasas de polinización más bajas que las reportadas a latitudes menores en los Andes chilenos. Esta misma tendencia se esperaría a mayores alturas y hacia el oeste en la Sierra de Los Baguales. Si se cumple lo anterior, se esperaría encontrar mayor longevidad de flores a mayores alturas en cada sitio y en las localidades más hacia el oeste.

Hipótesis 2. Al aumentar la rigurosidad climática en estas comunidades, se debería esperar una modificación de los modos de polinización en los gradientes, debido a que los grupos de insectos que requieren un suministro constante de energía se verían más afectados que los que tienen menores requerimientos energéticos. De acuerdo a esto, habría un reemplazo de especies de plantas melitofílicas por especies psicofílicas y miofílicas en las comunidades con condiciones ambientales más extremas y a mayores altitudes. También se podrían esperar cambios paralelos en los mecanismos de polinización dentro de las especies con amplia distribución.

Hipótesis 3. Si en estas comunidades ha operado una presión selectiva direccional para compensar los efectos de la baja polinización, se esperaría que los miembros de un gremio

estén estructurados en una dirección consistente con la maximización del éxito reproductivo (segregación o agregación). En las comunidades más jóvenes y en condiciones de mayor rigurosidad climática, los gremios presentarían una estructura menos distinguible de la tendencia general de la comunidad.

Hipótesis 4. Si la inercia filogenética impone restricciones a la selección direccional en los patrones de floración, podría encontrarse segregación o agregación, pero no atribuible a co-evolución. En comunidades recientes y/o con climas rigurosos, la selección ecológica actuaría como un filtro para un grupo restringido de especies con atributos semejantes, resultando en una estructura parecida a lo esperado con la facilitación co-evolutiva. Al aumentar la complejidad de la comunidad en el tiempo, el filtro ecológico (que incluye factores bióticos y abióticos) sería menos restrictivo, permitiendo así configuraciones de especies con estructuras convergentes con lo esperado por divergencia competitiva.

Hipótesis 5. Si se cumplen los supuestos de reducción de las tasas de visita y de cambios en los mecanismos de polinización planteados en las Hipótesis 1 y 2, se podría esperar interacciones planta-polinizador difusas. Esta inespecificidad podría traducirse en una estructura gremial laxa, puesto que no habría una selección direccional consistente.

I.4.- OBJETIVOS ESPECIFICOS

Los objetivos específicos de esta tesis son:

A) Verificar los supuestos básicos del sistema empleado, a

través de:

1.- Establecer el grado de rigurosidad del ambiente en base a parámetros climáticos.

2.- Establecer los límites altitudinales de los pisos de vegetación homólogos en base a parámetros vegetacionales.

B) Poner a prueba las Hipótesis 1 y 2, a través de, según piso altitudinal:

3.- Determinar los espectros de polinización de las especies de plantas polinizadas bióticamente.

4.- Cuantificar la tasa de visita de insectos a flores.

5.- Comparar la longevidad floral.

6.- Evaluar los niveles de especificidad de la relación planta - polinizador, a través de comparar la diversidad de insectos visitantes a las especie de planta.

C) Verificar los supuestos específicos sobre gremio y poner a prueba las Hipótesis 3, 4 y 5, a través de:

7.- Definir gremios de polinización.

8.- Cuantificar la diversidad del polen transportado por vectores de polinización.

9.- Determinar experimentalmente si la deposición de mezclas de polen interespecífico se traduce en interferencia competitiva entre especies de gremios seleccionados.

10.- Determinar el grado de estructuración temporal y espacial, y de caracteres florales dentro de gremios de polinización seleccionados.

11.- Determinar si la fecundidad se correlaciona con la densidad floral.

II. SITIO DE ESTUDIO

II.1.- UBICACION GEOGRAFICA DE LA SIERRA DE LOS BAGUALES

Ubicación Geográfica: La Sierra de Los Baguales se ubica al este de la Cordillera de los Andes, en la Patagonia chilena. Se dispone en una franja de sentido este-oeste, entre las latitudes $50^{\circ}30'$ y $50^{\circ}50'S$ y las longitudes $72^{\circ}15'$ y $73^{\circ}15'O$, en la Provincia de La Última Esperanza, XII Región de Magallanes y de La Antártica Chilena (Fig. II.1). El límite oeste de la Sierra de Los Baguales se ubica en el Monte Stokes, dentro del Campo de Hielo Patagónico Sur. Su extremo este se encuentra en territorio argentino donde adquiere el nombre de Meseta de Las Vizcachas y Meseta de Truco. Algunas de las cumbres más altas de la Sierra de Los Baguales en territorio chileno son Cerro Santa Lucía (1980 msm), Cerro Daudet (1770 msm), Cerro Obelisco (1614 msm), Cerro Donoso (1450 msm), Cerro Agudo (1520 msm) y Cerro Diente (1338 msm) (Fig. II.2).

Cerro Santa Lucía ($50^{\circ}46'S$ y $72^{\circ}21'O$) está en el límite entre Chile y Argentina (Fig. II.2). En la base del Cerro Santa Lucía se encuentra el valle del Río Baguales y su afluente el Río Bandurria, los que tienen por sobre los 500 m de altitud, mientras que la cumbre más alta del Cerro Santa Lucía está a 1980 msm.

Figura II.1. Ubicación general de la Sierra de Los Baguales. También se indican los límites pleistocénicos y presentes del Campo de Hielo Patagónico Sur en el extremo sur de Sudamérica. Adaptado de Mercer (1967).

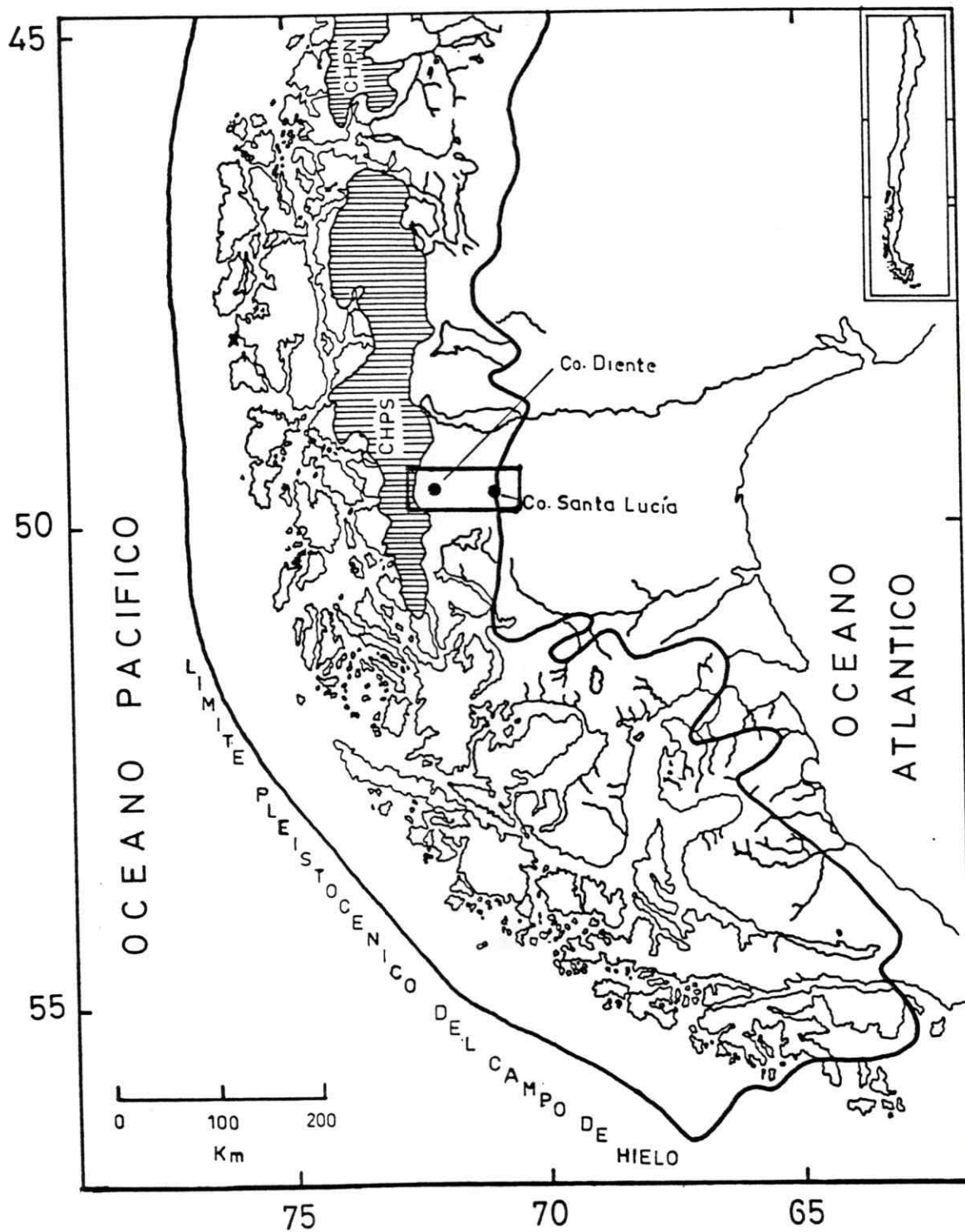
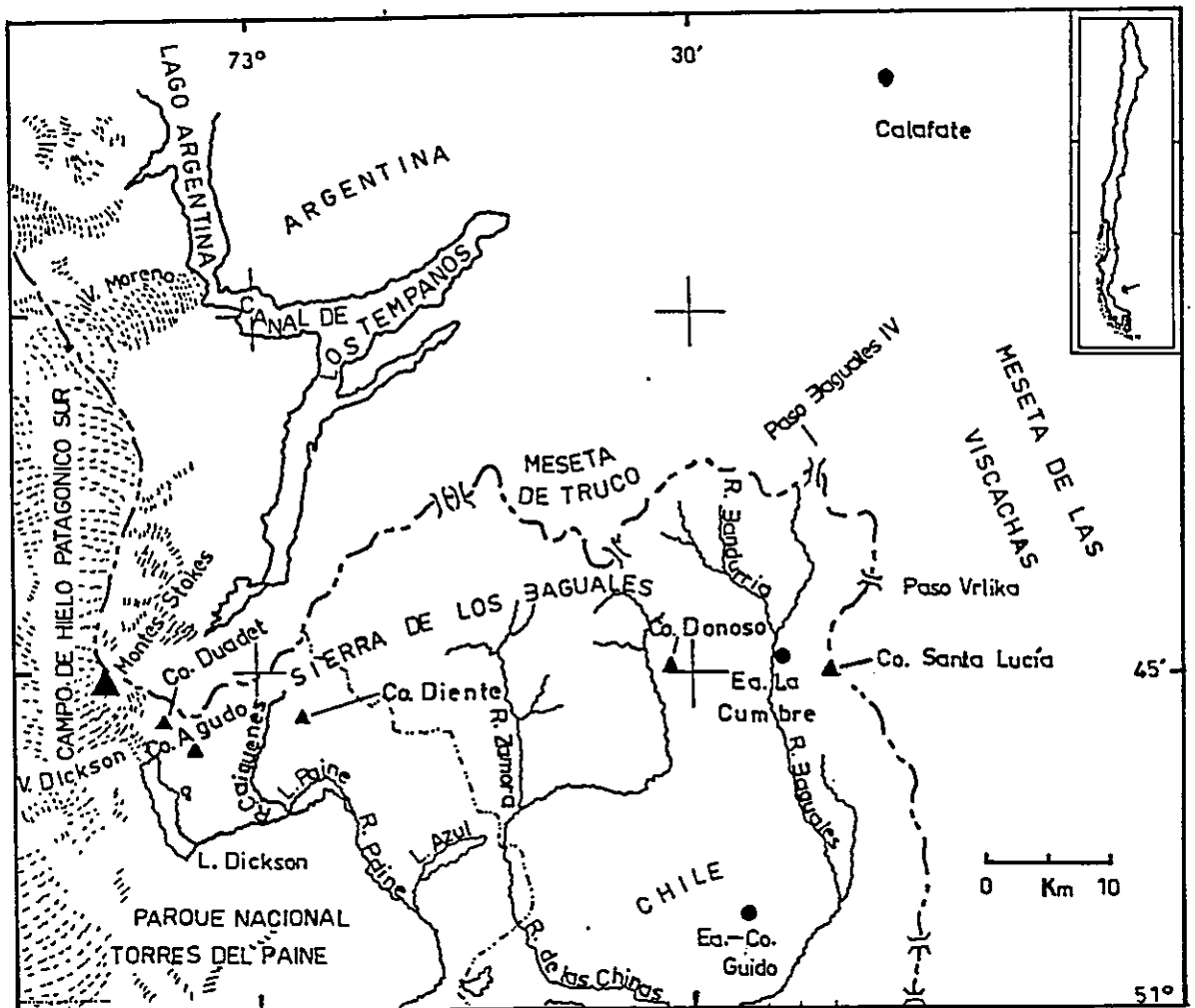


Figura II.2. Ubicación de la Sierra de Los Baguales y de las localidades específicas de estudio (Cerro Diente y Cerro Santa Lucía).



El sitio de estudio se encuentra en la estancia "La Cumbre", entre los 550 y 1650 msm, dentro del triángulo formado por la unión del Río Baguales con el Río Bandurria, el nacimiento del Río Baguales (1 km al nor-este de la Laguna Grande) y el límite entre las estancias "La Cumbre y "Las RRR". Las exposiciones dominantes generales de las laderas en el sitio de estudio son de norte a oeste. En línea recta hacia el glaciar Dickson, el Campo de Hielo Patagónico Sur está a 59 km de distancia (ver Fig. II.3 - II.8 y explicación en leyendas).

Cerro Diente ($50^{\circ}47'S$ y $72^{\circ}57'O$) está dentro del Parque Nacional Torres del Paine, frente a las Torres del Paine, a 13,5 km del borde actual del Campo de Hielo Patagónico Sur y a 45.5 km en línea recta del Cerro Santa Lucía (Fig. II.2). En la base del Cerro Diente, el valle del Río Paine y el Lago del mismo nombre están a los 100 msm, en tanto que la cumbre está a los 1338 msm.

El estudio en esta localidad se llevó a cabo en los terrenos altos de la ex-estancia Victorina y la ex-estancia Paine (en la actualidad el área de la Guardería Laguna Azul - Lago Paine del P.N. Torres de Paine), entre los 450 y 1338 msm, desde el refugio Brasil (ex-puesto del "finao" Juan Brasil y Juan Huichicán, O.Vidal com.pers.) hasta la cumbre de Cerro Diente (ver Fig. II.9 - II.13 y explicación en leyendas).

Figura II.3. Farellones de origen volcánico ubicados entre los 1300 y 1500 msm en Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales.



Figura II.4. Pequeñas lagunas ubicadas entre los 1100 y 700 msm en las laderas de Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales.



Figura II.5. Piso Subandino en Cerro Santa Lucía, dominado por Festuca gracillima.



Figura II.6. Piso Andino Inferior en Cerro Santa Lucía, con cojines y gramíneas.



Figura II.7. Piso Andino Superior en Cerro Santa Lucía. La vegetación se encuentra muy esparcida y está formada por plantas pequeñas.

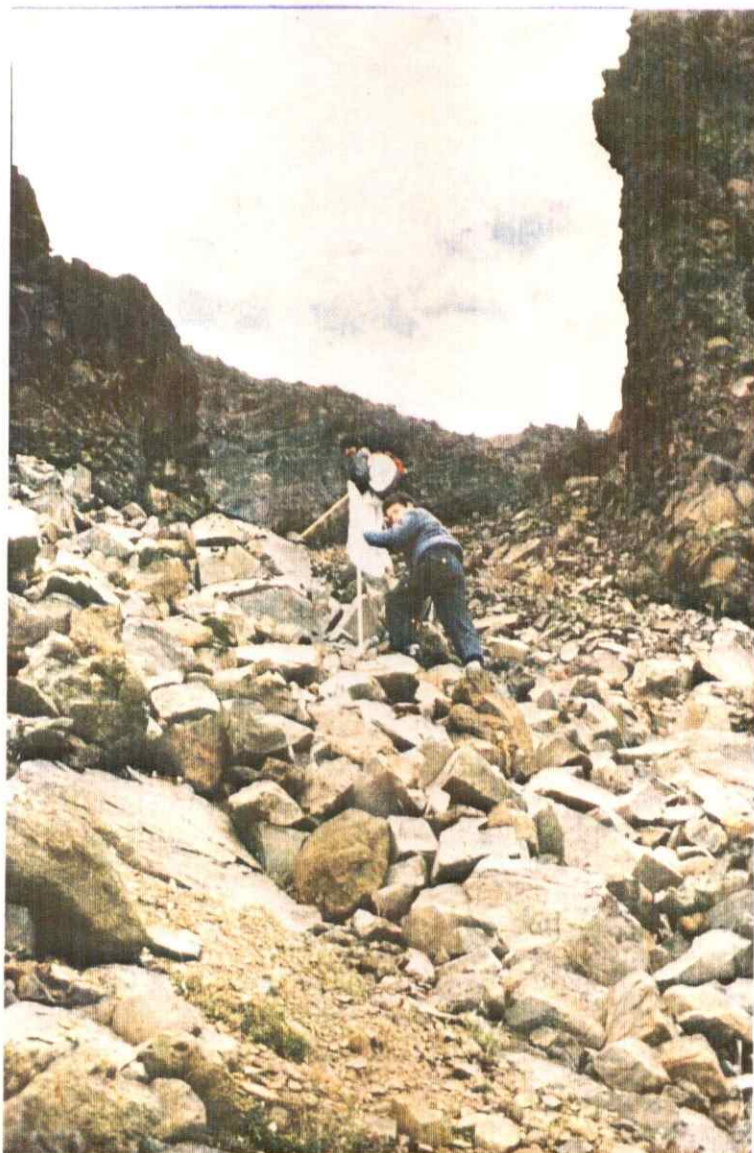


Figura II.8. Vista de las Torres del Paine y de Cerro Diente (flecha) desde la cima de Cerro Santa Lucía. 45.5 km separan a estos dos cerros.



Figura II.9. Vista al este desde Cerro Diente del Lago Paine (abajo) y del Río Paine.



Figura II.10. Vista al oeste desde la zona andina de Cerro Diente mostrando la cercanía del Campo de Hielo Patagónico Sur (arriba). También se observa el bosque de Nothofagus pumilio en el valle del Río Caiquenes, y el límite arboreo con la zona andina.



Figura II.11. Piso Subandino en Cerro Diente, con un bosque abierto de Nothofagus pumilio.

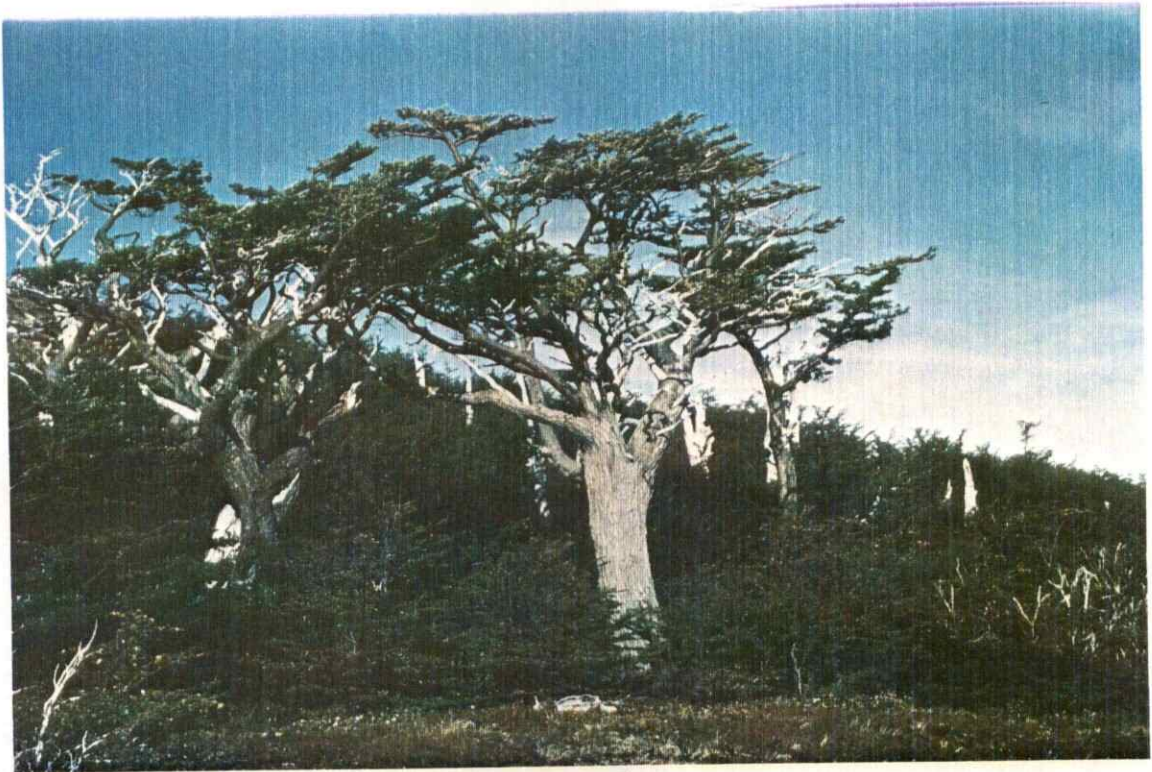


Figura II.12. Piso Andino Inferior en Cerro Diente, dominado por cojines.

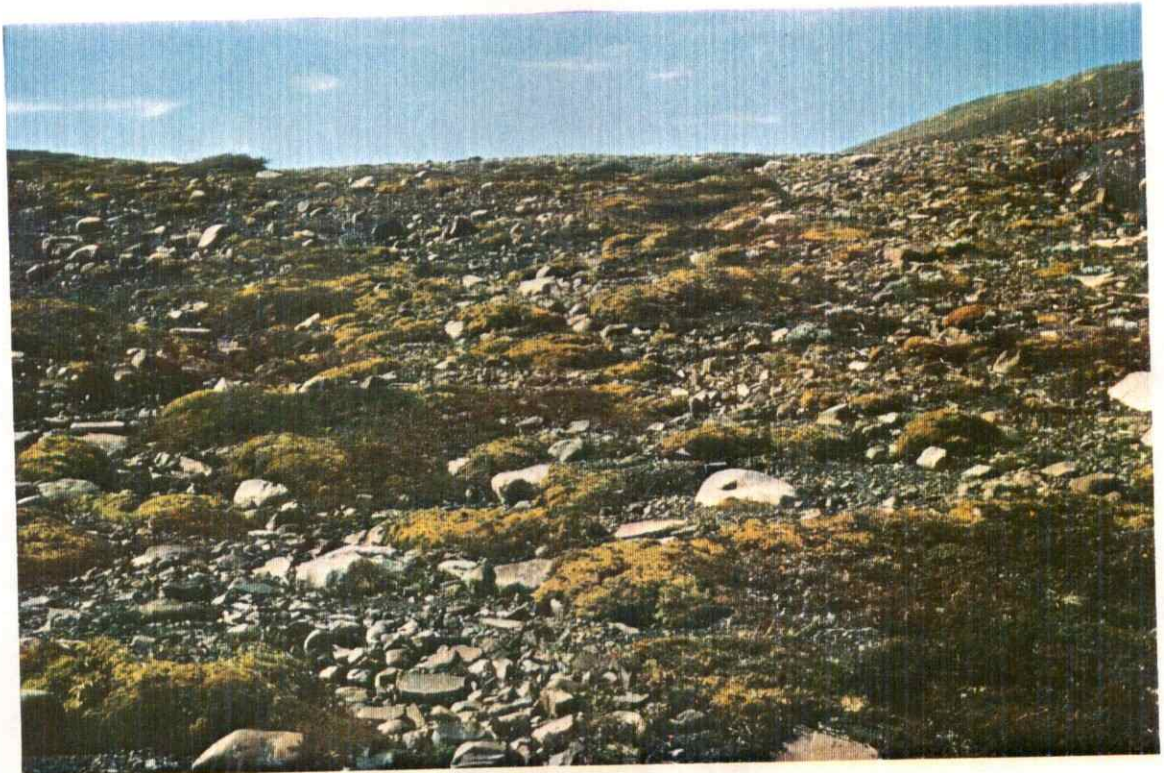


Figura II.13. Piso Andino Superior en Cerro Diente, con hierbas perennes dispersas. Pisano (1974) denomina a este tipo de ambiente desierto andino. Al fondo se ven las Torres del Paine.



II.2.- ANTECEDENTES DE LA SIERRA DE LOS BAGUALES

Historia y Vegetación: La Sierra de Los Baguales presenta evidencias de un régimen de sedimentación marina, en el Cretácico Superior, sobre terrenos de posible origen Jurásico Superior resultantes de erupciones submarinas (Pisano 1974). Estos sedimentos están representados por el batolito Meso-cenoico. A consecuencias de los plegamientos del Senoniano y, posteriormente entre fines del Jurásico y principios del Terciario, habrían emergido las actuales cordilleras patagónicas, quedando así, expuestas a la erosión. Durante el Terciario Superior se desarrolló un área volcánica en la porción este de la Sierra de Los Baguales, lo que sumado a las glaciaciones del Cuaternario, terminaron de configurar su actual geomorfología (Pisano y Dimitri 1973; Pisano 1974).

La historia florística de las distintas localidades dentro de la Sierra de Los Baguales está fuertemente influenciada por la presencia del Campo de Hielo Patagónico Sur. Esto, no sólo por la determinación de un gradiente climático (ver mas adelante), sino que además, por los efectos perturbadores del avance de los glaciares en distintas épocas, y la extinción selectiva de su flora (Arroyo et al. 1985b, 1989).

La mayor parte de la Sierra de Los Baguales se habría encontrado durante el Pleistoceno dentro de los límites del Campo de Hielo Patagónico Sur, en la actualidad el tercero más grande del mundo. Este Campo se extiende por 350 km desde los 48°20'S a los 51°30'S, y ocupa un área de 13.500 km², siendo el remanente de la gran capa de hielo que cubrió gran

parte de la Patagonia desde el Océano Pacífico al Atlántico durante el Pleistoceno (Mercer, 1967; Minato y Nishimura, 1982) (Fig. II.1).

Durante el máximo avance de la glaciación Llanquihue (aproximadamente 18.000 años A.P.), las cordilleras occidentales de la Patagonia fueron intensamente glaciadas, en tanto que las más orientales habrían estado afectadas sólo marginalmente (Hollin y Schilling 1981; Mercer 1983). Desde los 10.000 años A.P. en adelante, se produjo el retroceso glacial hasta los límites actuales del Campo de Hielo Patagónico Sur, quedando sin glaciares primero las cordilleras más orientales (Heusser 1983). A raíz de los acontecimientos post-glaciales, las cordilleras más occidentales de la Patagonia chilena se caracterizan por climas mucho más lluviosos y fríos (Pisano 1974), vientos más fuertes y substratos más inestables con suelos rudimentarios o casi inexistentes (Arroyo, datos no publ.). Basados en estos antecedentes, y sumado a la información florística, Arroyo et al. (1985b) proponen que la colonización de las áreas montañosas recién deglaciadas en las cordilleras patagónicas habría ocurrido principalmente en sentido este-oeste, a partir de biota proveniente de la estepa y las cordilleras más orientales de la Patagonia. Estos autores mostraron un fuerte empobrecimiento en el número de especies hacia las localidades más occidentales (Tabla II.1).

Recientes antecedentes de Stine y Stine (1990) sobre los cambios climáticos del último glacial y durante el Holoceno a los 49°S en la Patagonia argentina indican fuertes oscilacio-

Tabla II.1. Diversidad taxonómica en la flora vascular de algunas localidades de alta-montaña de la Sierra de Los Baguales ubicadas a distintas distancias del Campo de Hielo Patagónico Sur (C.H.P.S.). Basado en Arroyo et al. (1989).

Localidad (Ubicación)	Distancia al C.H.P.S. (km)	Número de especies	Número de familias
Cerro Daudet (50°47'S-73°04'O)	3	53	23
Cerro Agudo (50°49'S-73°03'O)	6	85	24
* Cerro Diente (50°47'S-72°57'O)	13.5	167	42
Cerro Donoso (50°44'S-72°31'O)	43.5	140	36
* Cerro Santa Lucía (50°46'S-72°21'O)	59	252	48

* = Localidad de estudio en esta tesis.

nes, con períodos más húmedos que el presente entre los 9860-7690 años A.P., y alrededor de los 5130, 2000, 1200, 800 años A.P., siendo los dos primeros los más importantes. Por otro lado, Heusser (1990) indica para los 56°S en Tierra del Fuego luego del último máximo glacial ocurrido entre los 16.000 y 14.800 años A.P., la aparición de bosques de Nothofagus a los 13.500 años A.P., un óptimo climático a los 8.000 años A.P. y un posterior enfriamiento cerca de los 4.000 años A.P., con frecuentes fluctuaciones acopladas a los sucesivos calentamientos y enfriamientos del clima en las regiones polares.

Por su ubicación, Cerro Santa Lucía fué una de las primeras zonas en quedar deglaciadas a consecuencia del calentamiento que se inició entre los 14.500 y 14.000 años A.P. El área de Cerro Diente habría estado afectada directamente por la glaciación hasta después de los 10.000 años A.P. En el presente siglo, el glaciar Dickson ha estado retrocediendo a una tasa de 17 m por año (Mercer 1967). La colonización postglacial de la zona de alta montaña de Cerro Diente habría ocurrido a partir de biota proveniente de la estepa y las cordilleras más orientales de la Patagonia, mientras que los niveles inferiores existiría aporte de una flora boscosa y especies de la cordillera de los Andes patagónicos con características más hidrófilas.

Según Pisano (1974), en la vegetación del área de la Sierra de Baguales se pueden distinguir varias asociaciones vegetacionales. Entre éstas destaca el reemplazo del matorral mesófito preandino (i.e., Escallonietum rubrum) por estepa

patagónica (i.e., subasociación Festuca gracillima-Mulinum spinosum) en las zonas bajas de la Sierra de Los Baguales al ir desde el oeste hacia el este. La asociación bosque magallánico deciduo (i.e., Nothofagetum pumilium) y su variante, la subasociación monte de Nothofagus pumilio, se encuentran en las localidades más occidentales y disminuyen paulatina-mente hacia el este siendo reemplazada por una estepa de altura de Festuca gracillima. El Cerro Donoso, situado entre los valles del Río Baguales y el Río de Las Chinas, es el límite de distribución este para los bosques de Nothofagus pumilio (Arroyo et al. 1989). Por la vertiente noreste existen grandes extensiones de bosque de Nothofagus pumilio, indicando un clima de mayor tendencia oceánica (Pisano y Dimitri 1973).

Por último, Pisano y Dimitri (1973) y, Pisano (1974) reconocen la existencia de la provincia biótica Desierto Andino en las zonas más altas de la Sierra de Los Baguales, caracterizada por la falta de árboles o arbustos altos y con una cobertura inferior al 30%. Estos autores definen cuatro secciones altitudinales: a) subandina (con bosquecillos achaparrados de Nothofagus pumilio), b) andina intermedia (con subarbustos y especies con crecimiento en cojín), c) andino desértica (con especies de unos pocos centímetros de altura), y d) andina antártica (áreas permanente glaciadas).

Clima: La franja transandina de Chile austral así como los sectores cordilleranos patagónicos presenta un clima con tendencia continental (o más bien, biológicamente continen-

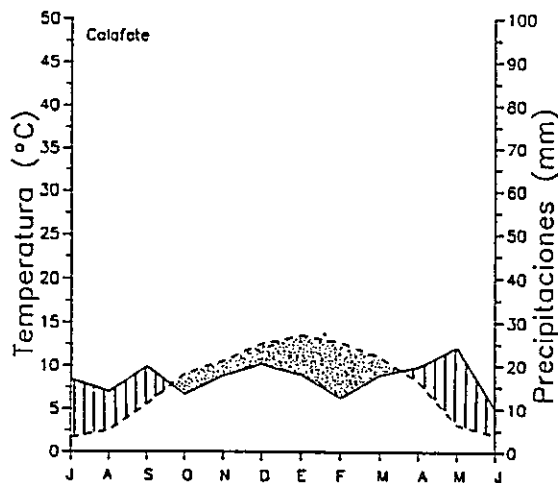
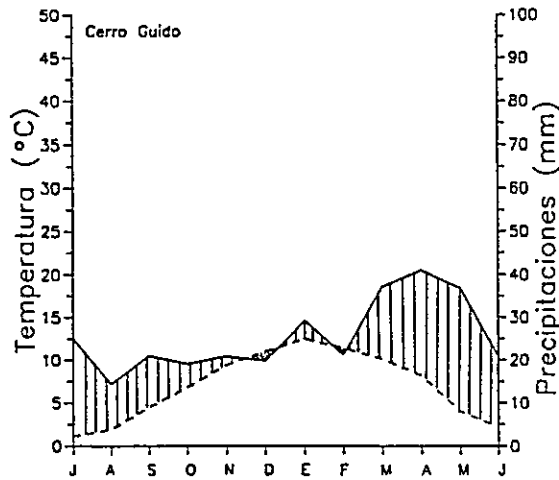
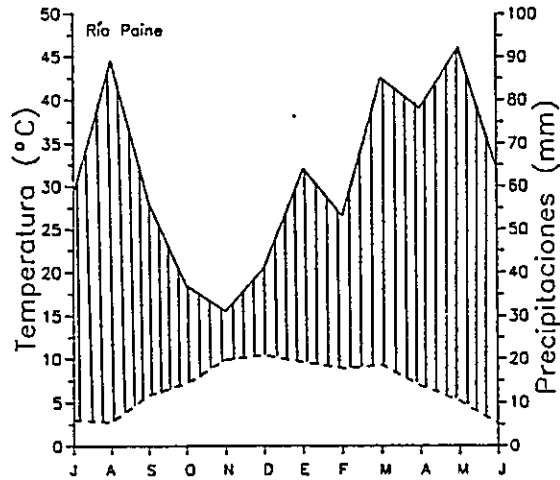
tal) (Di Castri y Hajek 1976). Estos autores definen como zona climática biológicamente continental a todo territorio extratropical que presenta fluctuaciones térmicas relativamente elevadas y un período de mayor actividad biológica en verano, independientemente del régimen pluviométrico. A diferencia de estas áreas, el resto del territorio patagónico chileno se ubica dentro de la zona climática de tendencia oceánica árida. Tanto las características térmicas como la distribución mensual de las precipitaciones (Fig. II.14, ver más adelante) y su suma anual indican que Cerro Guido ($50^{\circ}56'S$, $72^{\circ}27'O$, 131 msm) posee un tipo climático árido y con marcadas características de continentalidad (Pisano 1974). Por lo tanto, la Sierra de Los Baguales quedaría incluida en la zona climática biológicamente continental.

El fuerte gradiente en las precipitaciones desde el este al oeste se observa en la Tabla II.2. La precipitación media anual es casi 1500 mm a 15 km del Campo de Hielo Patagónico Sur y cerca de 200 mm a 65 km. Por otro lado, los climodiagramas de Calafate y Cerro Guido (Fig. II.14), muestran una marcada amplitud térmica y escasa variación en la distribución mensual de las precipitaciones mientras que Río Paine muestra menor amplitud térmica y no sólo una mayor amplitud en las precipitaciones, sino que también mayor precipitación total. Estos datos reafirman la mayor influencia continental de las localidades orientales en comparación con las localidades ubicadas más hacia el oeste con mayor influencia oceánica.

Tabla II.2. Valores de precipitación media anual para el área de la Sierra de Los Baguales, Patagonia. Datos de Pisano y Dimitri (1973), y Pisano (1974). C.H.P.S.= Campo de Hielo Patagónico Sur.

Localidad	Coordenadas	Altitud (m.s.m.)	Distancia C.H.P.S. (km)	PP (mm)
Bahía Ameghino	50°22'S-73°05'O	185	15	1499
Río Paine	51°10'S-72°58'O	46	46	748
Cerro Guido	50°56'S-72°27'O	131	50.5	306
Calafate	50°20'S-72°18'O	220	65	204

Figura II.14. Climodiagramas para las localidades de Río Paine (51°10'S, 72°58'O, 46 msm, 46 km del Campo de Hielo Patagónico Sur (CHPS)), Cerro Guido (50°56'S, 72°27'O, 131 msm, 50.5 km del CHPS), y Calafate (50°20'S, 72°18'O, 220 msm, 65.0 km del CHPS). Datos de Río Paine y Cerro Guido tomados de Pisano (1974) y de Calafate de Pisano y Dimitri (1973). Temperatura en línea discontinua y precipitación en continua.



III. METODOLOGIA

III.1.- CARACTERIZACION DEL CLIMA

Para caracterizar el grado de rigurosidad ambiental que presentan las dos localidades de estudio en la Sierra de Los Baguales, se registró la temperatura, humedad relativa, nubosidad y velocidad del viento en forma continua y/o puntual (durante los períodos de 10 minutos de observación de polinizadores), así como la frecuencia de días con lluvia durante el período de verano.

Registros continuos de variables climáticas. Las mediciones continuas de temperatura y humedad relativa del aire se obtuvieron con termohigrógrafos (Cole-Parmer) puestos en casetas meteorológicas portátiles, con la base a 1,5 m del suelo y rejilla de ventilación, instaladas en los extremos de cada gradiente altitudinal durante los dos primeros años de estudio, y en la posición inferior de cada cerro durante el tercer año del estudio.

En Cerro Santa Lucía, los registros abarcaron 50 días a los 700 msm (7 de diciembre de 1984 al 26 de enero de 1985) y 51 días a los 1150 msm (6 de diciembre de 1984 al 26 de enero de 1985); en la tercera temporada se obtuvo registros por 80 días a los 700 msm (entre 16 de Noviembre de 1986 y 3 de Febrero de 1987). En Cerro Diente los registros abarcaron 49

días a 450 msm y 38 días a 900 msm (ambos entre el 29 de Noviembre de 1985 y hasta el 16 de Enero de 1986), y 63 días a los 450 msm durante la tercera temporada (27 de Noviembre de 1986 al 7 Febrero de 1987). Adicionalmente se llevó un registro diario de presencia-ausencia de precipitación de agua y nieve durante la temporada.

A partir de los dos valores promedio de temperatura para cada cerro, se calculó la adiabática para estimar la temperatura para el punto medio de cada nivel altitudinal (Ver Capítulo IV.4).

A partir de cada valor de temperatura y humedad relativa (rangos de dos horas) se calculó el déficit de saturación atmosférica (DSA), un buen indicador del potencial de evaporación desde hojas o de la vegetación (Bannister 1986). (Ver Anexo VII.1 para detalles). Los valores de déficit de saturación atmosférica, temperatura y humedad relativa de la temporada, fueron promediados en intervalos de dos horas para obtener los cursos de variación diario de cada una de estas variables.

Registros puntuales de variables climáticas. Durante los períodos de 10 minutos de observación de polinizadores se registró la temperatura a 20 cm sobre el suelo con termómetros portátiles (escala -20° a $+50^{\circ}\text{C}$) instalados sobre una estaca. Simultáneamente, se estimó el porcentaje de nubosidad (tres categorías= cubierto, parcial, despejado) y la velocidad del viento en cuatro categorías (calma (0 a 5 mph), brisa (5 a 15 mph), viento (15 a 30 mph), ventolera (30 o más mph)), estan-

darizadas con anemómetros manuales de 0 a 70 mph (Airguide Instrument Company, Chicago, USA).

Los parámetros climáticos registrados en los períodos de 10-minutos con y sin visitas de insectos a flores fueron utilizadas para estimar la frecuencia de cada rango de temperatura, nubosidad y velocidad del viento durante la temporada.

III.2.- VEGETACION

Cuantificación de la cobertura vegetal. Para definir los límites altitudinales de los tres pisos de vegetación en las dos localidades, se determinó la cobertura absoluta de las especies. Estos datos también se emplearon para comparar los sistemas de polinización ponderados por la abundancia y, para evaluar el grado de estructuración espacial en el estudio de gremios de polinización. Se utilizó el método de intercepto \times punto (cf. Gauch 1982; Bonham 1989). En los dos gradientes altitudinales y cada 50 m de altitud, se realizaron 10 transectas, con repeticiones en las exposiciones contrastantes, registrando las especies presentes a intervalos de 50 cm.

Cada 50 a 100 m de altitud, y antes de hacer las transectas, se determinó el número de puntos mínimos a muestrear. Perpendicular a la pendiente del cerro, se colocaron 3 cintas métricas de 30 m, separadas por 50 cm entre si, cubriendo una superficie de 45 m². Usando el mismo principio que para el área mínima de superficie, se incrementó sucesivamente el equivalente en puntos de un aumento de un metro por lado ($1 * 1m = 9$ puntos, $2 * 2m = 25$ puntos, ..., $X * Xm = (2X+1)^2$ pun-

tos), y se contó el número de especies totales que interceptaban los puntos en cada "área" cubierta. El número de puntos en donde se producía un incremento menor al 5% en el número de especies respecto al "área" anterior se definió como "área mínima" (cf. Goldsmith et al. 1986). La vegetación se registró en dos estratos: bajo (0 y 1 m) y alto (> 1 m). También se contabilizó la intercepción de rocas o suelo desnudo.

Análisis de los datos vegetacionales. Se calculó el porcentaje de cobertura de tierra, roca y de cada especie de planta, a partir de la siguiente ecuación:

$$COB_i = \frac{NP_i}{NPTOT} * 100 \quad \text{Ec. III.2.1}$$

donde COB_i es la cobertura de la especie de planta i , NP_i es el número de puntos interceptados por individuos de la especie i , y $NPTOT$ es el número total de puntos del transecto.

Formas de vida. Para la definición de los límites altitudinales de los pisos de vegetación se utilizaron las categorías de forma de vida árbol (estrato alto), y árbol enano, arbusto, subarbusto, hierbas perennes cespitosas, hierbas perennes rizomatosas, hierbas perennes cojín y hierba anual (estrato inferior a 1 m).

Análisis florístico. Con la finalidad de comparar el grado de correspondencia entre el análisis fisionómico (basado en cobertura por formas de vida) con el análisis florístico en la definición de los pisos de vegetación, así como para obtener una mejor caracterización vegetacional de las dos localidades estudiadas, se realizó un análisis de ordena-

ción ("cluster") utilizando la distancia euclidiana normalizada (Whittaker 1975), y el método del promedio (UPGMA). Los valores de significancia estadística para el dendrograma se obtuvieron a partir de una metodología similar a "bootstrap" (Jaksic y Medel 1989). Suponiendo que el universo de todas las comparaciones posibles se encuentra en la matriz de distancia de la comunidad (i.e., distancia entre todos los pares de parcelas posibles), se ubicó en ésta el percentil 5%, cuyo valor de distancia se consideró como crítico en la formación de grupos.

III.3.- FENOLOGIA

Fenofases estudiadas. Se cuantificaron los patrones de yemación floral, floración y fructificación de 82 especies entre principios de Diciembre de 1984 a finales de Enero de 1985 en Cerro Santa Lucía y de 54 especies entre finales de Noviembre de 1985 y hasta finales de Enero de 1986 en Cerro Diente. Antes del comienzo de la temporada de floración de cada localidad y en estaciones que cubrían todo el gradiente altitudinal, se marcó un mínimo de 10 individuos por especie (cf. Pleasant 1980, Arroyo et al. 1981). A partir de la fecha de marcaje, se registró cada 10 días la fenofase reproductiva en que se encontraba cada individuo (yemación, floración, fructificación) y se contó el número de flores abiertas.

Para la yemación floral y fructificación se calculó el porcentaje de individuos de la especie que se encontraban en la fenofase en cada fecha. Se calculó para cada individuo la

proporción de flores abiertas en cada fecha respecto al total de flores producidas, y luego se obtuvo el promedio por especie. Para obtener una estimación comunitaria y/o por nivel altitudinal de la abundancia temporal de cada una de las fenofases estudiadas, se calculó el promedio por fecha de todas las especies.

Longevidad floral. En cada localidad (Enero de 1985 en Cerro Santa Lucía y Diciembre de 1986 en Cerro Diente) se marcaron alrededor de 10 yemas florales en varios individuos de 50 especies en Cerro Santa Lucía y 17 en Cerro Diente. En el caso de las compuestas se siguió la longevidad del capítulo. Las especies marcadas estaban distribuidas en los tres niveles altitudinales, excepto en el nivel superior de Cerro Diente. Se registró diariamente el estado de desarrollo de cada una de las flores marcadas desde la preantésis hasta su senescencia.

Se calculó la media de los valores promedio de longevidad floral, incluyendo y excluyendo las especies de Compositae, y se compararon entre sitios mediante un test no-paramétrico (Kruskal-Wallis test, Sokal y Rohlf 1981).

Los valores de longevidad de las 6 especies compartidas entre las dos localidades patagónicas, se correlacionaron con el promedio de la temperatura diaria del lugar en que estuvieron abiertas. La regresión se utilizó para estimar la longevidad floral promedio a cada nivel altitudinal.

III.4.- POLINIZACION

Actividad de Insectos Antófilos. La actividad de los insectos antófilos fue muestreada durante el período de floración, entre el 5 de Diciembre de 1984 y el 26 de Enero de 1985 en 35 días independientes en Cerro Santa Lucía y, entre el 29 de Noviembre de 1985 y el 16 de Enero de 1986 en 21 días en Cerro Diente, utilizando el método de Arroyo et al. (1982, 1985a). Este método ha sido adoptado en estudios semejantes en otras comunidades (p.e., McCall 1986; Inouye y Pyke 1988). En períodos fijos de 10 minutos de duración, realizados en una caminata aleatoria en toda el área de estudio, se observaron plantas que se encontraban en flor. El muestreo se realizó entre las 8:00 y las 20:00 hrs en forma continuada.

En cada período de 10 minutos, se contó el número total de flores por especie dentro de un área de 2 m² aproximadamente. Se identificaron todos los insectos antófilos que visitaban flores dentro del período de 10 minutos y se registró el número total de flores y plantas visitadas. Para identificar los insectos se colectaron algunos individuos con una malla entomológica. En total, se realizaron 2918 y 2275 períodos de observación de 10 minutos en 102 y 72 especies de plantas no anemofílicas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, respectivamente. Se llevó un registro adicional de las visitas observadas fuera del período de 10 minutos. Estas observaciones "extras" se usaron para completar la información sobre los polinizadores de cada especie de planta. Los insectos colectados fueron determinados por los especialistas en

el país.

Espectros de polinización: A partir de los datos obtenidos del muestreo de polinizadores, se calculó la importancia relativa de cada especie de insecto antófilo en las observaciones de 10 minutos para una especie de planta en un nivel altitudinal y localidad.

Los espectros de polinización fueron definidos empleando dos criterios: a) el orden de insecto visitante más importante, aquel que era responsable de la mayor proporción de visitas a cada especie de planta en cada nivel altitudinal y/o comunidad, y b) los ordenes de insectos visitantes significativos, aquellos que contribuyen con un 10% o más de las visitas a la especie de planta en un nivel altitudinal y/o comunidad (cf. Arroyo et al. 1982). Las especies de plantas que fueron observadas menos de 3 veces fueron eliminadas del análisis.

Tasa de visita floral: A partir de las observaciones de 10 minutos se calcularon tasas de visita floral comunitaria para cada nivel altitudinal, y bajo diferentes condiciones microclimáticas. Se calculó esta tasa tanto para los ordenes de insectos por separado como para el total (cf. Arroyo et al. 1985a), mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Tasa de visita (ij)} = \frac{\text{NVTOT}(ij)}{\text{NFLTOT}(j) * 10} * 100 \quad \text{Ec. III.4.1}$$

donde Tasa de visita (ij) es la proporción de flores visitadas durante un período de 10 minutos de observación por insectos del orden i a la especie de planta j, NVTOT(ij) es el

número de flores de la especie j visitadas por insectos del orden i durante el período, y $NFLTOT(j)$ es el número total de flores abiertas observadas de la especie j en el período.

Las tasas de visita para cada nivel altitudinal fueron corregidas incorporando los días con lluvia. En estos días no se realizaron observaciones de 10-minutos dado que la actividad de visita a flores era prácticamente nula. Conociendo la relación de días "buenos" y días con lluvia, el número total de días "buenos" con observaciones, y el número promedio de 10 minutos de observación realizados por día en cada nivel altitudinal, se re-estimaron las tasas de visita. Dado que las tasas de visita no tienen una distribución normal, para sus comparaciones se utilizaron test estadísticos no-paramétricos (p.e., "Kruskal-Wallis", "Mann-Whitney U-test", "Wilcoxon", Sokal y Rohlf 1981).

Probabilidad relativa de polinización. Para que la tasa de visita a flores por parte de los insectos antófilos sea un estimador realista de la probabilidad relativa de polinización, los valores fueron ponderados por la longevidad floral (cf. Arroyo et al. 1985a).

Similitud en los polinizadores: Con el propósito de determinar si la similitud en los polinizadores entre las especies era explicada por el azar se generó un modelo nulo, calculando las similitudes de 200 pares de especies eligidas al azar de las dos localidades, utilizando el índice de similitud de Colwell y Futuyma (1971):

$$S_{i,j} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{k=1}^n |P_{i,k} - P_{j,k}| \quad \text{Ec. III.4.2}$$

donde $S_{i,j}$ es el valor de similitud entre la especie i y la especie j , $P_{i,k}$ es la proporción de visitas realizadas por insectos del orden k a la especie i , $P_{j,k}$ es la proporción de visitas realizadas por insectos del orden k a la especie j .

Para cada especie presente en los dos cerros, se determinó si la similitud en los espectros de polinización era mayor, igual o menor a la predicha por el modelo nulo (test de dos colas, $\alpha = 0,05$).

Carga polínica. Para definir los gremios de polinización basados en mariposas diurnas se capturaron con mallas entomológicas individuos inmediatamente después de ser observados visitando flores. Cada individuo fue guardado en un sobre de papel diamante. Se cuantificó la cantidad y tipo de granos de polen que transportaban en el momento de su captura, utilizando variantes de dos metodologías ya descritas en la literatura: i) observación por microscopía de barrido y, ii) observación por microscopía óptica (ver Anexo VII.2 para detalles).

Para determinar la diversidad de especies de plantas visitadas por cada individuo o especie de mariposa se utilizó el índice de diversidad H' de Shannon-Wiener:

$$H'_{j,i} = -\sum_{i=1}^n (P_{i,j} \ln P_{i,j}) \quad \text{Ec. III.4.3}$$

donde, $P_{i,j}$ es la proporción de polen de la especie de planta i en el individuo (o especie) de mariposa j .

Definición de los gremios. Se definieron gremios de polinización, a partir de la información proveniente de la polinización general y/o de carga polínica, utilizando dos criterios: gremio de recurso uniespecífico y gremio de recurso multiespecífico. Se entiende por gremio de polinización de recurso uniespecífico a un conjunto de especies de plantas que utilizan el recurso servicio de polinización proporcionado por una especie de insecto antófilo determinada. Los gremios de recurso multiespecíficos son las especies de plantas que utilizan el servicio de polinización proporcionado por un conjunto de insectos. Para los gremios de recurso uniespecífico sólo se consideraron las especies visitadas por lepidópteros diurnos, dada la importancia de este grupo de insectos como polinizadores en las cordilleras patagónicas. Para definir estos gremios se usaron los criterios de interacción: visitante más importante y visitante significativo (ver antes). Los gremios de recurso multiespecífico se obtuvieron por análisis de ordenación e incluye a todos los insectos visitantes. Para ésto se empleó un análisis de DECORANA ("Detrended Correspondence Analysis") del espacio de interacciones planta - polinizador, y un posterior análisis de clasificación ("TWINSpan") para separar los grupos de organismos con mayor similitud de interacciones (Mohler 1987).

Estructura de los gremios. Se analizó el grado de estructuración temporal de cada gremio de polinización utilizando dos técnicas: a) gremio vs modelo nulo: se comparó la similitud promedio en los períodos de floración de pares de

especies de plantas pertenecientes a un gremio con la similitud promedio esperada según un modelo nulo. Este modelo nulo ubica aleatoriamente el período de floración de cada especie del gremio dentro del período de floración. De la misma forma se trató todo el conjunto de especies del nivel altitudinal en cada localidad. b) gremio vs no-gremio: se comparó la similitud promedio en los períodos de floración de pares de especies pertenecientes a un gremio, con la similitud promedio de un grupo equivalente de pares de especies seleccionadas aleatoriamente de la comunidad y que no cumplen con la condición de pertenecer al mismo gremio. Para las dos técnicas, se generó la distribución de los valores esperados para cada conjunto de especies en base a 200 simulaciones. Para estimar la similitud se utilizó el índice de Colwell y Futuyama (1971) (Ec. III.4.2). Se definió segregación o agrupación temporal estadísticamente significativa si las superposiciones promedio en los períodos de floración del grupo de especies son inferiores o superiores a lo esperado por cada técnica, respectivamente. Los valores críticos corresponden al percentil 2,5% y 97,5%.

La primera técnica ha sido empleada previamente en la literatura con el mismo propósito (p.e., Parrish y Bazzaz 1979; Pleasants 1980), sin embargo en esos casos, no se contestó si el patrón observado en un gremio seguía la misma tendencia de la comunidad en donde no estaba operando el efecto estudiado. Este último punto queda resuelto con la segunda técnica, la que además, tiene la ventaja conceptual de

no suponer a priori desplazamientos temporales de los periodos de floración. La comparación de los resultados obtenidos por estas dos técnicas podrían permitir diferenciar entre respuestas co-evolutivas y selección ecológica de especies (encaje).

El grado de segregación espacial entre pares de especies se estimó utilizando la ecuación III.4.2, donde $S_{i,j}$ es la similitud en el uso del hábitat entre la especie i y la especie j , $P_{i,k}$ es la cobertura relativa de la especie i en la muestra k y $P_{j,k}$ es la cobertura relativa de la especie j en la muestra k . Se determinó la relación entre la similitud en los polinizadores de pares de especies y el grado de segregación espacial, temporal y la interacción (i.e., temporal * espacial) a través de un análisis de correlación.

Para determinar el grado de diferenciación morfológica dentro de un gremio se cuantificaron, en 64 especies de plantas, 6 caracteres florales relacionados con la atracción y exclusión de insectos antófilos. Para evaluar la similitud morfológica de las especies pertenecientes a un gremio de polinización se utilizó la técnica gremio-no gremio descrita para la floración. Para calcular la similitud morfológica de un par de especies ($SI_{i,j}$), se utilizó el índice de Sorensen (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974):

$$SI_{i,j} = \frac{2c}{a + b} \quad \text{Ec. III.4.4}$$

donde: a y b son el número total de caracteres presentes en las especies i y j , respectivamente y, c es el número de ca-

racteres comunes a ambas especies.

III.5.- RELACION ENTRE DENSIDAD FLORAL Y FECUNDIDAD

Se evaluó la producción natural de frutos (y semillas) en seis especies pertenecientes a los gremios estudiados bajo distintas densidades florales. Los muestreos se realizaron en las dos localidades entre el 20 de Noviembre de 1986 y 26 de Enero de 1987.

Dentro de cada una de 33 parcelas de 3 * 3 m ubicadas entre los niveles I y II de ambas localidades, se marcaron todos los individuos de las especies estudiadas. Cada 15 a 20 días, se contabilizó el número de flores abiertas de cada especie y se marcaron hasta 100 flores por especie a las que se le siguió su fructificación en los restantes muestreos fenológicos. Al final de la estación, se colectaron todos los frutos y se contabilizó bajo lupa el número de semillas formadas.

III.6.- SIMULACION DE INTERFERENCIA COMPETITIVA

Al comienzo de la temporada 1986-87 se taparon con mallas plásticas verdes (tamíz de 1 * 1 mm) individuos o grupos de individuos de las especies miembros de gremios de polinización seleccionados que se encontraban a la fecha en la fenofase de yemación floral. A mitad de la temporada, cuando supuestamente las condiciones climáticas eran las óptimas para la polinización, se realizaron una serie de cruzamientos experimentales: i) polinización parcialmente interespecífica:

flores polinizadas con mezclas de polen proveniente de la especie más polen proveniente de otra especie del gremio. Las mezclas se realizaron dentro de tubos Eppendorf limpios, y para todas las replicas se utilizó polen proveniente del mismo tubo y, ii) polinización intraespecífica: flores que fueron polinizadas con polen proveniente de varios individuos de la misma especie, alejados a más de 15 m del lugar. Las plantas fueron tapadas con malla una vez que se polinizó las flores. A fines de la temporada se colectaron los frutos formados y se contaron los abortados.

IV. RESULTADOS

IV.1.- EL CLIMA DE CERRO DIENTE Y CERRO SANTA LUCIA

Durante el verano de 1984-1985 en Cerro Santa Lucía y de 1985-1986 en Cerro Diente, a una altura equivalente, la temperatura diaria ($T^{\circ}d$) promedio de verano fue inferior en Cerro Diente y existió cuatro veces más días con lluvia relativo a Santa Lucía (Tabla IV.1.1). Los coeficientes de variación de la $T^{\circ}d$ fueron mayores en Cerro Diente y a mayores alturas, mientras que los de la HRd fueron levemente superiores en Cerro Santa Lucía. En Cerro Diente, durante los días sin lluvia, las condiciones de sol fueron 15% más frecuentes y las velocidades de viento mayores a 15 mph fueron 20% más comunes. La tasa de disminución de la $T^{\circ}d$ promedio con la altitud de Cerro Diente fue un 70% de la de Cerro Santa Lucía. En el anexo VII.3 se encuentra la variación diaria dentro de los cursos estacionales de $T^{\circ}d$ y humedad relativa diaria (HRd) de cada temporada y nivel altitudinal.

La temperatura mínima y humedad relativa máxima ocurrieron, en promedio, a las 5:00 hrs en todas las situaciones analizadas mientras que la temperatura máxima y HR mínima a

Tabla IV.1.1.- Condiciones climáticas generales para Cerro Diente (*) y de Cerro Santa Lucía (*). Se indican los promedios de temperatura (T°d) y humedad relativa media diaria de verano (HRd). C.V.= Coeficiente de variación. ±Var=varianza.

	Cerro Diente		Cerro Santa Lucía	
	450 msm	900 msm	700 msm	1150 msm
T°d (±Var)	8,3°C (10,4)	5,3°C (17,6)	12,6°C (8,3)	8,3°C (13,2)
C.V.	38,75%	79,62%	22,85%	43,87%
HRd (±Var)	60,6% (77,4)	67,1% (115,0)	64,4% (119,5)	71,7% (148,1)
C.V.	14,51%	15,99%	16,99%	16,98%
Tasa de Cambio de T°d con la altitud	-0,68°C/100m		-0,96°C/100m	
% días con lluvia (número de días)	38,8% (19)		11,3% (6)	
En días sin lluvia:				
Probabilidad de Sol (#)	66,6% (1500)		56,7% (1646)	
Probabilidad de Vientos menor a 15 mph (#)	61,9% (1669)		74,8% (2144)	

* = 7 de diciembre de 1984 al 16 de febrero de 1985.

** = 29 de noviembre de 1985 al 9 de febrero de 1986.

= Calculado como el porcentaje de períodos de observación de 10 minutos que se hicieron con sol o con velocidades del viento menores a 15 mph. El valor en paréntesis indica, para cada caso, el número de períodos de 10 minutos.

las 15:00 hrs (Fig. IV.1.1 y IV.1.2). La diferencia de temperatura mínima entre las dos estaciones climáticas de ambos cerros fue cerca de 3°C , mientras que las máximas diferieron en cerca de 4° y 5°C en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, respectivamente. Las HR mínimas y máximas en ambos cerros fueron levemente más bajas (entre 4 y 9,5%) en las estaciones meteorológicas inferiores que en las ubicadas a mayor altitud.

Al comparar el piso subandino de vegetación entre Cerro Diente y Cerro Santa Lucía durante un misma temporada (verano de 1986-87), no se encontraron diferencias significativas entre las $T^{\circ}\text{d}$ promedios ni en las HRd promedio (Tabla IV.1.2). Para la actividad de los polinizadores, las condiciones climáticas diurnas son más relevantes. Las temperaturas mínimas durante los períodos de actividad de los insectos antófilos son prácticamente iguales en los dos cerros. Sin embargo las temperaturas máximas durante el día fueron significativamente mayores en casi 2°C en Cerro Santa Lucía relativo a Cerro Diente. Del mismo modo, la HR mínima que ocurrió cerca de las 15:00 hrs, fue significativamente más baja en Cerro Santa Lucía relativo a Cerro Diente (Fig. IV.1.1 y IV.1.2, Tabla IV.1.2).

El curso diario promedio del déficit de saturación atmosférica para las dos localidades estudiadas mostró los valores menos negativos durante la noche y hasta las 8:00 hrs, mientras que los valores más negativos ocurrieron entre las 14:00 y 16:00 hrs (Fig. IV.1.3).

Tabla IV.1.2.- Temperatura ($T^{\circ}d$) y humedad relativa media diaria (HRd) del período comprendido entre el 28 de Noviembre de 1986 y 3 de Febrero de 1987 en dos estaciones instaladas en el piso subandino de vegetación en Cerro Diente (450 msm) y en Cerro Santa Lucía (900 msm). En paréntesis se indica la varianza. * = temperatura máxima, HR mínima y déficit de saturación atmosférica mínimo diurno.

	Cerro Diente	Cerro Santa Lucía
$T^{\circ}d$	9,1°C ($\pm 6,3$)	9,5°C ($\pm 8,9$)
C.V.	27,45%	31,46%
HRd	65,9% ($\pm 113,4$)	63,2% ($\pm 100,6$)
C.V.	16,16%	15,88%
T máx (*)	11,4°C ($\pm 10,4$)	13,3°C ($\pm 15,8$)
HR mín (*)	59,0% ($\pm 160,0$)	52,3% ($\pm 234,9$)
DSA mín (*)	-527,7Pa (± 45157)	-704,4Pa (± 130587)

Comparaciones entre los dos cerros:

$T^{\circ}d$: $t_s = 0,85$, $P > 0,05$; HRd: $t_s = 1,56$, $P > 0,05$; T máx: $t_s = 3,10$, $P < 0,01$; HR mín: $t_s = 2,75$, $P < 0,01$; DSA mín: $t_s = 3,50$, $P < 0,01$; t-test).

Figura IV.1.1: Curso diario promedio de temperatura y humedad relativa durante el verano de 1985 - 1986 y 1986 - 1987 en Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Cuadrado = 450 msm, triángulo = 900 msm. La barra indica un error estándar de la media.

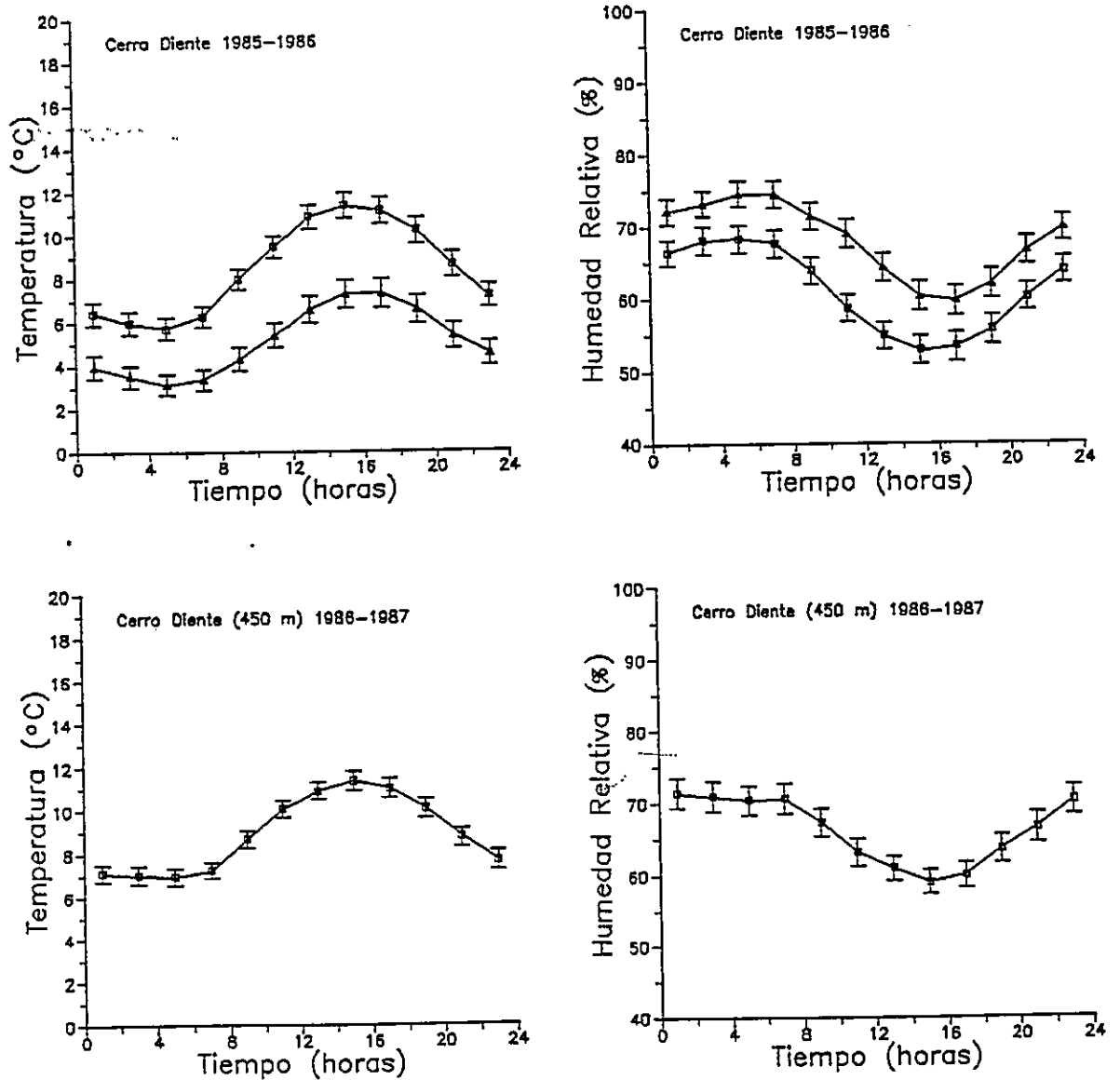


Figura IV.1.2: Curso diario promedio de temperatura y humedad relativa durante el verano de 1985 - 1986 y 1986 - 1987 en Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Cuadrado = 700 msm, triángulo = 1150 msm. La barra indica un error estándar de la media.

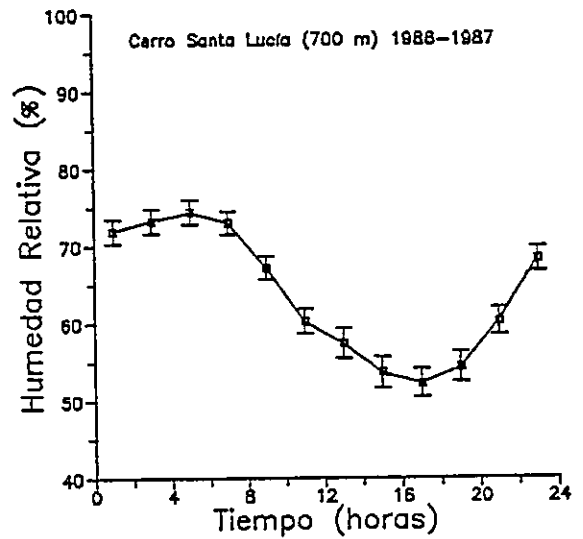
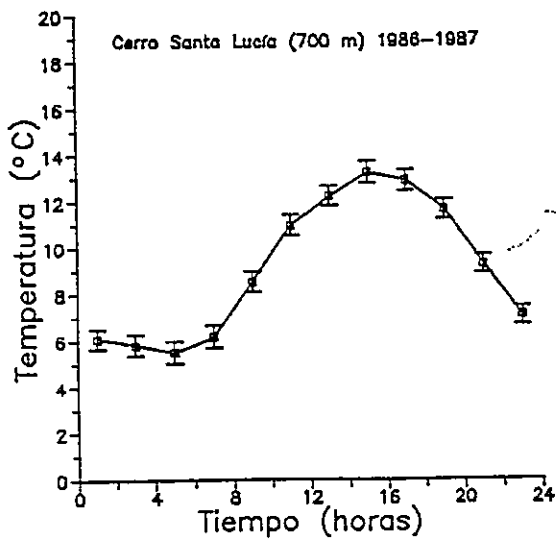
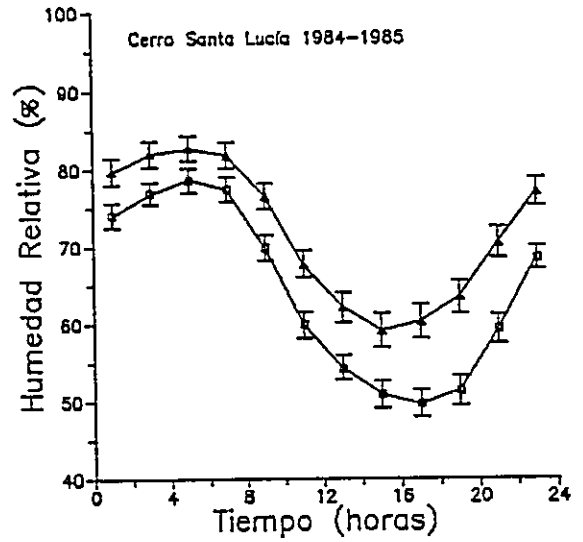
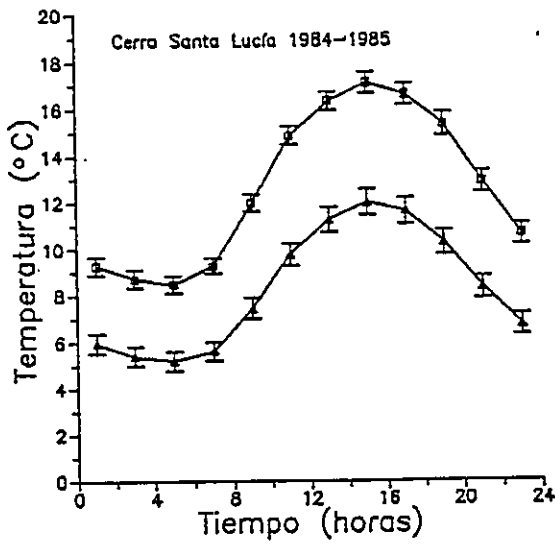
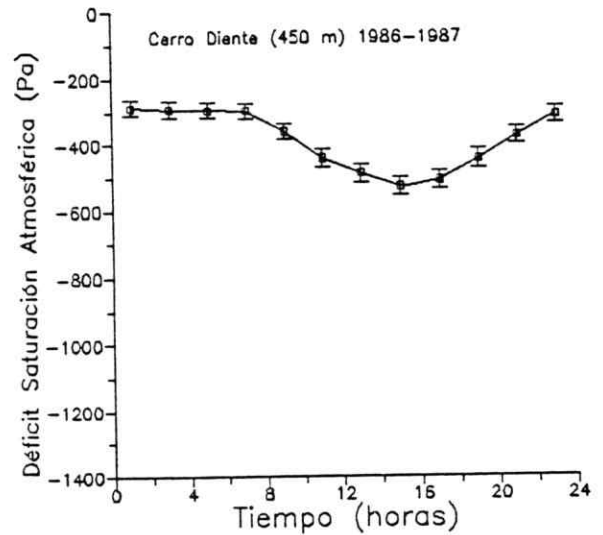
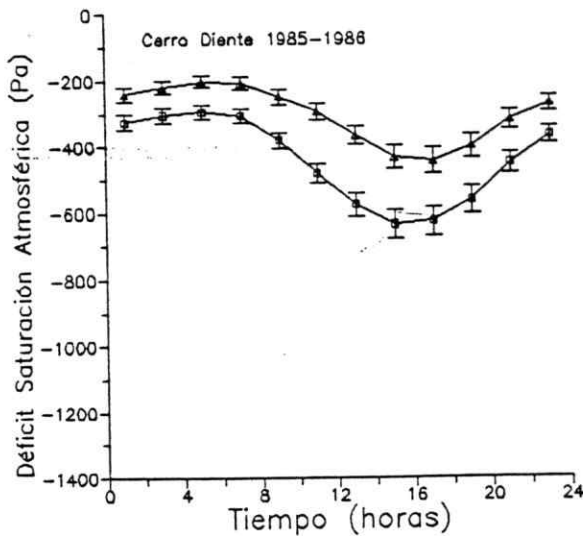
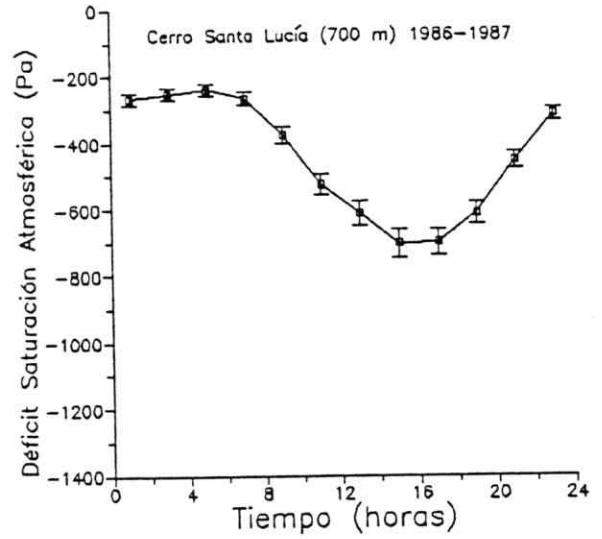
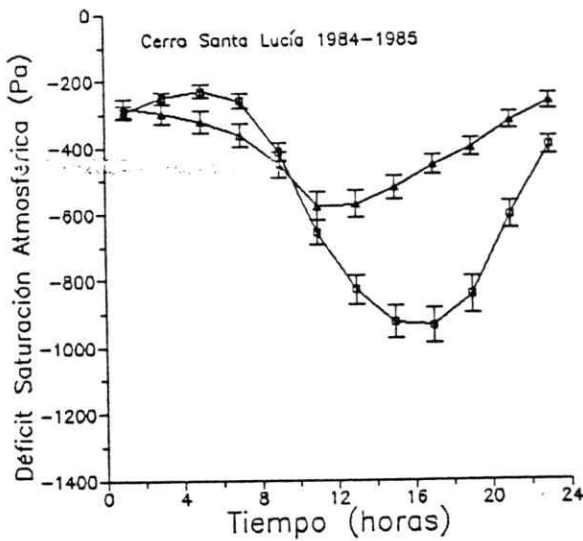


Figura IV.1.3 Curso diario promedio del déficit de saturación atmosférica de verano durante las temporadas de muestreo en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Cuadrado = 450 msm, triángulo = 900 msm. La barra indica un error estándar de la media.



En Cerro Santa Lucía, los valores de déficit hídrico mínimos fueron 50,9 Pa más altos y los máximos 359,5 Pa más bajos a los 700 msm comparado con los 1150 msm, respectivamente, mientras que en Cerro Diente los valores mínimos y máximos fueron siempre mayores a los 450 msm respecto a los 900 msm (92,4 y 190,1 Pa, respectivamente). Al comparar los cursos diarios de déficit de saturación atmosférica registrados durante la temporada 1986-87, Cerro Santa Lucía tuvo una mínima 49,7 Pa más alta y una máxima 176,7 Pa más baja respecto a Cerro Diente. Estos resultados sugieren un mayor déficit hídrico a menores alturas y en Cerro Santa Lucía, aún al comparar un piso homólogo de vegetación.

A una misma temperatura, Cerro Santa Lucía presentó valores de déficit de saturación atmosférica más negativos y mayores diferencias entre la mínima y máxima de la temperatura y del déficit de saturación atmosférica que Cerro Diente (comparar Fig. IV.1.1 con IV.1.3). Estos mismos patrones se dan si comparamos las estaciones meteorológicas inferiores con las superiores de cada cerro.

IV.1.1.- Discusión y Conclusiones del Clima.

Los resultados de clima concuerdan con Pisano (1974) respecto a un aumento de continentalidad hacia el este de la Sierra de Los Baquales. La menor tasa de disminución de la temperatura con la altitud, el mayor número de días con lluvia y los valores menos negativos de déficit de saturación atmosférica indican que el clima de Cerro Diente es menos

continental que Cerro Santa Lucía. El clima de verano de Cerro Diente es más inestable relativo al de Cerro Santa Lucía. Esto se refleja en la mayor ocurrencia de días con lluvia y tormentas de agua y/o nieve, T°d más fluctuante, así como temperaturas máximas menores durante el día en Cerro Diente. Estos mismos patrones se repiten cuando comparamos las altitudes superiores con los inferiores en cada cerro.

IV.2.- VEGETACION

En el presente capítulo se definen los límites altitudinales de los pisos de vegetación y se comparan las abundancias de la vegetación en los dos gradientes (Fig. IV.2.1 y IV.2.2).

IV.2.1.- Vegetación de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía.

En Cerro Diente, la cobertura absoluta de la vegetación entre los 500 y 700 msm fue superior al 70% y por sobre los 900 msm bajó a menos del 10% (Fig. IV.2.3). El límite altitudinal de la vegetación en este cerro se encontró a los 1350 msm. La superficie desprovista de vegetación incrementó con la altitud, pero mientras en el extremo inferior estaba representada por suelo, por sobre los 900 msm la superficie cubierta por rocas aumentó paulatinamente con la altura para llegar a valores cercanos al 100% a los 1350 msm. Tendencias similares se encontraron en Cerro Santa Lucía (Fig. IV.2.3), salvo que la cobertura de la parte inferior del transecto se mantuvo alta hasta los 1000 msm, y fue cerca del 15% hasta los 1600 msm. La cobertura de suelo desnudo se mantiene alrededor del 35% en todo el gradiente altitudinal (rango 10-60%), mientras que la cobertura de rocas se mantuvo cerca del 5% hasta los 1000 msm e incrementó a valores cercanos del 40%

Figura IV.2.1 Esquema topográfico del sitio de estudio en Cerro Diente. Se indican los límites altitudinales de los pisos de vegetación y el límite superior para las especies con forma de vida hierba perenne cojín (---), arbórea (— — —), y árbol enano (•••••). Las flechas indican las exposiciones promedio de las parcelas dentro de cada rango de 50 m de altitud.

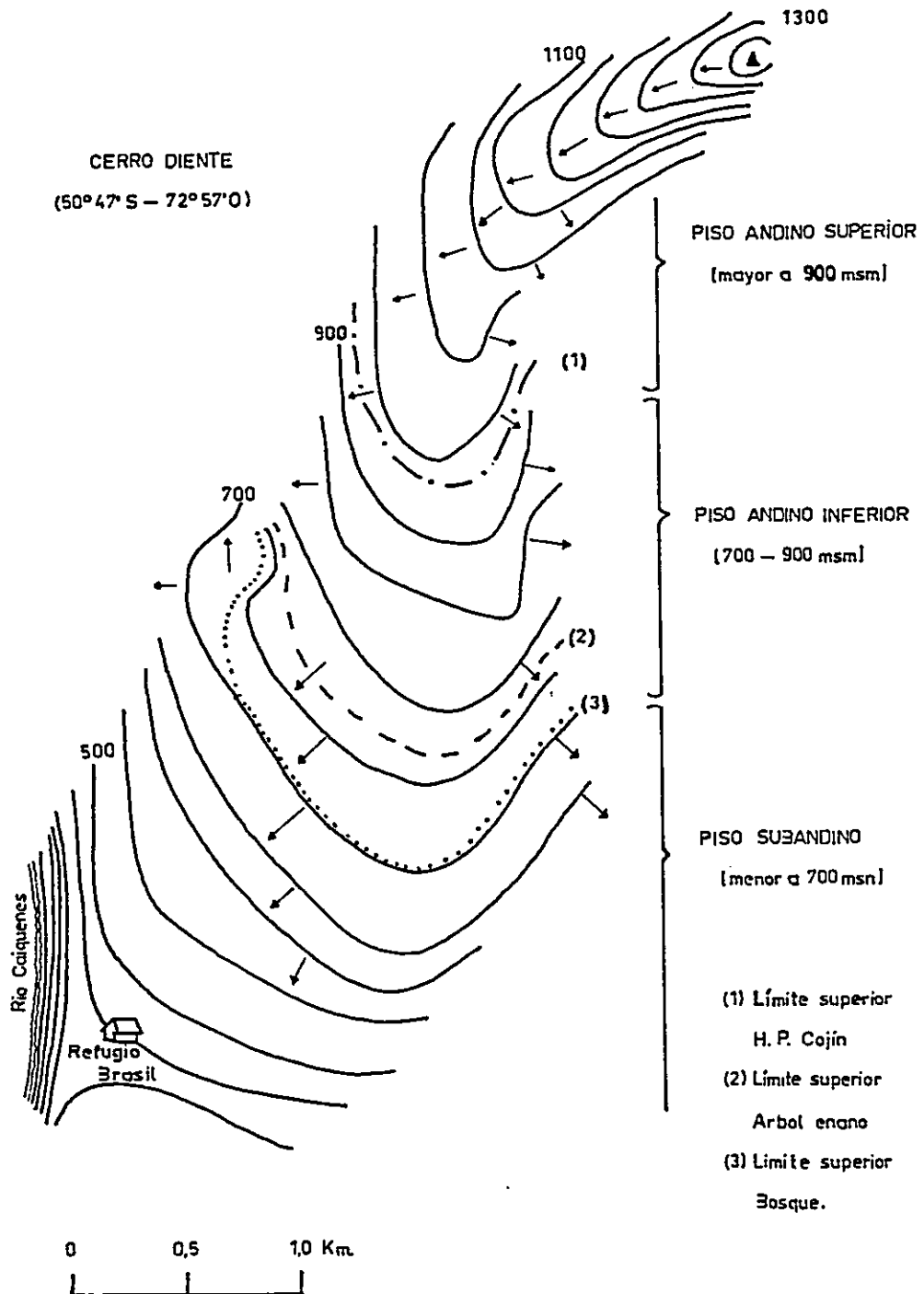


Figura IV.2.2. Esquema topográfico del sitio de estudio en Cerro Santa Lucía. Se indican los límites altitudinales de los pisos de vegetación, el límite superior (- · - · -) e inferior (· · · · ·) para especies con forma de vida hierba perenne cojín, y el superior para *Festuca gracillima* (— — —). Las flechas indican las exposiciones promedio de las parcelas dentro de cada rango de 50 m de altitud.

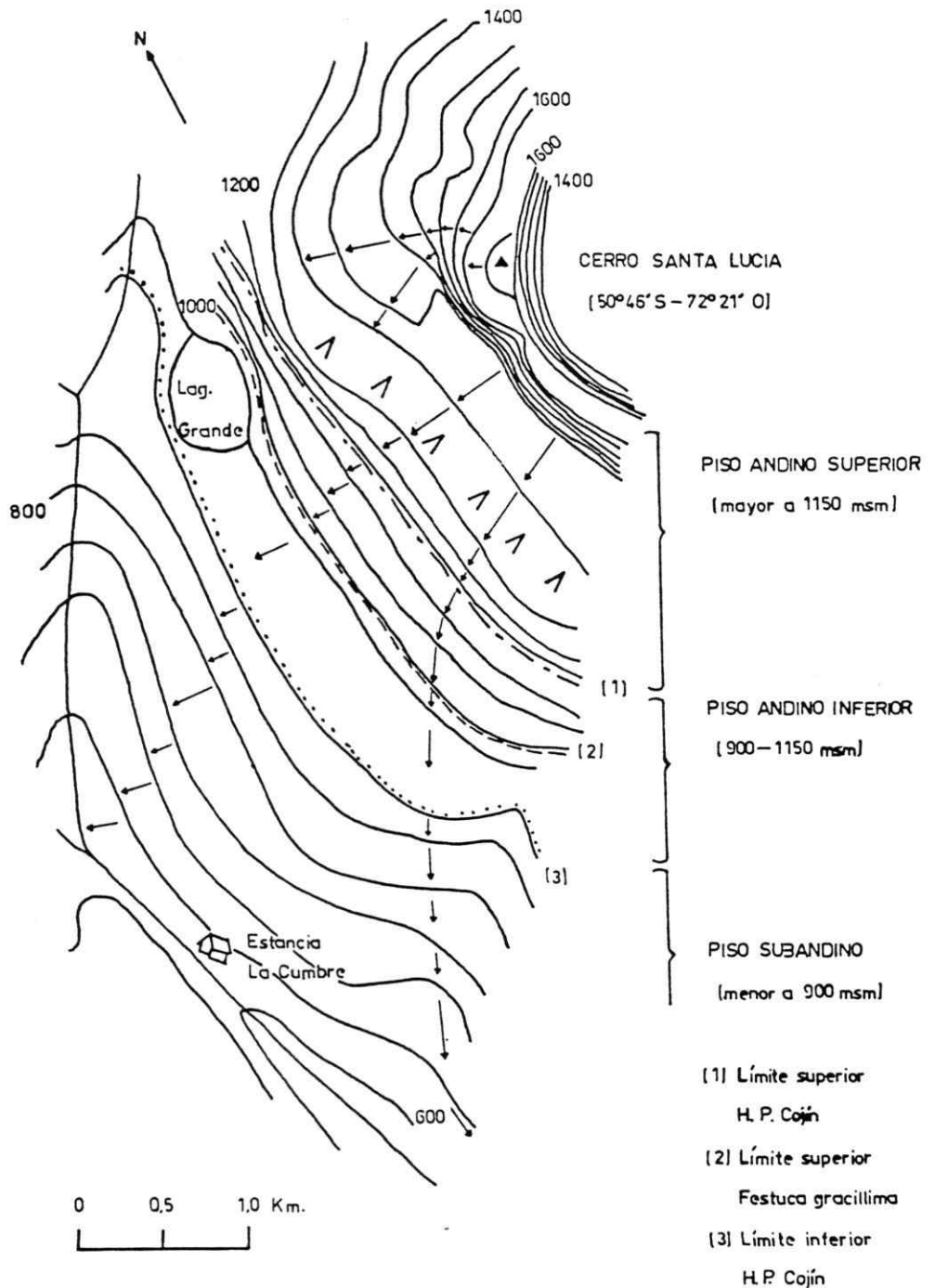


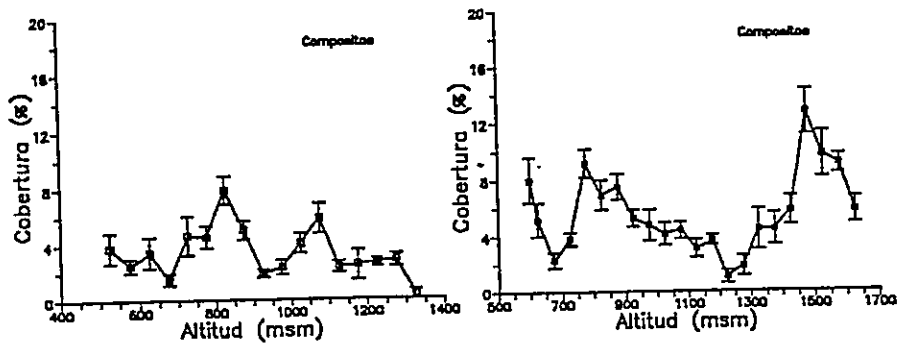
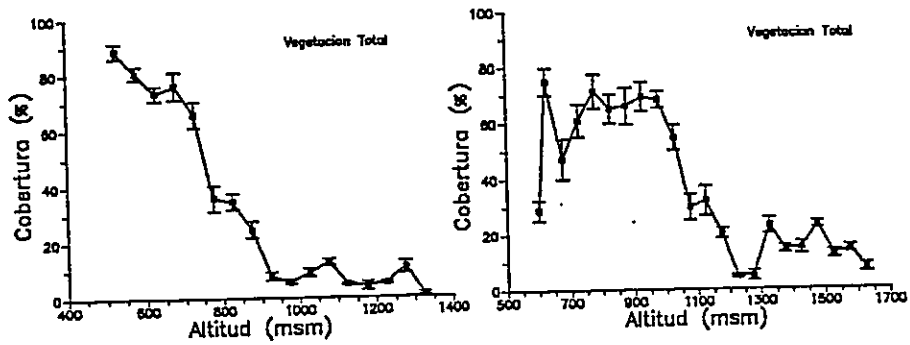
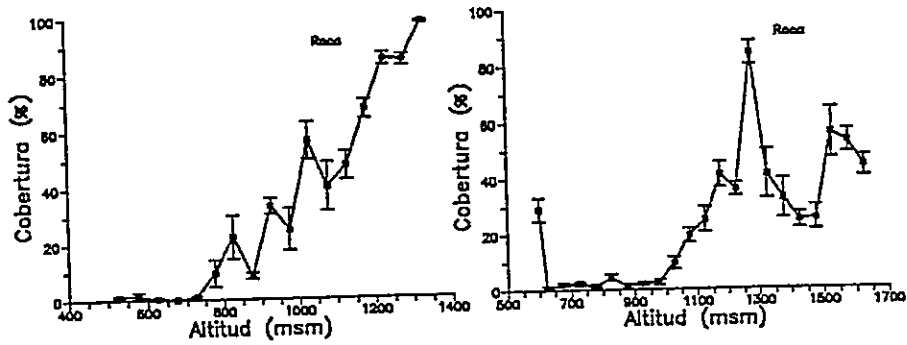
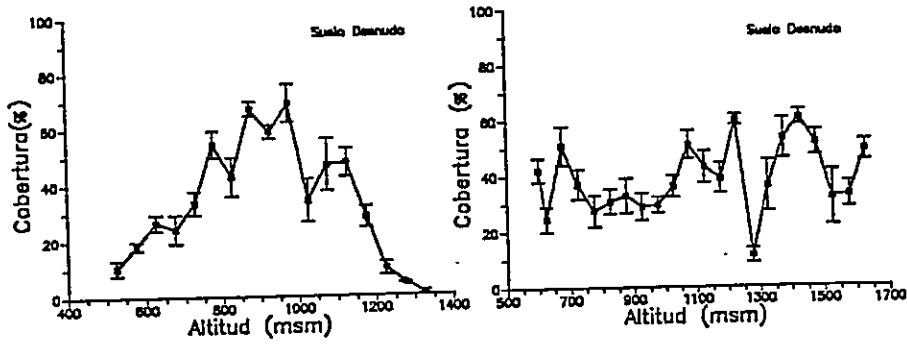
Figura IV.2.3. Distribución altitudinal en Cerro Diente (izquierda) y Cerro Santa Lucía (derecha) de las coberturas absolutas de:

- a) Suelo desnudo.
- b) Roca.
- c) Vegetación total.
- d) Compositae.
- e) Papilionaceae.
- f) Gramineae.
- g) Arbusto.
- h) Subarbusto.
- i) Hierba perenne cespitosa.
- j) Hierba perenne cojín.
- k) Hierba perenne rizomatosa.
- l) Arbol enano (Cerro Diente) y Anual (Cerro Santa Lucía).

Ver explicación en el texto.

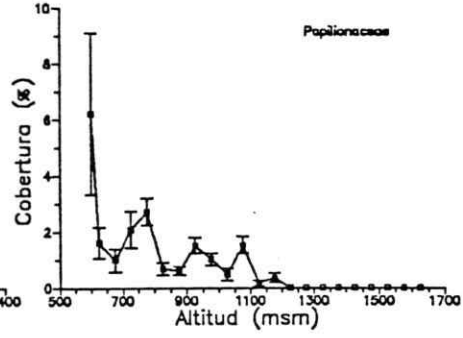
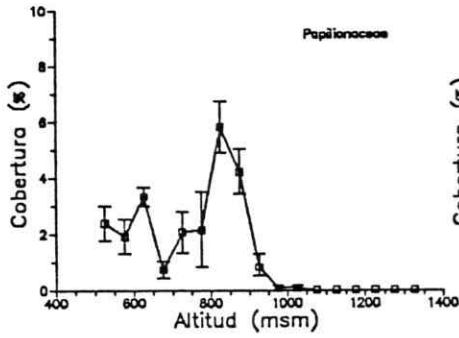
Cerro Diente

Cerro Santa Lucía

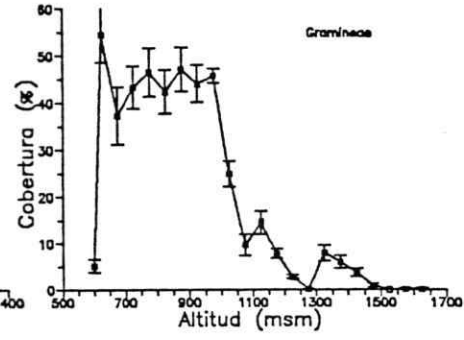
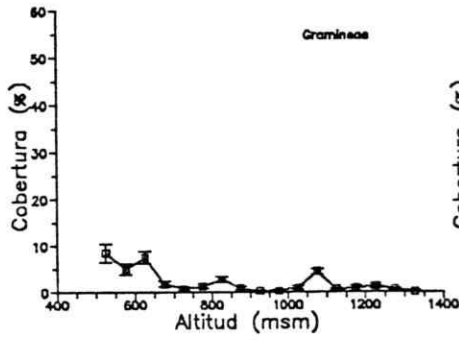


Cerro Diente

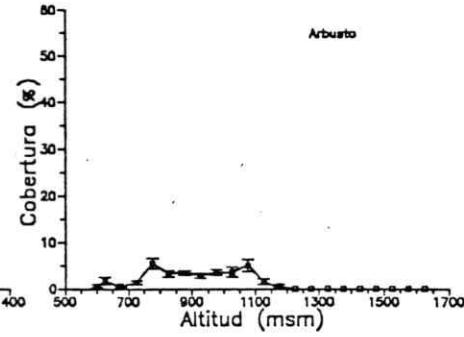
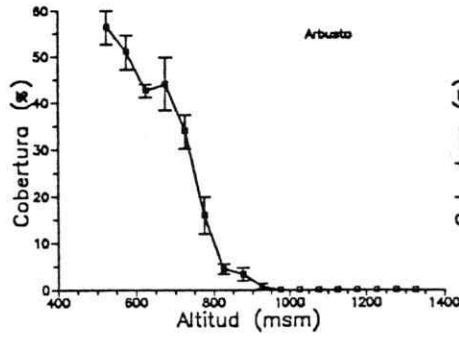
Cerro Santa Lucía



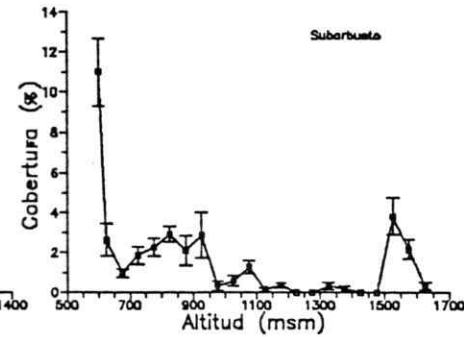
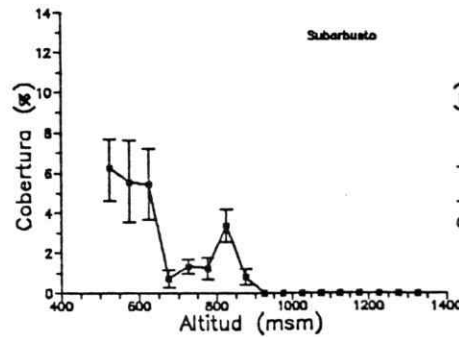
e



f



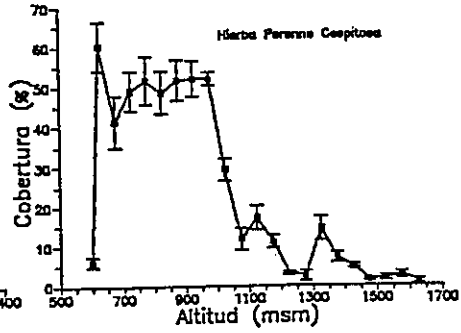
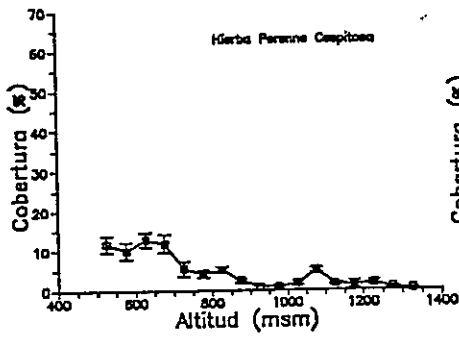
g



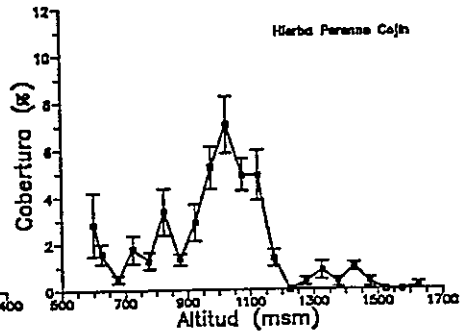
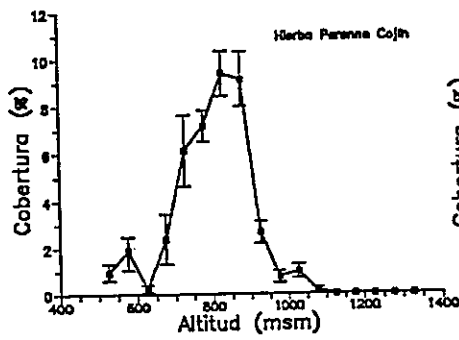
h

Cerro Diente

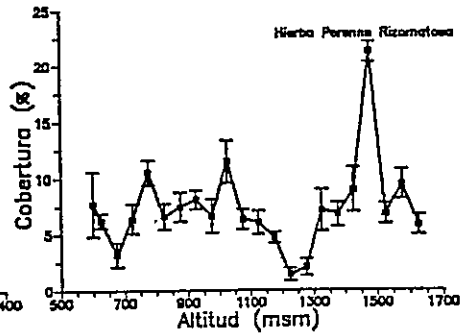
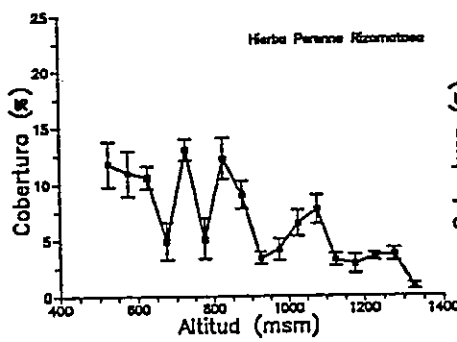
Cerro Santa Lucía



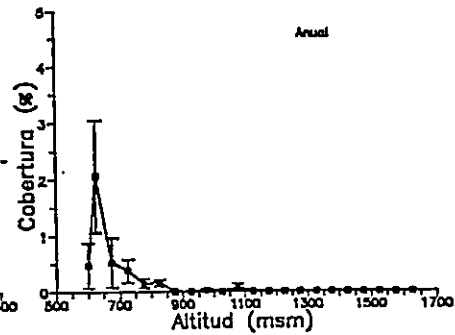
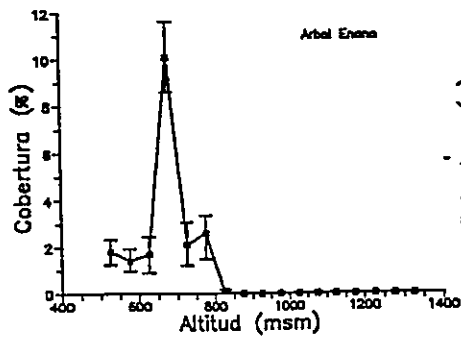
i



j



k



l

por sobre los 1150 msm. El límite altitudinal de la vegetación se encontró a los 1700 msm. El primer punto en el gradiente de Cerro Santa Lucía (i.e., 600 msm) correspondió a la ribera este del Río Baguales, lo que explica su baja cobertura vegetal.

En Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, las familias con mayor número de especies fueron Compositae (23 y 38 especies, respectivamente), Gramineae con (12 y 47) y Papilionaceae (8 y 17) (Tabla IV.2.1, Tabla IV.2.2, Arroyo et al. 1989). En términos de cobertura, en Cerro Diente y a menores alturas, las familias dominantes fueron Fagaceae, con su única especie Nothofagus pumilio, y Berberidaceae, mientras la familia dominante por debajo de los 1000 msm en Cerro Santa Lucía fue Gramineae. A mayores alturas, Compositae fue dominante en ambas localidades (Fig. IV.2.3).

Formas de vida: Sólo Cerro Diente presentó un estrato arbóreo. Este estrato está compuesto exclusivamente por Nothofagus pumilio y tiene su límite altitudinal a los 700 msm, aunque puede alcanzar los 720 a 730 msm en áreas muy protegidas (Fig. IV.2.1). En ambas localidades, en el estrato de vegetación inferior a 1 m de altura están representadas las formas de vida: arbusto, subarbusto, hierbas perennes cespitosas, hierbas perennes rizomatosas y hierbas perennes cojín. Sólo en Cerro Diente existe la forma de vida árbol enano, representada exclusivamente por individuos de Nothofagus pumilio, que se ubica en el límite superior de los árboles y hasta los 800 msm, cubriendo entre un 1% y un 6%

Tabla IV.2.1. Cobertura absoluta (Abs.) y relativa (Rel.) promedio del estrato inferior a 1 m de altura para las especies presentes en el Piso Subandino (450-700 msm), Piso Andino Inferior (700-900 msm) y Piso Andino Superior (900-1350 msm) de Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Al lado de cada especie se indica la familia (abreviación según Marticorena y Quezada, 1985) y la forma de vida (ST= Arbol enano, S= Arbusto, SS= Subarbusto, P= Hierba perenne cespitosa, PC= Hierba perenne cojín, PR= Hierba perenne rizomatosa).

Fam.	FV	Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
			Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
		Tierra	19,92		51,32		33,27	
		Roca	0,78		10,35		59,99	
		Liquen	0,06	0,07	-	-	0,72	6,67
		Musgo	0,39	0,52	0,60	1,03	-	-
ATHYR	PR	Cystopteris fragilis	0,72	0,90	-	-	-	-
BERBER	S	Berberis buxifolia	3,33	4,22	0,89	1,88	-	-
BERBER	S	Berberis empetrifolia	0,65	0,87	0,33	0,79	-	-
CALYCE	PR	Mochopsis rosulata	-	-	-	-	0,33	8,10
CARYOP	P	Cerastium arvense	0,71	0,89	0,50	1,27	0,31	5,51
CARYOP	PC	Colobantus subulathus	-	-	0,06	0,18	0,02	0,20
CELAST	S	Maytenus disticha	0,99	1,33	-	-	-	-
COMPOS	P	Adenocaulon chilense	0,01	0,02	-	-	-	-
COMPOS	PR	Antennaria chilensis	0,21	0,27	-	-	-	-
COMPOS	S	Baccharis magellanica	0,18	0,22	-	-	-	-
COMPOS	S	Chilotrichium diffusum	0,46	0,60	-	-	-	-
COMPOS	PR	Erigeron leptopetalus	0,04	0,06	0,41	1,02	0,02	0,24
COMPOS	PR	Erigeron myosotis	0,17	0,22	-	-	-	-
COMPOS	P	Gamochaeta spiciformis	-	-	0,04	0,12	-	-
COMPOS	P	Hieracium antarcticum	0,36	0,41	-	-	-	-
COMPOS	PR	Hypochaeris incana	0,16	0,22	1,38	3,46	0,03	0,39
COMPOS	PR	Hypochaeris sp.	1,05	1,29	-	-	0,02	0,24
COMPOS	PR	Leucheria hahnii	-	-	0,04	0,09	-	-
COMPOS	PR	Leucheria leontopodioides	-	-	0,10	0,34	0,44	6,30
COMPOS	S	Nardophyllum bryoides	-	-	0,02	0,08	-	-
COMPOS	S	Nassauvia aculeata	0,09	0,11	0,72	2,13	-	-
COMPOS	PR	Nassauvia lagascae	-	-	0,04	0,14	0,15	2,21

Continuación Tabla IV.2.1

Fam.	FV	Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
			Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
COMPOS	PR	<i>Nassauvia magellanica</i>	-	-	0,04	0,11	0,04	0,69
COMPOS	PR	<i>Nassauvia pygmaea</i>	-	-	0,21	0,77	1,55	26,18
COMPOS	PR	<i>Nassauvia revoluta</i>	-	-	0,21	0,74	0,05	0,36
COMPOS	PR	<i>Perezia megalantha</i>	-	-	-	-	0,33	4,19
COMPOS	PR	<i>Perezia pilifera</i>	-	-	0,95	3,13	0,02	0,24
COMPOS	S.	<i>Perezia recurvata</i>	-	-	0,14	0,41	-	-
COMPOS	S	<i>Senecio acanthifolius</i>	0,01	0,02	-	-	-	-
COMPOS	SS	<i>Senecio argyreus</i>	0,15	0,19	0,12	0,34	-	-
COMPOS	PR	<i>Senecio magellanicus</i>	-	-	0,93	2,72	0,09	0,90
COMPOS	S	<i>Senecio tricuspoidatus</i>	-	-	0,14	0,34	-	-
CRUCIF	P	<i>Draba magellanica</i>	0,04	0,06	0,04	0,07	-	-
CRUCIF	PC	<i>Eudema hauthalii</i>	-	-	0,06	0,18	-	-
CRUCIF	P	<i>Gramosperma dusenii</i>	-	-	-	-	0,02	0,25
CRUCIF	PR	<i>Menonvillea nordenskjoeldii</i>	-	-	-	-	0,04	2,02
CRUCIF	P	<i>Thlapsi magellanicum</i>	0,01	0,02	-	-	-	-
CYPERA	PR	<i>Carex</i> sp.	0,03	0,03	-	-	-	-
EMPETR	S	<i>Empetrum rubrum</i>	3,26	4,05	5,12	11,96	0,08	1,09
ERICAC	S	<i>Pernettya mucronata</i>	29,89	37,13	3,78	7,20	-	-
ERICAC	S	<i>Pernettya pumilla</i>	-	-	0,35	1,10	-	-
EUPHOR	PR	<i>Dysopsis glechonoides</i>	0,08	0,11	-	-	-	-
FAGACE	ST	<i>Nothofagus pumilio</i>	3,02	3,92	1,92	3,96	-	-
GERANI	P	<i>Geranium sessiliflorum</i>	0,06	0,07	-	-	-	-
GRAMIN	P	<i>Anthoxanthum redolens</i>	-	-	0,04	0,07	-	-
GRAMIN	P	<i>Deschampsia flexuosa</i>	0,52	0,65	-	-	-	-
GRAMIN	P	<i>Elymus patagonicus</i>	0,11	0,15	0,04	0,17	0,22	1,87
GRAMIN	P	<i>Festuca magellanica</i>	0,43	0,54	0,23	0,66	0,30	3,77
GRAMIN	PR	<i>Festuca purpurascens</i>	0,49	0,58	-	-	-	-
GRAMIN	P	Indet.1	-	-	0,37	1,11	-	-
GRAMIN	P	<i>Phleum pratense</i>	0,47	0,60	-	-	-	-
GRAMIN	P	<i>Poa alopecurus</i>	-	-	-	-	-	-
GRAMIN	P	<i>Poa alopecurus</i> ssp. <i>alopecurus</i>	1,89	2,43	0,06	0,18	0,57	9,91
GRAMIN	P	<i>Poa alopecurus</i> ssp. <i>fuegiana</i>	0,50	0,65	-	-	-	-
GRAMIN	PR	<i>Poa pratensis</i>	0,55	0,66	-	-	-	-
GRAMIN	P	<i>Trisetum spicatum</i>	0,09	0,11	-	-	-	-
GRAMIN	P	<i>Trisetum</i> spp.	0,75	0,86	0,72	2,04	-	-
GUNNER	PC	<i>Gunnera magellanica</i>	0,40	0,53	-	-	-	-
HYDRO	P	<i>Phacelia secunda</i>	-	-	0,08	0,23	-	-
IRIDAC	PR	<i>Phaiophleps bicolor</i>	-	-	-	-	-	-
IRIDAC	PR	<i>Phaiophleps bicolor</i> ssp. <i>bicolor</i>	0,17	0,23	0,12	0,24	-	-
IRIDAC	PR	<i>Sisyrinchium pearcei</i>	0,22	0,28	-	-	-	-
JUNCAC	P	<i>Luzula</i> spp.	0,99	1,23	0,83	2,05	-	-
LILIAC	P	<i>Tristagma nivale</i>	-	-	0,02	0,06	-	-
LYCOPO	PR	<i>Lycopodium magellanicum</i>	0,68	0,79	-	-	-	-

Continuación Tabla IV.2.1

Fam.	FV	Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
			Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
ORCHID	P	Gavilea lutea	0,03	0,04	-	-	-	-
OXALID	PR	Oxalis loricata	-	-	0,04	0,14	0,22	2,94
OXALID	PC	Oxalis patagonico	-	-	0,52	1,56	0,13	1,66
PAPILI	PR	Adesmia lotioides	-	-	1,05	3,16	-	-
PAPILI	P	Adesmia parviflora	-	-	0,19	0,68	0,06	0,85
PAPILI	PR	Adesmia pumila	-	-	0,70	2,27	0,01	0,12
PAPILI	SS	Adesmia salicornoides	-	-	0,08	0,34	-	-
PAPILI	P	Astragalus nivicola	-	-	0,25	0,73	0,01	0,12
PAPILI	PR	Lathyrus magellanicus	0,12	0,13	-	-	-	-
PAPILI	PR	Vicia bijuga	-	-	0,74	2,68	0,04	0,48
PAPILI	PR	Vicia magellanica	2,02	2,58	0,54	0,99	-	-
PLANTA	PC	Plantago uniglumis	-	-	0,08	0,23	-	-
POLYGO	P	Rumex acetosela	2,00	2,65	0,10	0,18	-	-
RANUNC	PR	Anemone multifida	-	-	0,02	0,06	-	-
RANUNC	PR	Hamadryas kingii	-	-	0,25	0,96	0,56	7,48
RANUNC	PR	Hamadryas sempervivoides	-	-	0,04	0,12	-	-
RANUNC	PR	Ranunculus peduncularis	0,10	0,12	-	-	-	-
ROSACE	SS	Acaena antarctica	-	-	0,25	0,79	-	-
ROSACE	SS	Acaena magellanica	5,08	6,38	1,14	3,07	-	-
ROSACE	PR	Acaena ovatifolia	0,17	0,22	-	-	-	-
ROSACE	P	Acaena platycantha	0,29	0,36	0,54	1,20	-	-
ROSACE	PR	Rubus geoides	0,51	0,64	-	-	-	-
RUBIAC	PC	Oreopolus glacialis	-	-	0,64	1,97	-	-
SANTAL	PR	Arjona patagonica	-	-	0,27	0,92	-	-
SAXIFR	S	Escallonia alpina	9,94	12,93	1,57	3,52	-	-
SAXIFR	S	Ribes cucullatum	1,95	2,51	1,18	2,56	-	-
SAXIFR	P	Saxifraga magellanica	-	-	0,02	0,06	0,01	0,10
SCROPH	PR	Calceolaria biflora	0,25	0,33	-	-	-	-
SCROPH	PC	Calceolaria uniflora	0,07	0,09	0,93	2,46	0,01	0,10
UMBELL	PR	Azorella fuegiana	0,33	0,40	0,21	0,45	0,01	0,10
UMBELL	PC	Azorella lycopodioides	0,29	0,36	0,14	0,43	-	-
UMBELL	PC	Azorella monantha	0,21	0,26	3,02	9,10	0,24	3,28
UMBELL	PC	Bolax gumifera	0,27	0,32	1,96	6,71	0,11	1,45
UMBELL	P	Osmorhiza depauperata	2,66	3,46	0,10	0,18	-	-
VALERI	PR	Valeriana lapathifolia	0,11	0,15	-	-	-	-
VIOLAC	PR	Viola reichei	1,85	2,38	0,06	0,11	-	-

Tabla IV.2.2. Cobertura absoluta (Abs.) y relativa (Rel.) promedio del estrato inferior a 1 m de altura para las especies presentes en el Piso Subandino (550-900 msm), Piso Andino Inferior (900-1150 msm) y Piso Andino Superior (1150-1650 msm) de Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Al lado de cada especie se indica la familia (abreviación según Marticorena y Quezada, 1985) y la forma de vida (FV) (S= Arbusto, SS= Subarbusto, P= Hierba perenne cespitosa, PC= Hierba perenne cojín, PR= Hierba perenne rizomatosa, A= Anual).

Fam.	FV	Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
			Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
		Tierra	34,69		36,77		42,38	
		Roca	5,96		11,78		43,87	
		Liquen	-	-	0,17	0,51	0,16	0,79
		Musgo	0,06	0,10	0,88	1,93	0,05	0,24
BERBER	S	Berberis buxifolia	-	0,01	-	-	-	-
BERBER	S	Berberis empetrifolia	0,09	0,29	0,02	0,04	-	-
BORAGI	A	Plagiobothrys calandrinoides	0,05	0,10	-	-	-	-
CALYCE	PR	Moschopsis rosulatus	0,01	0,01	0,08	0,18	0,20	1,43
CAMPAN	PR	Hypsela reniformis	0,01	0,03	-	-	-	-
CARYOP	P	Pratia longiflora	0,02	0,03	0,01	0,02	-	-
CARYOP	P	Cerastium arvense	1,01	1,60	1,23	2,40	1,71	13,86
CARYOP	PC	Colobanthus lycopodioides	0,62	0,96	1,66	3,28	0,05	0,34
CARYOP	PC	Colobanthus subulatus	0,01	0,03	0,03	0,09	0,06	0,68
CARYOP	P	Silene chilense	0,13	0,20	0,44	0,84	-	-
CHENOP	A	Chenopodium spp.	0,33	0,46	0,01	0,01	-	-
COMPOS	PR	Antennaria chilensis	0,02	0,02	0,05	0,10	-	-
COMPOS	S	Chiliotrichum diffusum	-	-	0,08	0,11	-	-
COMPOS	PR	Erigeron myosotis	0,50	1,03	0,44	0,93	0,12	0,59
COMPOS	PR	Hypochoeris incana	0,29	0,43	0,33	0,76	-	-
COMPOS	PR	Leucheria hahnii	0,01	0,02	0,06	0,11	-	-
COMPOS	PR	Leucheria leontopodioides	-	-	-	-	0,17	1,84
COMPOS	PR	Leucheria purpurea	0,03	0,05	0,01	0,02	-	-
COMPOS	S	Nardophyllum bryoides	0,27	0,40	0,54	1,46	-	-
COMPOS	S	Nassauvia aculeata	1,06	1,56	0,26	0,64	0,05	0,26
COMPOS	PR	Nassauvia darwinii	0,73	1,16	0,86	1,56	0,01	0,05
COMPOS	PR	Nassauvia lagascae	-	-	0,09	0,27	0,16	1,06
COMPOS	PR	Nassauvia magellanica	0,02	0,06	-	0,01	0,36	4,61

Continuación Tabla IV.2.2

Fam.	FV	Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
			Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
COMPOS	PR	<i>Nassauvia pygmaea</i>	-	-	0,03	0,09	4,17	30,08
COMPOS	PR	<i>Perezia megalantha</i>	-	-	0,02	0,06	0,06	0,78
COMPOS	PR	<i>Perezia pilifera</i>	0,06	0,09	0,39	0,69	-	0,02
COMPOS	S	<i>Perezia recurvata</i>	0,28	0,42	0,31	0,50	-	-
COMPOS	SS	<i>Senecio alleophyllus</i>	-	-	0,02	0,07	0,71	5,45
COMPOS	SS	<i>Senecio beaufilsii</i>	0,02	0,03	0,04	0,06	-	-
COMPOS	PR	<i>Senecio kingii</i>	-	-	0,06	0,16	-	-
COMPOS	PR	<i>Senecio laseguei</i>	-	-	0,07	0,20	-	-
COMPOS	PR	<i>Senecio magellanicus</i>	0,06	0,08	0,53	1,25	0,04	0,24
COMPOS	PR	<i>Senecio martiniensis</i>	-	-	-	-	0,01	0,05
COMPOS	SS	<i>Senecio miser</i>	0,28	0,40	-	-	-	-
COMPOS	SS	<i>Senecio patagonicus</i>	1,42	4,08	-	-	-	-
COMPOS	SS	<i>Senecio sericeonitens</i>	0,12	0,19	0,02	0,03	-	-
COMPOS	PR	<i>Taraxacum gilliesii</i>	-	-	-	0,01	-	0,02
COMPOS	PR	<i>Taraxacum officinale</i>	0,76	1,21	0,03	0,04	-	-
CRUCIF	P	<i>Draba magellanica</i>	0,02	0,03	0,08	0,21	0,20	1,20
CRUCIF	P	<i>Draba subglabrata</i>	0,01	0,02	-	-	-	-
CRUCIF	PR	<i>Menonvillea nordenskjoeldii</i>	-	-	0,01	0,04	0,16	0,73
CRUCIF	PC	<i>Onurus hatcheriana</i>	-	-	-	-	0,03	0,49
CRUCIF	P	<i>Thlapsi magellanicum</i>	0,04	0,08	0,07	0,12	-	-
CRUCIF	PC	<i>Xerodraba pectinata</i>	-	-	0,10	0,31	-	-
CYPERA	PR	<i>Carex</i> spp.	0,52	0,76	0,97	2,01	-	-
CYPERA	PR	<i>Juncus arcticus</i>	0,05	0,11	-	-	-	-
CYPERA	PR	<i>Juncus chilensis</i>	0,02	0,04	0,03	0,06	-	-
CYPERA	PR	<i>Juncus scheuchzerioides</i>	0,19	0,27	-	-	-	-
EMPETR	S	<i>Empetrum rubrum</i>	-	-	0,61	1,51	-	-
GERANI	P	<i>Geranium sessiliflorum</i>	0,21	0,30	0,39	0,57	-	-
GRAMIN	P	<i>Agropyron patagonicus</i>	0,03	0,12	-	-	0,68	3,17
GRAMIN	P	<i>Agrostis inconspicua</i>	1,24	2,52	2,49	4,88	0,11	0,55
GRAMIN	P	<i>Alopecurus magellanicus</i>	-	-	0,16	0,50	-	-
GRAMIN	P	<i>Bromus catharticus</i>	0,61	1,25	0,01	0,02	-	-
GRAMIN	P	<i>Festuca gracillima</i>	25,53	39,86	13,73	21,81	-	-
GRAMIN	P	<i>Festuca magellanica</i>	1,35	2,13	1,69	3,16	0,14	1,05
GRAMIN	P	<i>Festuca</i> spp.	0,39	0,57	0,29	0,44	-	-
GRAMIN	P	<i>Graminea</i> spp. indet.	1,26	2,02	1,57	2,95	1,36	11,88
GRAMIN	P	<i>Hordeum pubiflorum</i>	0,19	0,50	0,06	0,08	-	-
GRAMIN	P	<i>Hordeum</i> spp.	1,80	2,77	0,13	0,19	-	-
GRAMIN	P	<i>Phleum alpinum</i>	0,05	0,07	0,26	0,74	-	-
GRAMIN	P	<i>Poa</i> spp.	0,32	0,81	0,09	0,22	0,19	0,95
GRAMIN	P	<i>Stipa</i> spp.	0,87	1,78	0,28	0,70	0,06	0,28
GRAMIN	P	<i>Trisetum</i> spp.	5,02	7,76	6,93	15,01	0,48	3,88
GUNNER	PC	<i>Gunnera magellanica</i>	0,16	0,57	-	-	-	-
HYDRO	P	<i>Phacelia secunda</i>	0,07	0,16	-	-	-	-
INDET	A	sp indet-1	-	0,01	-	-	-	-

Continuación Tabla IV.2.2

Fam.	FV Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
INDET	sp indet-2	0,01	0,03	-	-	-	-
INDET	sp indet-3	0,01	0,03	-	-	-	-
IRIDAC PR	Phaiophleps biflora						
	ssp. biflora	0,06	0,08	0,06	0,11	-	-
IRIDAC PR	Sisyrinchium junceum	0,13	0,21	0,05	0,07	-	-
IRIDAC PR	Sisyrinchium nanum	0,02	0,05	0,06	0,10	-	-
JUNCAC P	Luzula alopecurus	0,18	0,28	1,33	2,70	0,04	0,21
LABIAT S	Satureja darwinii	0,51	0,77	1,33	2,95	-	0,02
LILIAC P	Tristagma nivalis	-	-	0,01	0,01	-	-
LOASAC P	Loasa bergii	0,01	0,02	-	-	-	-
OXALID PR	Oxalis enneaphylla	0,08	0,12	0,94	2,37	0,05	0,24
OXALID PR	Oxalis squamoso-radiciosa	0,04	0,06	-	0,01	-	-
PAPILI PR	Adesmia aurantiaca	0,03	0,09	-	-	-	-
PAPILI PR	Adesmia lotioides	0,28	0,48	0,03	0,06	-	-
PAPILI P	Adesmia parviflora-	0,02	0,06	0,02	0,03	-	-
PAPILI PR	Adesmia pumila	0,22	0,72	0,03	0,04	-	-
PAPILI SS	Adesmia salicornioides	-	-	0,26	0,80	-	-
PAPILI PR	Adesmia villosa	0,01	0,01	0,35	0,60	-	-
PAPILI S	Anarthrophyllum desideratum	0,05	0,07	0,06	0,09	-	-
PAPILI P	Astragalus nivicola	0,05	0,18	0,06	0,16	-	-
PAPILI PR	Lathyrus magellanicus	0,48	1,68	-	-	-	-
PAPILI PR	Vicia bijuga	0,94	1,62	0,09	0,19	0,03	0,17
PAPILI PR	Vicia magellanica	0,03	0,07	-	-	-	-
PLANTA PC	Plantago barbata	0,01	0,02	0,03	0,10	-	-
PLUMBA PC	Armeria maritima	0,12	0,18	0,14	0,31	-	0,02
POLEMO A	Microsteris gracilis	0,16	0,38	0,01	0,05	-	-
PORTUL P	Calandrinia caespitosa	-	-	0,02	0,06	0,01	0,19
RANUNC PR	Anemone multifida	0,03	0,12	-	0,01	-	-
RANUNC PC	Caltha sagittata	0,02	0,04	0,01	0,02	-	-
RANUNC PR	Hamadryas delfinii	-	-	0,09	0,30	0,01	0,19
RANUNC PR	Hamadryas kingii	-	-	0,07	0,22	1,82	10,66
RANUNC PR	Ranunculus peduncularis	-	-	-	0,01	-	-
ROSACE SS	Acaena antarctica	0,42	0,63	0,24	0,45	0,01	0,03
ROSACE SS	Acaena magellanica	0,97	2,65	0,42	0,62	-	-
ROSACE P	Acaena pinnatifida	2,58	4,07	0,80	1,30	0,02	0,09
ROSACE SS	Acaena sericeus	0,08	0,15	-	-	-	-
RUBIAC P	Galium antarcticum	0,04	0,06	0,03	0,04	-	-
RUBIAC PC	Oreopulus glacialis	0,03	0,09	0,41	1,28	-	-
SANTAL PR	Arjona patagonica	0,69	1,02	0,06	0,12	-	-
SAXIFR P	Saxifraga magellanica	-	-	-	-	0,02	0,30
SCROPH PR	Calceolaria biflora	0,05	0,11	0,03	0,05	-	-
SCROPH PC	Calceolaria uniflora	0,11	0,16	0,31	0,61	-	-
SOLANA PC	Benthamiella azurella	-	-	0,01	0,03	-	-
SOLANA PC	Benthamiella nordenskjoldii	-	-	0,01	0,03	0,21	1,11

Continuación Tabla IV.2.2

Fam.	FV Nombre especie	Piso Subandino		Piso Andino Inferior		Piso Andino Superior	
		Abs.	Rel.	Abs.	Rel.	Abs.	Rel.
UMBELL PR	Azorella filamentosa	-	-	0,46	0,81	-	-
UMBELL PR	Azorella fuegiana	0,19	0,30	0,71	1,73	-	0,02
UMBELL PC	Azorella lycopodioides	-	-	0,13	0,31	-	0,02
UMBELL PC	Azorella monantha	0,49	0,79	0,40	0,81	0,01	0,03
UMBELL PC	Azorella trifurcata	0,22	0,70	0,05	0,15	-	-
UMBELL PC	Bolax gummifera	-	-	1,13	2,45	0,08	0,41
UMBELL S	Mulinum valentinii	-	-	0,03	0,09	-	-
UMBELL PR	Schizeilema ranunculus	0,02	0,03	0,01	0,02	-	-
VALERI PC	Valeriana magellanica	-	-	0,31	0,98	-	-
VIOLAC PR	Viola maculata	0,05	0,11	0,03	0,04	-	-

del área. En Cerro Santa Lucía está también presente la forma de vida hierba anual (Fig. IV.2.3).

En Cerro Diente, los arbustos representan cerca del 50% de la cobertura hasta los 700 msm, disminuyendo a valores inferiores al 10% por debajo de los 800 msm, para desaparecer completamente a los 900 msm. Berberis spp, Escallonia alpina, Pernettya mucronata y Chiliotrichium diffusum, entre otras, forman parte del sotobosque y crecen abundantemente en sus márgenes y en áreas con bosque degradado. En Cerro Santa Lucía, los arbustos poseen menos del 2% de cobertura entre los 600 y 750 msm, alrededor del 4% entre los 800 y 1100 msm y desaparece completamente a los 1200 msm. Entre las especies mejor representadas están: Satureja darwinii, Nassauvia aculeata y Nardophyllum bryoides.

En Cerro Diente, los subarbustos tienen una cobertura sobre el 5% hasta los 650-700 msm, la que decae a mayor altitud. Entre las especies mejor representadas están: Senecio spp y Acaena spp. En Cerro Santa Lucía, los subarbustos tienen un 11% de cobertura en la ribera del Río Baquales y cerca del 2% entre los 600 y 950 msm; en el rango 950 - 1500 msm la cobertura decrece a menos del 1%, pero llegan hasta el límite de la vegetación. Entre las especies mejor representadas están: Acaena magellanica, Senecio patagonicus y Acaena antarctica.

En ambas localidades, las hierbas perennes cojín presentan una distribución altitudinal unimodal. En Cerro Diente tienen valores por sobre el 5% entre los 700 y 900 msm y en

Cerro Santa Lucía por sobre el 7% entre los 900 y 1150 msm. Las especies mas abundantes de este grupo son: Azorella spp y Bolax gummifera en Cerro Diente, y Colobanthus lycopodioides, Bolax gummifera, y Azorella spp. en Cerro Santa Lucía.

En Cerro Diente, las hierbas perennes cespitosas y rizomatosas representan cada una cerca del 10% de la cobertura absoluta a alturas inferiores a 650-700 msm. Mientras las hierbas perennes cespitosas disminuyen en cobertura (1% a 2%) a mayores alturas, las hierbas perennes rizomatosas tienen una cobertura cercana al 10% hasta los 900 msm. En Cerro Santa Lucía, las hierbas perennes cespitosas tienen cerca del 50% de la cobertura entre los 600 y 1000 msm para disminuir hasta el límite de la vegetación. En ambas localidades, las hierbas perennes rizomatosas presentan grandes diferencias de cobertura entre los distintos rangos altitudinales muestreados, variaciones que se pueden asociar a diferencias de microhábitat. En ambas localidades, las hierbas perennes cespitosas y rizomatosas alcanzan el límite de la vegetación, sumado a los subarbustos en Cerro Santa Lucía. Entre las especies que alcanzan el límite de la vegetación están: Menonvillea nordenskjoeldii, Nassauvia pygmaea y Poa alopecurus ssp. alopecurus.

Por último, sólo en la parte inferior de gradiente altitudinal de Cerro Santa Lucía están presentes las hierbas anuales. Poseen coberturas menores al 2% y desaparecen a los 900 msm. Las anuales con mayor cobertura son: Chenopodium carnosulum y Microsteris gracilis.

IV.2.2.- Límites de los pisos de vegetación.

En ambas localidades, se pueden definir tres pisos de vegetación a partir de análisis de cobertura:

a) **Piso subandino.** En Cerro Diente se encuentra por debajo de los 700 msm, caracterizado por la dominancia de Nothofagus pumilio en el estrato arbóreo y la presencia de especies arbustivas y hierbas perennes cespitosas en el sotobosque. Las especies arbustivas y herbáceas con mayor cobertura son Pernettya mucronata (26%) y Escallonia alpina (12%), y le siguen en importancia Acaena magellanica, Berberis buxifolia y Empetrum rubrum. El 20% de la cobertura corresponde a suelo desnudo y menos del 1% a rocas (Tabla IV.2.1). En Cerro Santa Lucía se encuentra por debajo de los 900 msm, formado por una estepa de altura dominada por Festuca gracillima Hook. f (26% de la cobertura). Otras especies con alta cobertura en este estrato son Trisetum spp y Acaena pinnatifida. Cerca del 35% de la cobertura corresponde a suelo desnudo y menos del 6% a rocas. Las especies anuales se encuentran principalmente en este piso (Fig. IV.2.3 y Tabla IV.2.2).

b) **Piso andino inferior.** Este piso se define por un aumento en importancia de las plantas en cojín. En Cerro Diente se encuentra entre los 700 y hasta los 900 msm y, en Cerro Santa Lucía entre los 900 y hasta los 1150 msm. En ambos cerros, la parte inferior de este piso presenta especies arbustivas. Adicionalmente, en Cerro Diente también se presenta Nothofagus pumilio en su forma enana, mientras que en Cerro

Santa Lucía son importantes las hierbas perennes cespitosas. Las especies con mayor cobertura en Cerro Diente son Empetrum rubrum (5%), Pernettya mucronata (4%) y Azorella monantha (3%), y le siguen Bolax gummifera y Nothofagus pumilio. El 51% de la superficie corresponde a suelo desnudo y el 10% a rocas (Tabla IV.2.1). En Cerro Santa Lucía, las especies con mayor cobertura son Festuca gracillima (14%), Trisetum spp (7%), Agrostis inconspicua (3%), Festuca magellanica (2%) y Colobanthus lycopodioides (2%). Cerca del 37% de la superficie corresponde a suelo desnudo y aproximadamente el 12% a rocas (Tabla IV.2.2).

c) Piso andino superior. Este piso se caracteriza por una disminución abrupta en la abundancia de plantas de las hierbas perennes en cojín. En Cerro Diente se encuentra entre los 900 y 1350 msm y, en Cerro Santa Lucía entre los 1150 y 1700 msm. En ambas localidades, la vegetación de este piso está compuesta casi exclusivamente por especies de hierbas perennes cespitosas y rizomatosas, siendo las especies dominantes Nassauvia pygmaea (1,4% y 4,2%, respectivamente), seguida de Hamadryas kingii (0,7% y 1,8%). El 53% y 44% de la superficie corresponde a rocas y, el 40% y 42% a suelo desnudo (Tabla IV.2.1 y Tabla IV.2.2).

IV.2.3.- Comparación de coberturas en los dos gradientes.

Uno de los supuestos considerados en las hipótesis de esta tesis es que la densidad de las especies vegetales disminuye con la altura y hacia el oeste. En ambas localidades,

la cobertura vegetal promedio de los dos pisos inferiores es significativamente mayor que la del piso andino superior. Sin embargo, sólo el piso subandino de Cerro Diente presentó una cobertura mayor que el piso andino inferior (Tabla IV.2.3). En la comparación oeste-este, Cerro Santa Lucía tiene mayor cobertura vegetal en los pisos andino inferior y andino superior relativo a Cerro Diente, mientras que en el piso subandino, Cerro Diente tiene significativamente mayor cobertura que Cerro Santa Lucía.

Un resultado semejante se encontró al considerar sólo la cobertura de las plantas polinizadas bióticamente. Las únicas disparidades entre estos dos criterios son que la cobertura de las plantas polinizadas bióticamente: a) es significativamente mayor en el piso andino inferior relativo al subandino en Cerro Santa Lucía y, b) del piso andino inferior no difieren significativamente entre las dos localidades.

Estos resultados apoyan parcialmente el supuesto de reducción de la densidad vegetal con la altitud en ambas localidades. Sólo para el piso andino superior se cumple el supuesto de reducción de la densidad hacia el oeste.

Tabla IV.2.3.- Cobertura de la vegetación total y de las especies polinizadas bióticamente (P.B.) en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. En paréntesis se indica la varianza.

	Piso Subandino (I)	Piso Andino Inferior (II)	Piso Andino Superior (III)
Cerro Diente			
Número de datos	30	40	66
Vegetación Total	79,1% (125,9)	38,3% (281,5)	7,3% (21,7)
Especies P.B.	29,6% (131,3)	21,0% (77,3)	5,2% (11,4)
Cerro Santa Lucía			
Número de datos	89	65	65
Vegetación Total	59,3% (617,1)	53,5% (550,6)	12,8% (63,7)
Especies P.B.	13,8% (52,9)	17,4% (60,9)	9,1% (40,0)

Comparaciones (t-test con transformación arcoseno de los datos):

Vegetación Total.

- Cerro Diente: I vs II: $t_s = 11,5$, $P < 0,01$; II vs III: $t_s = 13,0$, $P < 0,01$.

- Cerro Santa Lucía: I vs II: $t_s = 1,58$, $P > 0,05$; II vs III: $t_s = 13,2$, $P < 0,01$.

- entre cerros: I: $t_s = 5,4$, $P < 0,01$; II: $t_s = 3,9$, $P < 0,01$; III: $t_s = 4,4$, $P < 0,01$.

Especies Polinizadas Bióticamente.

- Cerro Diente: I vs II: $t_s = 3,1$, $P < 0,01$; II vs III: $t_s = 12,0$, $P < 0,01$.

- Cerro Santa Lucía: I vs II: $t_s = 3,1$, $P < 0,01$; II vs III: $t_s = 6,8$, $P < 0,01$.

- entre cerros: I: $t_s = 7,3$, $P < 0,01$; II: $t_s = 2,0$, $P > 0,05$; III: $t_s = 3,7$, $P < 0,01$.

IV.2.4.- Análisis de Ordenación.

El resultado de los análisis de ordenación aplicados a los datos de cobertura absoluta del estrato inferior a 1 m de altura está en concordancia con la definición fisonómica de los pisos de vegetación en Cerro Diente y sólo parcialmente en Cerro Santa Lucía (Fig. IV.2.4).

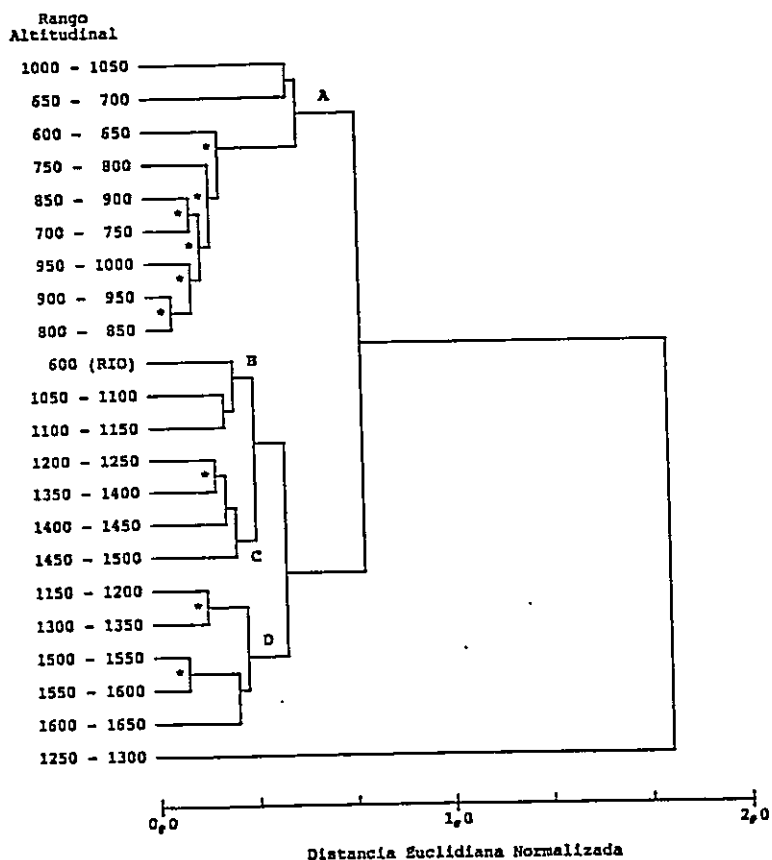
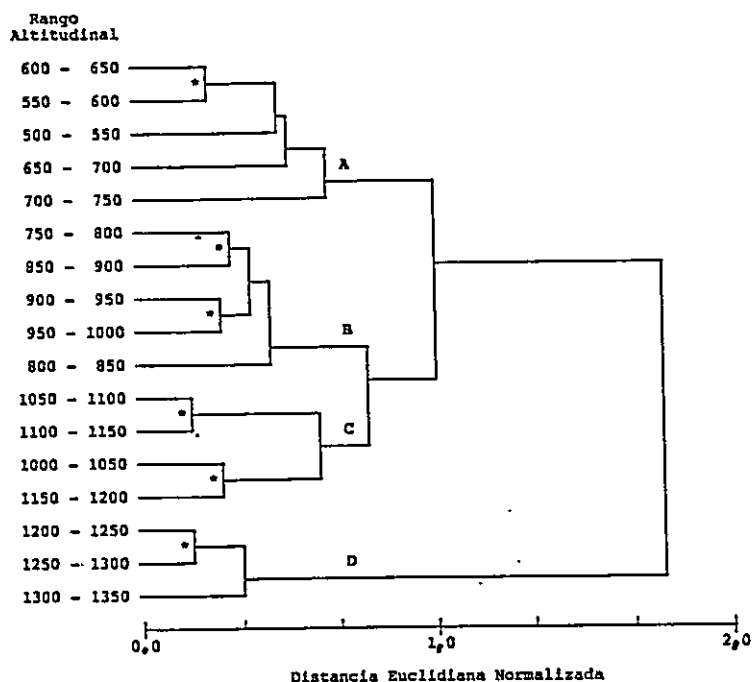
Cerro Diente. Todos los rangos altitudinales muestreados por debajo de los 700 msm se encuentran dentro del grupo A, por lo que este grupo correspondería directamente con el piso subandino de vegetación (Fig. IV.2.4). Las especies más abundantes del grupo A son Pernettya mucronata, Escallonia alpina y Empetrum rubrum y el suelo desprovisto de vegetación corresponde en promedio al 25% (Tabla IV.2.1).

El grupo B incluye a los rangos altitudinales del piso andino inferior (700 - 900 msm) y la parte inferior del piso andino superior (i.e., 900 - 1000 msm). El suelo descubierto de vegetación representa cerca del 58% y el cubierto con rocas un 20%. Azorella monantha (2,4%), Empetrum rubrum (2,0%) y Bolax gummifera (1,7%) son las especies más abundantes.

La mayor parte de los rangos altitudinales del piso andino superior se encuentran en los grupos C y D. El grupo C corresponde a los rangos altitudinales inferiores y medios del piso andino superior (1000 - 1200 msm) y en el D están los tres últimos rangos, cercana del límite de la vegetación.

El grupo C tiene un 53% de rocas y un 39% de suelo desnudo, y las especies dominantes son Nassauvia pygmaea (2.0%),

Figura IV.2.4. Dendrogramas de la vegetación de Cerro Diente (arriba) y Cerro Santa Lucía (abajo). Cada rango altitudinal corresponde al promedio de 5 a 15 unidades muestrales de vegetación. * = distancia euclidiana normalizada (DEN) significativamente menor relativo al resto de los rangos (Cerro Diente: $DEN \leq 0,288$, $P < 0,05$; Cerro Santa Lucía: $DEN \leq 0,193$, $P < 0,05$). Ver explicación en el texto.



Leucheria leontopodioides (0,8%) y Poa alopecurus ssp alopecurus (0,7%). Por otro lado el grupo D tiene un 89,4% de rocas y un 5% de suelo desnudo; Líquenes (2,1%), Nassauvia pygmaea (1,8%), Poa alopecurus ssp alopecurus (0,7%) y Moschopsis rosulata (0,4%) son las especies más abundantes en los últimos 150 m antes del límite altitudinal de la vegetación.

Cerro Santa Lucía. Dentro del grupo A están incluidos todos los rangos altitudinales ubicados en el piso subandino más los tres rangos inferiores del piso andino inferior (i.e., 900-950, 950-1000, 1000-1050 msm) (Fig. IV.2.4). Las distancias euclidianas significativamente menores a lo esperado por azar ($P < 0,05$) entre la mayoría de los rangos altitudinales del grupo A de ambos análisis puede ser explicada por la dominancia de Festuca gracillima (27% promedio de cobertura). El 32% de la superficie del grupo A corresponden a suelo desnudo, y el taxón que sigue a F. gracillima en cobertura es Trisetum spp (6,3%).

El grupo B corresponde a los dos rangos altitudinales superiores del piso andino inferior más la ribera del río (600 msm). El 45% es suelo desnudo y el 25% rocas, Trisetum spp es el taxón más abundante (4,4%). El grupo C corresponde a 4 rangos altitudinales del piso andino superior. En este grupo, el 56% corresponde a tierra y el 30% a rocas, las especies dominantes son Nassauvia pygmaea (5,4%) y Hamadryas kingii (3,1%). Las afinidades entre los grupos B y C están relacionadas con sus coberturas semejantes de suelo desnudo

(51%) y rocas (27%); además comparten como especies abundantes a Cerastium arvense (0,6%), Nassauvia lagascae (0,2%) y Colobanthus lycopodioides (0,4%). El grupo D, al igual que el C, tiene como especies dominantes a Nassauvia pygmaea (3,9%) y Hamadryas kingii (1,2%), además de Cerastium arvense (2,5%) y Nassauvia magellanica (0,5%). El 38% corresponde a suelo desnudo y el 47% a rocas.

En ambas localidades, la similitud florística entre el piso andino inferior y la parte inferior del andino superior apoya la idea de que el piso andino superior correspondería a una vegetación similar al piso andino inferior, pero empobrecida por la disminución de la cobertura de las especies con forma de crecimiento en cojín (Fig. IV.2.4).

IV.2.5.- Discusión y Conclusiones sobre la Vegetación.

Los resultados de este análisis han permitido definir los límites altitudinales de los pisos de vegetación, lo que posibilita comparar los gradientes altitudinales de ambos cerros. Así mismo, se mostró que el supuesto de reducción de cobertura de las especies se cumple parcialmente en dos gradientes.

A pesar de las diferencias climáticas entre el oeste y el este mostrado en el Capítulo IV.1, en las dos montañas estudiadas existen tres pisos homólogos de vegetación que tienen su equivalente fisonómico en otras localidades montañosas de menores latitudes (Arroyo et al. 1983; 1988; Villagrán et al. 1983; Vuilleumier y Monasterio 1986; Squeo

et al. 1989). Los tres pisos de Cerro Santa Lucía se desarrollan a mayores altitudes que en Cerro Diente, lo que reflejaría el clima más cálido del primero.

Los pisos de vegetación definidos en esta tesis están en concordancia con la definición fitosociológica propuesta por Pisano (1974). Las cuatro Provincias Bióticas definidas para el Parque Nacional Torres del Paine incluyen las asociaciones vegetales presentes en las dos localidades estudiadas (i.e., Matorrales pre-andinos, Bosque Magallánico Deciduo, Estepa Patagónica y Desierto Andino). En el piso subandino de Cerro Diente estarían presentes las asociaciones de Bosque Magallánico Deciduo (*Nothofagetum pumilium*), Matorral Mesófito Preandino (*Escallonietum rubrum*) y Disclímax Nano Arbustiva (*Pernettyetum mucronatum*); mientras que en el piso subandino de Cerro Santa Lucía la asociación *Festucetum gracillimum* es claramente la dominante.

La Provincia Biótica Desierto Andino puede ser dividida según Pisano (1974) en cuatro secciones altitudinales, estas son: a) la subandina (con *Nothofagus pumilio* enano), b) andina-intermedia (con subarbustos y plantas herbáceas perennes en cojín), c) andino-desértica (sólo con hierbas perennes) y d) superior o andino-antártica (sin vegetación). El piso andino inferior de Cerro Diente incluiría las secciones a) y b) de Pisano (1974), mientras que en el de Cerro Santa Lucía sólo está presente la andino-intermedia. En ambos cerros el piso andino superior corresponde a la sección andino-desértica.

El límite inferior del piso subandino no queda clara-

mente delimitado en ninguna de las dos localidades estudiadas. Esto puede ser explicado principalmente por la influencia creciente de factores climáticos y edáficos independientes de la elevación. Adicionalmente, muchas de las especies del piso subandino están también presentes a menor altitud alcanzando, y en algunos casos, hasta el nivel del mar (Pisano 1974). Finalmente, las laderas bajas del valle del Río Paine y del valle del Río Baguales han estado sometidas a fuerte intervención humana desde principios de siglo (p.e., fuego, pastoreo), factor que podría contribuir a la indefinición del límite inferior del piso subandino.

IV.3.- FENOLOGIA

En el presente capítulo se analizan los patrones fenológicos de las comunidades vegetales presentes en Cerro Diente (verano 1985-86) y Cerro Santa Lucía (1984-85). Este análisis incluye la distribución temporal del recurso floral, así como la relación entre la floración y las otras fenofases reproductivas. Parte de esta información se usará posteriormente en el Capítulo IV.5. Se usó como sinónimo: Nivel I= Piso Subandino, Nivel II= Piso Andino Inferior y Nivel III= Piso Andino Superior. En el Anexo VII.4 se encuentra la información completa al nivel de especie.

IV.3.1.- Características generales de las fenofases reproductivas en Cerro Diente.

Yemación floral. Al principio de la temporada, sobre el 70% de las especies presentes en los dos niveles inferiores estaban en yemación, mientras que sólo cerca del 50% en el nivel superior (Fig. IV.3.1). El número máximo de especies en yemación floral se registró entre fines de noviembre y principios de diciembre en todos los niveles (Tabla IV.3.1).

En términos de abundancia de individuos en yemación floral, los máximos ocurrieron a fines de noviembre en los niveles I y II y, de fines de noviembre a principios de diciembre en el III (Fig. IV.3.2). En la segunda parte de la temporada

Figura IV.3.1: Porcentaje de especies en yemación floral (Y-Fl), floración (Fl) y fructificación (Fr) en los tres niveles altitudinales de Cerro Diente (temporada 1985-86) (izquierda) y Cerro Santa Lucía (1984-85) (derecha), Sierra de Los Baquales, Patagonia chilena.

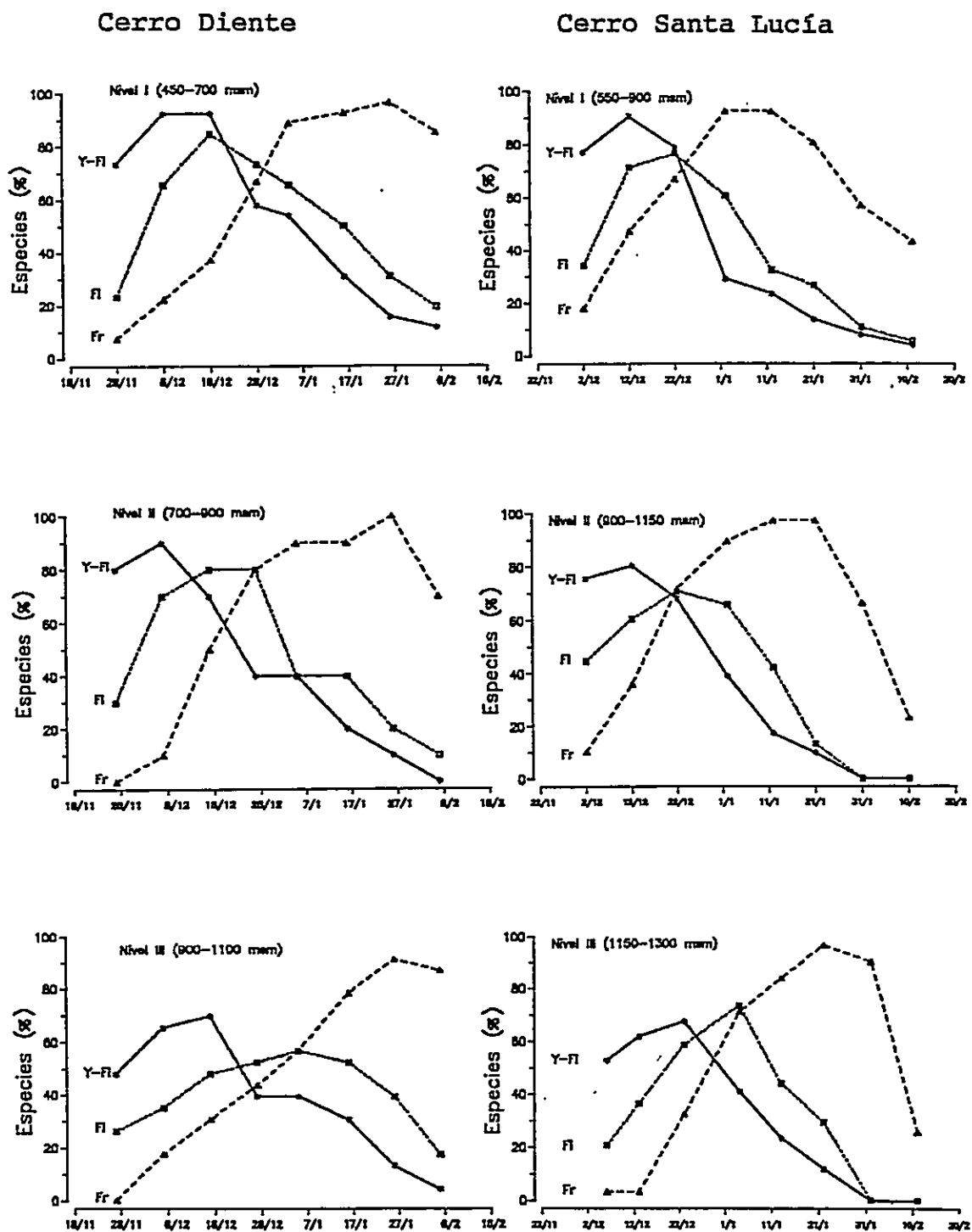


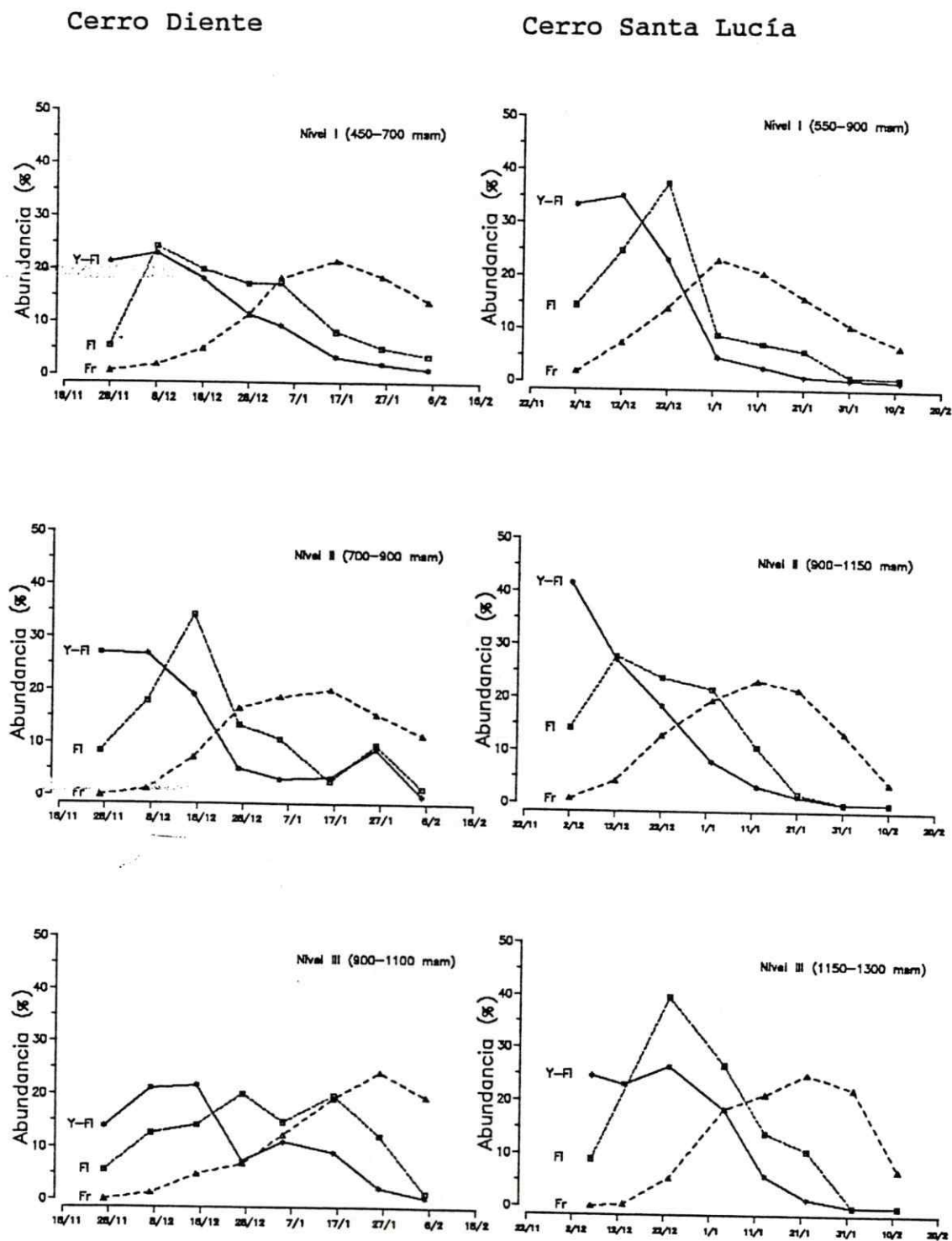
Tabla IV.3.1. Fechas promedio de inicio, máximo y duración media de las fenofases de yemación floral, floración y fructificación en Cerro Diente durante la temporada 1985-86, y Cerro Santa Lucía durante la temporada 1984-85. Todas las desviaciones estándar (d.e.) y el promedio de la duración están expresadas en días.

Fenofase	Nº de datos	Inicio		Máximo		Duración	
		Media ± d.e.		Media ± d.e.		Media ± d.e.	
Cerro Diente							
Yemación Floral(@)	58	19/11/85	14,2	2/12/85	15,7	41,0	16,6
Floración	58	3/12/85	17,3	14/12/85	17,8	37,4	12,6
Fructificación	58	19/12/85	17,0	6/01/86	12,3	50,2	17,1(*)
Cerro Santa Lucía							
Yemación Floral(@)	127	2/12/84	8,0	14/12/84	10,1	31,0	14,2
Floración	89	12/12/84	12,1	25/12/84	13,5	32,1	13,2
Fructificación	121	19/12/84	12,3	12/01/86	10,6	48,5	14,5

@ = dado que al principio del estudio algunas especies habían comenzado su yemación floral, se estimó una fecha de inicio probable para estos casos.

* = 57 datos.

Figura IV.3.2. Abundancia relativa de yemas florales (Y-F1), flores (Fl) y frutos (Fr) en los tres niveles altitudinales de Cerro Diente (temporada 1985-86) (izquierda) y Cerro Santa Lucía (1984-85) (derecha), Sierra de Los Baquales, Patagonia chilena.



la yemación disminuyó sólo en el nivel altitudinal inferior, mientras que los dos niveles superiores presentaron un segundo máximo. La disminución en la abundancia de yemas florales en el centro de la temporada coincidió con: i) la maduración de yemas a flores y ii) la presencia de a lo menos 4 días con T°d muy bajas y heladas nocturnas en menos de 20 días (cerca de 3°C a los 450 msm y de 0°C a los 900 msm, ver Capítulo VII.3). El segundo máximo estuvo precedido de varios días con T°d altas.

Floración. Las primeras especies florecieron a fines de noviembre. El inicio promedio de la floración fue a principio de diciembre (Tabla IV.3.1). A diferencia de la yemación floral en la que no se registraron diferencias con la altitud, el número máximo de especies en floración se encontró a principios de diciembre en el nivel I, mediados de diciembre en el II y, entre fines de diciembre y principios de enero en el nivel III.

La floración, expresada como abundancia floral, presentó el mismo patrón que la abundancia de yemas florales. El nivel I fue unimodal aunque presentó un plató a niveles intermedios de abundancia, mientras que en los niveles II y III fueron bimodales (Fig. IV.3.2). El máximo de floración ocurrió antes que el número máximo de especies en flor.

Sólo el 79% de los individuos de las poblaciones ubicadas en el nivel superior florecieron, mientras que en los niveles inferiores este valor fue mayor (i.e., 84% en el nivel II y 89% en el I). Estos valores concuerdan con los

bajos porcentajes de yemación floral a nivel poblacional de algunas especies presentes en el nivel superior, entre éstas se encuentran Moschopsis rosulata (< 10% de los individuos), Nassauvia pygmaea (30%), Leucheria leontopodioides (40%). En los niveles inferiores, todas las poblaciones presentaron más de un 60% de los individuos en actividad reproductiva.

Fructificación. La fructificación se encuentra temporalmente desplazada con la altitud, ocurriendo primero en el nivel inferior (Fig. IV.3.1). La fructificación se inició 16 días, en promedio, más tarde que la floración, mientras que el máximo de la fructificación ocurrió casi 20 días después de su inicio (Tabla IV.3.1).

Para la mayoría de las especies, la dispersión de los frutos ocurrió entre fines de enero y principios de febrero. En esta fecha, la nieve caída durante las tormentas de mitades de verano no se derritió.

Entre las especies que presentaron frutos más tempranamente se encuentra Pernettya mucronata y Empetrum rubrum, tratándose claramente de frutos la temporada anterior. Estas especies con frutos carnosos no fueron consideradas en el cálculo del promedio de duración de la fenofase de fructificación.

IV.3.2.- Características generales de las fenofases reproductivas de Cerro Santa Lucía.

Yemación floral. En Cerro Santa Lucía, el máximo de especies en yemación floral se encontró a fines de la segunda

semana de diciembre en los niveles inferiores y una semana después en el nivel III (Tabla IV.3.1).

En términos de la abundancia de individuos en yemación, los mayores valores (i.e., más del 60% de los individuos con yema) se alcanzaron durante los primeros 15 días de diciembre en los niveles I y II; mientras que se llega a cantidades comparables sólo a fines de diciembre en el nivel III (Fig. IV.3.2). En la segunda parte de la temporada la yemación disminuye fuertemente en los tres niveles altitudinales.

Floración. Las primeras especies iniciaron su floración a fines de noviembre, mientras que el inicio promedio de esta fenofase fue a fines de la segunda semana de diciembre (Tabla IV.3.1). La mayoría de la especies (i.e., > 60%) se encontraban en flor durante la segunda quincena de diciembre (Niveles I y II), y en la primera quincena de enero (III). La abundancia floral fue muy baja a principios de la temporada presentando un patrón semejante al número de especies en flor (Fig. IV.3.2). En los tres niveles altitudinales, la mayoría de los individuos presentó actividad reproductiva.

Fructificación. En Cerro Santa Lucía, la fructificación también se inició primero en el nivel inferior (Fig. IV.3.1). El máximo de la fructificación ocurrió 24 días después de su inicio y su duración promedio fue de 49 días, casi idéntico a Cerro Diente (50 días) (Tabla IV.3.1).

IV.3.3.- Relación entre fenofases.

Inicio. Se calculó el grado de correlación entre las fechas de inicio de cada una de las fenofases estudiadas para cada nivel altitudinal y localidad (Tabla IV.3.2). Existen correlaciones significativas en casi todas las comparaciones, excepto para yemación-floración en el nivel I de Cerro Santa Lucía. Las correlaciones más altas se presentaron entre la floración y fructificación.

En Cerro Diente, las especies iniciaron su floración dos semanas después de iniciada la yemación ($t_s = 4,75$, $P < 0,01$), y el inicio promedio de la fructificación estuvo temporalmente desplazado en 16 días respecto al inicio de la floración ($t_s = 5,02$, $P < 0,01$) (Tabla IV.3.1). En Cerro Santa Lucía, el inicio promedio de la floración ocurre 10 días después del inicio de la yemación ($t_s = 7,31$, $P < 0,01$), mientras que el de la fructificación está temporalmente desplazada en sólo 7 días respecto al inicio promedio de la floración ($t_s = 4,10$, $P < 0,01$).

Máximo. En ambas localidades existe correlación positiva entre todas las variables (Tabla IV.3.3). En Cerro Diente, cerca del 20% de las especies tiene el máximo de floración antes que el de yemación, comparado con sólo el 2% de las especies en Cerro Santa Lucía (ver Anexo VII.4).

En ambos cerros se encontraron relaciones semejantes entre las variables. En Cerro Diente existe poco más de un mes de desfase entre la fecha en que se registró el máximo de

Tabla IV.3.2. Valores de correlación entre el inicio de cada una de las fenofases a cada nivel altitudinal, y el general para la comunidad vegetal de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía. YF= Yemación floral, FL= Floración, FR= Fructificación.

NIVEL	Comparación		
	YF-FL	YF-FR	FL-FR
Cerro Diente			
I	0,544 **	0,479 **	0,812 **
II	0,984 **	0,859 **	0,840 **
III	0,737 **	0,685 **	0,931 **
TOTAL	0,697 **	0,647 **	0,874 **
Cerro Santa Lucía			
I	0,262	0,371 *	0,620 **
II	0,468 *	0,426 *	0,679 **
III	0,615 **	0,532 **	0,853 **
TOTAL	0,557 **	0,545 **	0,753 **

* = $P < 0,05$

** = $P < 0,01$

yemación floral y el de fructificación (35 días, $t_s = 13,27$, $P < 0,01$). La pendiente de la regresión ($b = 0,47$, e.e. = $\pm 0,08$) predice que la fase de fructificación ocurre en la mitad de tiempo que la yemación floral. En Cerro Santa Lucía la duración de la fructificación es un 60% de la duración de la yemación floral ($b = 0,60$, e.e. = $\pm 0,10$). La duración promedio de la fructificación de las especies no difirió significativamente entre los dos cerros ($t_s = 0,69$, $P < 0,05$).

Las pendientes de la relación máximo yemación floral y floración de Cerro Diente ($b = 0,87$, e.e. = $\pm 0,10$) y Cerro Santa Lucía ($b = 0,92$, e.e. = $\pm 0,10$) son significativamente mayores que las pendientes de la relación yemación-fructificación (DMS = 0,256 y DMS = 0,229, respectivamente, $P < 0,05$, método de Turkey-Kramer) y floración-fructificación (Cerro Diente: $b = 0,56$, e.e. = $\pm 0,06$, DMS = 0,233; Cerro Santa Lucía: $b = 0,64$, e.e. = $\pm 0,06$, DMS = 0,272; $P < 0,05$).

En Cerro Diente, el máximo promedio de floración ocurre 12 días después que el máximo de yemación ($t_s = 3,70$, $P < 0,01$), y el de fructificación, 23 días después del de floración ($t_s = 8,11$, $P < 0,01$). En Cerro Santa Lucía, el máximo de yemación floral ocurre 11 días antes respecto al máximo de floración ($t_s = 6,83$, $P < 0,01$), y éste último, 18 días antes del máximo de fructificación ($t_s = 10,82$, $P < 0,01$).

Duración. En las dos localidades, existe una alta correlación positiva entre la duración de la floración con la duración de la yemación floral, y negativa entre la duración de la fructificación y su inicio (Tabla IV.3.4). Esto significa

Tabla IV.3.3. Valores de correlación entre el máximo de cada una de las fenofases a cada nivel altitudinal, y el total para la comunidad vegetal de Cerro Diente (arriba) y Cerro Santa Lucía (abajo). YF= Yemación floral, FL= Floración, FR= Fructificación. Todos los coeficientes son significativos ($P < 0,01$).

NIVEL	Comparación		
	YF-FL	YF-FR	FL-FR
Cerro Diente			
I	0,854	0,586	0,724
II	0,830	0,544	0,712
III	0,779	0,717	0,921
TOTAL	0,768	0,606	0,804
Cerro Santa Lucía			
I	0,538	0,442	0,528
II	0,660	0,567	0,702
III	0,773	0,643	0,811
TOTAL	0,670	0,577	0,679

que una especie tendrá una floración más larga si presenta una yemación floral extendida, y que su fructificación será más larga si la inicia antes.

IV.3.4.- Discusión y Conclusiones sobre la Fenología.

Sin duda, el rasgo más destacado del período de actividad reproductiva de la Sierra de Los Baquales es su corta duración. Las fenofases de yemación floral, floración y fructificación están restringidas a un período de cerca de dos meses, menos de la mitad de lo reportado para los Andes de Chile central (Arroyo et al. 1981) y sur (Riveros 1991). Tal como en estas otras localidades de alta montaña chilenas, las fenofases reproductivas son más tardías a mayores alturas. Sin embargo, para un mismo piso de vegetación, la floración comienza antes en Cerro Diente, donde el clima es más riguroso, y se observó una respuesta más rápida y de mayor magnitud con nueva yemación floral y floración a mayores alturas luego de un período con clima muy inestable a mediados de la estación.

Para ambas localidades, las altas correlaciones de los inicios y máximos entre la floración y fructificación, sumado a los desfases hacia fines de temporada a mayores alturas de la ocurrencia de estas fenofases sugiere una fuerte limitación para la finalización de los procesos reproductivos antes del establecimiento de la cubierta de nieve invernal. Las altas correlaciones negativas entre el inicio de la fructificación y su duración está indicando que esta fenofase

Tabla IV.3.4. Matriz de correlación entre el inicio (i), máximo (m) y duración (d) de cada una de las fenofases para la comunidad vegetal de Cerro Diente (arriba) y Cerro Santa Lucía (abajo), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. YF= Yemación floral, FL= Floración, FR= Fructificación. (Cerro Diente: $r \geq 0,354$, $P < 0,01$; $r \geq 0,273$, $P < 0,05$; Cerro Santa Lucía: $r \geq 0,283$, $P < 0,01$; $r \geq 0,217$, $P < 0,05$).

Cerro Diente

	YFm	YFd	FLi	FLm	FLd	FRi	FRm	FRd
YFi	0,836	-0,249	0,696	0,635	-0,259	0,644	0,452	-0,587
YFm	-	0,177	0,711	0,762	-0,001	0,660	0,593	-0,526
YFd		-	0,127	0,278	0,574	0,095	0,304	0,025
FLi			-	0,895	-0,292	0,878	0,704	-0,701
FLm				-	-0,043	0,874	0,794	-0,682
FLd					-	-0,226	0,067	0,214
FRi						-	0,719	-0,854
FRm							-	-0,505

Cerro Santa Lucía

	YFm	YFd	FLi	FLm	FLd	FRi	FRm	FRd
YFi	0,758	-0,103	0,557	0,480	-0,117	0,545	0,422	-0,302
YFm	-	0,269	0,682	0,670	0,036	0,717	0,577	-0,384
YFd		-	0,220	0,450	0,602	0,317	0,430	0,018
FLi			-	0,811	-0,321	0,753	0,592	-0,488
FLm				-	0,061	0,741	0,679	-0,413
FLd					-	-0,034	0,199	0,307
FRi						-	0,738	-0,647
FRm							-	-0,103

está fuertemente limitada por la duración global de la temporada de crecimiento.

Las posiciones relativas de cada una de las fenofases (medidas como inicio o máximo) difiere en las dos localidades, siendo mayores las diferencias en Cerro Diente. Si la producción de frutos tiene un valor selectivo, la mayor diferencia dentro de las fechas de inicio y de las de máximo, sumado a una menor pendiente entre los máximos de las fenofases consecutivas en Cerro Diente relativo a Cerro Santa Lucía, sugiere que el gradiente climático estaría seleccionando las especies que poseen una mayor velocidad de maduración de sus frutos. Una respuesta selectiva opuesta, también esperable bajo estas condiciones, es el desarrollo de frutos persistentes. La alternativa intermedia, es decir especies con tiempos intermedios de maduración de frutos, no podrían existir bajo las condiciones de estacionalidad existentes en la Patagonia chilena. Las especies de compuestas, filogenéticamente limitadas a florecer a finales de la temporada (Kochmel y Handell 1986; Squeo et al. 1988), y con tiempos de maduración de frutos muy cortos, constituyen un ejemplo del primer tipo. Las especies con frutos carnosos (p.e., Pernettya spp, Empetrum rubrum) y que requieren más de una temporada para lograr la maduración de sus frutos, se encontrarían en el segundo caso.

La mayor duración de la floración por especie encontrada en Cerro Diente en comparación con Cerro Santa Lucía (37 días versus 32 días, $t_s = 2,41$, $P < 0,02$, t-test), a pesar de una

temporada 2 semanas más corta, podría estar relacionada con las condiciones climáticas. El inicio de la floración está determinado por la velocidad de desarrollo de las yemas florales, y ésta es controlada por el ambiente a través de su efectos sobre las tasas de asimilación y nutrición, así como la asignación de recursos a crecimiento vegetativo; lo que también redundaría en una floración más extendida (Primack 1985). Especies con capacidad de desarrollar sus yemas florales antes del deshielo, como Tristagma nivale, pueden florecer al comienzo de la temporada. La ubicación del período de floración a finales de la temporada, como las compuestas, sería el resultado de mayores requerimientos de tiempo para el desarrollo de sus yemas florales más que la consecuencia de períodos de fructificación cortos.

Una de los supuestos puestos a prueba es que los períodos de floración podrían modificarse como respuesta a la baja polinización. Se planteó que las restricciones filogenéticas sería un factor que limitaría tales desplazamientos. Las altas correlaciones entre las fenofases reproductivas sugiere que los desplazamientos en los períodos de floración estarían fuertemente limitados por otros factores adicionales.

Las restricciones ambientales al crecimiento y reproducción propuestos para las plantas de alta montaña de regiones extra tropicales, como lo son la duración del período sin nieve, establecen los límites en donde es mayor la probabilidad de que éstos ocurran (i.e., fin de los deshielos y aumento de la temperatura en la primavera, y la primeras nevazones

de otoño con la disminución de las temperaturas) (Arroyo et al. 1981; Primack 1985), están operando también en este sistema. Adicionalmente a esta limitación climática en los extremos de la temporada, durante los cortos veranos patagónicos, son frecuentes las tormentas con fuertes caídas de agua y/o nieve que interrumpen temporalmente los procesos reproductivos, provocando en algunos casos muerte masiva de yemas florales y flores.

En resumen, es este capítulo se ha mostrado que: a) los máximos de floración y fructificación están altitudinalmente desfasados en ambas localidades, ocurriendo más tardíamente a mayores alturas, b) al nivel de especie, la floración es más larga en Cerro Diente en comparación con Cerro Santa Lucía, pero no difieren en la duración de la fructificación, c) la floración y fructificación comienzan antes en Cerro Diente, a pesar de que el verano en que se realizó el estudio fue más cálido en Cerro Santa Lucía, d) el inicio y la duración de la floración de una especie están correlacionados con el desarrollo de las yemas florales y con la duración de la fructificación.

IV.4.- POLINIZACION

IV.4.1.- Insectos Antófilos.

En total se encontraron 121 especies de insectos antófilos en las dos localidades estudiadas (Tabla IV.4.1). Sólo el 19% de las especies es común a ambos cerros (Anexo VII.5). La riqueza de insectos antófilos es 2 veces mayor en Cerro Santa Lucía que en Cerro Diente (102 y 42 especies, respectivamente). En ambas localidades, los dípteros contribuyen sobre el 50% de la riqueza de especies antófilas, con gran representación de familias y géneros mientras que Coleoptera tiene menor diversidad. Las familias de insectos antófilos con más especies en ambos cerros son Tachinidae y Syrphidae (Diptera), y en Cerro Santa Lucía, Noctuoidea (Lepidoptera) (Anexo VII.5). El 36% y el 53% de las especies encontradas en Cerro Diente y Santa Lucía, respectivamente, sólo fueron colectadas una sola vez, indicando que muchas especies tienen muy baja abundancia y/o cortos períodos de actividad.

Los dípteros son más abundantes en las elevaciones bajas de Cerro Santa Lucía, donde sobre el 80% de todas las especies fue colectada en el nivel I, y sólo 8 especies se encuentran en el piso andino superior (nivel III) (Tabla IV.4.1). En Cerro Diente la situación se repite; menos

Tabla IV.4.1. Número de especies de insectos antófilos según orden y nivel altitudinal para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. DIP= Diptera, LEP= Lepidoptera, HYM= Hymenoptera, COL= Coleoptera. Cerro Diente: Nivel I= 450-700 msm, II= 700-900 msm, III= 900-1100 msm; Cerro Santa Lucía: Nivel I= 550-900 msm, II= 900-1150 msm, III= 1150-1300 msm. (*= corresponde a suma horizontal; #1 = número de especies con altura conocida = 40; #2 = número de especies con altura conocida = 86).

Nivel	DIP	LEP	HYM	COL	Total
Cerro Diente					
I	17 (54,8%)	6 (19,4%)	4 (12,9%)	4 (12,9%)	31 (77,5%)
II	19 (63,3%)	4 (13,3%)	7 (23,3%)	0 (0,0%)	30 (75,0%)
III	4 (44,4%)	2 (22,2%)	3 (33,3%)	0 (0,0%)	9 (22,5%)
Total	23 (54,6%)	7 (16,7%)	8 (19,1%)	4 (9,5%)	42(*) (#1)
Cerro Santa Lucía					
I	45 (59,2%)	14 (18,4%)	13 (17,1%)	4 (5,3%)	76 (88,4%)
II	19 (61,3%)	8 (25,8%)	4 (12,9%)	0	31 (36,1%)
III	8 (50,0%)	6 (37,5%)	2 (12,5%)	0	16 (18,6%)
Total	59 (57,8%)	26 (25,5%)	13 (12,8%)	4 (3,9%)	102(*) (#2)

del 20% de las especies de dípteros está presente en el nivel III y sólo 1 de ellas fué observada exclusivamente en este piso. Las familias con mayor número de capturas son Nemestrinidae y Syrphidae. Algunos individuos de Dasybasis spp. (Tabanidae), especies con altas densidades en ambos cerros, transportan abundante polen pero nunca se les observó visitando flores. Muchos de los taxa de dípteros de alta montaña son imperfectamente conocidos desde el punto de vista sistemático, sobre todo en las familias Empididae y Muscidae (Anexo VII.5). Muchas especies de dípteros son poco especializados en sus patrones de visita; por ejemplo, en Cerro Santa Lucía la especie Heleomyzidae-2 fue registrada visitando flores en 12 especies de plantas de 10 géneros y 6 familias, Phaoniinae-2 en 10 especies de plantas provenientes de 10 géneros y 5 familias, y Sericosoma pubipes registrada en 7 especies de planta de 6 géneros y 4 familias; y en Cerro Diente, Trichophthalma-2 fue observada en 6 especies de 5 géneros y 3 familias (Anexo VII.6).

En ambos cerros, los himenópteros poseen menos especies que los dípteros (Tabla IV.4.1). Presentan bajas densidades y están restringidos principalmente a las elevaciones menores estudiadas. Una alta proporción de los himenópteros estudiados corresponden a Apoidea (7 de 13 especies en Cerro Santa Lucía y 3 de 8 en Cerro Diente). Las especies de abejas pertenecen principalmente a las familias Colletidae y Megachilidae (Anexo VII.5).

En Cerro Santa Lucía, más del 50% de los himenópteros

fue capturado en la segunda quincena de Diciembre (temporada 1984-1985) cuando se alcanzaron las temperaturas más altas de ese verano (Anexo VII.3). De las 7 especies de abejas encontradas en esta localidad, Anthidium chibuti, Colletes patagonicus, y especies de Megachile son los taxa que aparecen con mayor regularidad. Leioproctus cyaneus por ejemplo, fue observado sólo en una ocasión en Sisyrinchium junceum en toda esa temporada de verano. En Cerro Diente, Bombus dahlbomii es claramente el himenóptero antófilo más frecuente (Anexo VII.6).

Al igual que los dípteros, el número de especies de himenópteros declina con la altura en Cerro Santa Lucía, excepto que la reducción de especies es menos abrupta. Si sólo se consideran las especies de abejas la declinación sería mucho más abrupta. En Cerro Santa Lucía, sólo dos especies de abejas están en el nivel II (Megachile sp.1 y Anthophoridae sp.1), y ninguna de ellas es común en esta altura. La única especie de himenóptero encontrado regularmente en el nivel III de Cerro Santa Lucía fue Hypodynerus sp.3, una avispa. Un patrón distinto se presenta en Cerro Diente, donde la mayor riqueza de especies de himenópteros antófilos ocurre en el nivel II (aún sólo considerando Apoidea). Sin embargo, la abundancia de Bombus dahlbomii, especie responsable de casi el 60% de las observaciones de 10 minutos con himenópteros, decae drásticamente con la altitud (i.e., 11, 4 y 1 en los niveles I, II y III respectivamente). La actividad de himenópteros en el nivel III está exclusivamente concentrada a

los días más cálidos de la temporada. Las especies de himenópteros muestran bajos niveles de especificidad, colectando polen y/o néctar de una gran variedad de fuentes, aunque muchas de las especies de plantas que ellas visitan pertenecen a la familia Papilionaceae (p.e., Adesmia spp., Lathyrus spp). Las especies de avispas son menos selectivas en sus fuentes de néctar que las de abejas. Ellas visitan miembros de Umbelliferae (p.e., Azorella spp.) sumado a las especies de Papilionaceae (Anexo VII.6).

Si se excluyen las 12 especies de Noctuoidea presentes en Cerro Santa Lucía, los lepidópteros poseen menos especies antófilas que himenópteros y dípteros en la Sierra de Los Baguales (Anexo VII.6, Tabla IV.4.1). Las especies de hábito nocturno están altamente representadas, mientras que las especies con vuelo diurno son generalmente más comunes. Las especies nocturnas fueron observadas en las pocas ocasiones en que las condiciones de viento eran calmas y las temperaturas nocturnas eran altas. Las especies de lepidópteros diurnos más abundantes en Cerro Santa Lucía fueron Colias vauthieri y Hypsochila argyrodice (Pieridae), y Yramea cytheris (Nymphalidae), mientras que en Cerro Diente otra Pieridae, Tatochila theodice, reemplaza en abundancia a H. argyrodice. En Cerro Santa Lucía, la riqueza de especies de lepidópteros declina más gradualmente con la elevación que dípteros e himenópteros, mientras que en Cerro Diente las especies de lepidópteros están concentradas en los dos niveles altitudinales inferiores.

Tal como se observó en los otros grupos, los individuos de las especies de lepidópteros diurnos son generalistas para elegir sus fuentes de néctar, lo que se refleja también en la carga polínica (Capítulo IV.5). Yramea cytheris fue registrada en por lo menos 30 y 27 especies de plantas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, las que provenían de 19 y 24 géneros, y 11 y 16 familias. Colias vaultheri visitó 19 y 8 especies proveniente de 12 y 6 géneros y 5 familias en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente respectivamente. Finalmente, en Cerro Santa Lucía Hypsochila argyrodice visitó 37 especies de plantas de 27 géneros y 13 familias, mientras que en Cerro Diente Tatochila theodice lo hizo en 15 especies provenientes de 15 géneros y 9 familias (Anexo VII.6).

En ambas localidades existen 4 taxa de Coleoptera antófilos, pero ninguno de ellos fue colectado en ambos cerros. En general, las especies de coleopteros antófilos son poco frecuentes y se les encuentra en los niveles inferiores de cada cerro.

Se planteó que el recurso de polinización biótico estaría limitado respecto a otras latitudes en los Andes, por lo que se comparará los resultados presentados aquí con lo señalado por Arroyo et al. (1982) para los Andes de Chile central. La localidad patagónica con mayor número de especies antófilas (Cerro Santa Lucía) presenta 2/3 del número de insectos en contrados por Arroyo et al. (1982). Sin embargo, los himenópteros son 1/4 en comparación con los Andes de Chile central. Los lepidópteros son casi el doble y el número

de especies de dípteros es levemente inferior.

IV.4.2.- Caracterización de los espectros de polinización.

Comparación entre localidades. Las 121 especies de insectos antófilos visitaron un total de 94 especies de plantas durante los dos veranos (Anexo VII.6); 73 plantas en Cerro Santa Lucía y 41 en Cerro Diente. En Cerro Santa Lucía, el 53% de las especies vegetales recibió visitas de vectores de polinización pertenecientes a un sólo orden, un 43% de dos órdenes y el 4% restante de tres órdenes de insectos antófilos. En Cerro Diente los valores correspondientes son: 47%, 31% y 23%, respectivamente.

Considerando la flora total estudiada, independientemente de los dos criterios utilizados (orden de polinizador más importante y polinizadores significativos), las secuencias de importancia de cada modo de polinización son: Cerro Diente: psicofilia - miofilia - melitofilia y Cerro Santa Lucía: miofilia - psicofilia - melitofilia. Considerando la abundancia de las plantas, este patrón se mantiene en Cerro Santa Lucía, sin embargo en Cerro Diente miofilia ocupa el primer lugar a nivel de ordenes significativos (Tabla IV.4.2).

Miofilia. En cuanto a presencia, los dípteros en Cerro Santa Lucía constituyen un orden significativo para más de 2/3 de las especies y el orden más importante para el 60%, mientras que en Cerro Diente son significativos en menos de

Tabla IV.4.2. Importancia relativa de los distintos ordenes de insectos antófilos, en términos de número (arriba) y cobertura de especies vegetales (abajo), según nivel altitudinal en la flora de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. Se muestran los resultados según los criterios visitante más importante y visitantes significativos.

Orden (es) visitante	CERRO DIENTE (n=41 spp) %				CERRO SANTA LUCIA (n=73 spp) %				
	Nivel	I	II	III	TOTAL	I	II	III	TOTAL
A nivel de especies de plantas									
Más importante									
Diptera	16.0	52.6	60.0	29.27	55.6	41.9	84.2	60.27	
Lepidoptera	80.0	47.4	0.0	65.85	35.6	48.4	10.5	32.88	
Hymenoptera	4.0	0.0	40.0	4.88	8.9	12.9	5.3	6.85	
Significativos									
Diptera	32.0	68.4	60.0	46.34	68.9	48.4	89.5	69.86	
Lepidoptera	88.0	68.4	0.0	80.49	48.9	64.5	31.6	52.05	
Hymenoptera	8.0	15.8	40.0	7.32	40.0	19.4	10.5	27.40	
Coleoptera	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0	2.44	
A nivel de cobertura vegetal									
Más importante									
Diptera	9.71	45.58	85.61	46.97	70.48	67.20	94.31	77.33	
Lepidoptera	90.15	45.99	11.99	49.38	27.24	32.58	5.69	21.84	
Hymenoptera	0.14	8.43	2.43	3.66	2.28	0.22	0.00	0.83	
Significativos									
Diptera	56.76	66.59	89.45	70.93	77.33	77.20	95.16	83.23	
Lepidoptera	93.38	61.73	33.33	62.81	76.42	60.32	30.60	55.78	
Hymenoptera	0.68	8.43	2.40	3.84	22.06	7.94	5.69	11.90	

la mitad de las especies y el más importante en el 29% (Tabla IV.4.2).

Las especies miofílicas representan el 84% de las familias de plantas estudiadas en Cerro Santa Lucía y el 43% en Cerro Diente (Tabla IV.4.3). En Cerro Santa Lucía, los dípteros son visitantes exclusivos del 27% de las familias de plantas, y el 9.5% en Cerro Diente. En las dos localidades analizadas, los dípteros visitan con mucha frecuencia especies de Senecio, Nassauvia, Leucheria, Bolax, Azorella, y especies de la familia Cruciferae en general.

El porcentaje de especies de plantas visitadas por dípteros es similar al porcentaje que representa la riqueza de especies de dípteros en la entomofauna de Cerro Santa Lucía. Sin embargo, en Cerro Diente existe porcentualmente casi la mitad de especies de plantas miofílicas comparado con las especies de dípteros (comparar Tabla IV.4.1 con IV.4.2).

Psicofilia. En Cerro Diente los lepidópteros son el orden de insecto visitante más importante en el 66% de las especies y es el responsable de al menos el 10% de las visitas en 81% de las especies estudiadas, comparado con el 33% y 52% de las especies en Cerro Santa Lucía (Tabla IV.4.2). Los lepidópteros visitan especies del 50% de las familias presentes en Cerro Santa Lucía y del 81% en Cerro Diente. La mayor importancia de la psicofilia en la localidad más cercana al Campo de Hielo Patagónico Sur también se observa al considerar el porcentaje de familias que son exclusiva o predominantemente visitadas por lepidópteros: 43% en Cerro Diente

Tabla IV.4.3. Número de especies de planta visitadas por dípteros (DIP), lepidópteros (LEP) e himenópteros (HYM) dentro de cada familia en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. Criterio: $\geq 10\%$ de las visitas.

Familia	Cerro Diente			Cerro Santa Lucía		
	DIP	LEP	HYM	DIP	LEP	HYM
AMARYLLIDACEAE	-	-	-	1	-	-
BERBERIDACEAE	-	2	-	1	-	1
CAMPANULACEAE	-	-	-	-	1	1
CARYOPHYLLACEAE	1	1	-	3	1	-
COMPOSITAE	10	11	1	16	17	-
CRUCIFERAE	-	1	-	2	1	-
ERICACEAE	1	1	-	-	-	-
GENTIANACEAE	-	-	-	2	-	-
GERANIACEAE	-	-	-	-	1	-
HYDROPHYLLACEAE	1	1	-	1	-	-
IRIDACEAE	-	3	-	1	2	1
LABIATAE	-	-	-	1	1	-
LOASACEAE	-	-	-	1	-	1
ONAGRACEAE	1	-	-	-	-	-
ORCHIDACEAE	-	-	1	-	-	-
OXALIDACEAE	1	1	-	-	1	-
PAPILIONACEAE	-	6	3	4	8	8
PLUMBAGINACEAE	-	1	-	1	-	1
POLEMONIACEAE	-	-	-	1	-	-
PORTULACACEAE	-	-	-	1	-	-
PRIMULACEAE	-	1	-	-	-	-
RANUNCULACEAE	2	2	-	2	1	1
ROSACEAE	-	1	-	1	-	1
RUBIACEAE	-	1	-	1	-	1
SANTALACEAE	-	1	-	-	2	1
SAXIFRAGACEAE	1	-	-	-	-	-
SCROPHULARIACEAE	-	2	-	2	1	2
SOLANACEAE	-	-	-	1	1	-
UMBELIFERAE	4	-	-	6	-	1
VALERIANACEAE	-	-	-	1	-	-
VIOLACEAE	-	1	-	1	-	-

versus 15% en Cerro Santa Lucía (Tabla IV.4.3). En las dos localidades, las mariposas efectúan un número significativo de visitas a especies de *Adesmia* spp., *Arjona* spp., *Hypochoeris incana*, *Lathyrus* spp., *Nardophyllun lanatum*, *Nassauvia* spp., *Perezia* spp. y *Oxalis* spp.

Considerando la cobertura de las especies, la psicofilia tiene una importancia relativa del 22% en Cerro Santa Lucía y 49% en Cerro Diente (Tabla IV.4.2). A pesar de lo anterior, el cuosiente entre la proporción de especies de plantas psicofílicas y la de especies de Lepidoptera, es más semejante en Cerro Santa Lucía (1,3 veces mayor) que a Cerro Diente (3,9 veces mayor) (2,1 y 4,8 veces mayor considerando el criterio $\geq 10\%$ de las visitas) (comparar Tabla IV.4.1 y IV.4.2).

Melitofilia. El tercero orden en importancia como visitante de plantas zoofílicas en las comunidades de alta montaña de la Sierra de Los Baguales es Hymenoptera. El 27% de las especies en Cerro Santa Lucía tienen como uno de sus ordenes de visitantes significativos a los himenópteros, mientras que sólo el 7% en Cerro Diente. Al considerar el criterio del orden de insectos visitante más importante, sólo el 7% y el 5% de las especies son melitofílicas en Cerro Santa Lucía y Diente respectivamente (Tabla IV.4.2). Las abejas y avispa visitan el 46% y el 14% de las familias de plantas en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, pero no existen familias en que melitofilia sea el modo de polinización exclusivo o predominante, salvo en Orchidiaceae de Cerro Diente (Tabla IV.4.3).

El porcentaje de plantas visitadas por himenópteros es menor al porcentaje de estos insectos en ambos cerros (comparar Tabla IV.4.1 con IV.4.2). Esto sugiere una mayor especialización que Lepidoptera y Diptera.

Constancia de la interacción. Una forma de analizar la constancia de las plantas por sus polinizadores es comparando el orden de insecto visitante más importante para cada especie de planta que se encuentra en los dos cerros (Tabla IV.4.4). El 60% de las especies de plantas comunes a ambos cerros, los que están separados por 40 km, cambian de modo de polinización (criterio: orden más importante). De ellas, un 20% cambia hacia miofilia desde Cerro Santa Lucía a Cerro Diente y un 40% cambia hacia psicofilia. Ahora, si se compara la similitud en los vectores de polinización (Ec. III.4.2) entre Cerro Santa Lucía y Cerro Diente para estas especies (Anexo VII.6), con la similitud que presentan dos especies tomadas al azar de cada comunidad (medelo nulo), el 20% de las especies son más similares en los espectros de polinización que el modelo nulo, el 60% de las especies tiene igual similitud e inclusive un 20% tiene vectores de polinización más distintos (Tabla IV.4.4). Este patrón también se observa al comparar especies de los Andes de Chile Central (Arroyo et al. 1982) con especies muy cercanas de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente. Por ejemplo, Lathyrus magellanicus (Papilionaceae) es visitado principalmente por Hypsochila argyrodice en Cerro Santa Lucía, y por Tatochila theodice en Cerro Diente. A los 33°S, Lathyrus subandinus, una especie muy

Tabla IV.4.4. Orden de insecto visitante más importante para especies comunes a Cerro Diente y Cerro Santa Lucía. Se indica además el valor de similitud en el espectro de polinización.

Nombre especie	Cerro Diente	Cerro Santa Lucía	Similitud (*)
<i>Adesmia pumila</i>	Lep	Him	0.91 @
<i>Adesmia salicornioides</i>	Dip	Lep	0.00 #
<i>Adesmia villosa</i>	Dip	Dip	0.90 @
<i>Armeria maritima</i>	Lep	Dip	0.08 #
<i>Azorella monantha</i>	Dip	Dip	0.92 @
<i>Berberis empetrifolia</i>	Lep	Dip	0.05 #
<i>Calceolaria biflora</i>	Lep	Dip	0.21
<i>Cerastium arvense</i>	Dip	Dip	0.64
<i>Chiliotrichium difusum</i>	Lep	Dip	0.00 #
<i>Erigeron leptopetalus</i>	Lep	Dip	0.64
<i>Hypochaeris incana</i>	Lep	Lep	0.79
<i>Leucheria leontopodioides</i>	Dip	Dip	0.80
<i>Nassauvia megellanica</i>	Dip	Lep	0.51
<i>Oreopolus glacialis</i>	Dip	Dip	0.75
<i>Oxalis enneaphylla</i>	Dip	Lep	0.29
<i>Phacelia secunda</i>	Lep	Dip	0.42
<i>Phaiophleps biflora</i>	Lep	Lep	1.00 @
<i>Ranunculus peduncularis</i>	Lep	Dip	0.20
<i>Senecio magellanicus</i>	Dip	Lep	0.57
<i>Vicia magellanica</i>	Lep	Lep	0.63

(*) se indica al lado de cada similitud cuando el valor de similitud es mayor (@) y menor que la comunidad (#), en caso contrario la similitud es igual que la comunidad.

emparentada, es exclusivamente visitada por himenópteros de la familia Megachilidae. Este mismo patrón se repite en otros géneros (p.e., Adesmia, Viola).

Estos resultados demuestran que la relación planta - polinizador es poco constante entre localidades.

Gradientes altitudinales. Independiente del criterio de importancia considerado, las plantas visitadas por lepidópteros disminuyen hacia los niveles altitudinales superiores de ambos cerros, salvo en el Cerro Santa Lucía donde hay un máximo en el nivel II (65% de la especies son psicofílicas en este nivel) (Tabla IV.4.2). Las plantas visitadas por dípteros aumentan con la altura en los dos cerros; siendo miofílicas, cerca del 90% y 60% de las especies del nivel III de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, respectivamente.

A diferencia de la psicofilia que disminuye con la altitud y la miofilia que aumenta, las especies visitadas por himenópteros siguen un patrón distinto en los dos cerros. Mientras en Cerro Santa Lucía disminuyen a mayores alturas, similar a lo señalado para otras latitudes (p.e., Arroyo et al. 1985a), en Cerro Diente aumentan (Tabla IV.4.2). Esto se debería al aumento en la inespecificidad de las plantas, a la baja actividad de visita general, y a la gran actividad de visita y capacidad de desplazamiento de los himenópteros en condiciones climáticas inusualmente buenas (i.e, temperatura y radiación alta, sin viento) en comparación con los otros grupos de insectos antófilos, y gracias a su conducta de visitar más flores en una planta que las mariposas (Squeo, obs.

pers.) junto con disputar agresivamente territorios con las mariposas (Arroyo, obs.pers.).

Al considerar la cobertura de las plantas, la melitofilia y la psicofilia tienen un patrón semejante al del número de especies en ambos cerros (Tabla IV.4.2). Melitofilia disminuye en el nivel III en ambas localidades, pero mientras el máximo de melitofilia en Cerro Santa Lucía se encuentra en el nivel I, en Cerro Diente es en el II. En el nivel I de Cerro Diente, psicofilia es el claramente el mecanismo más importante (sobre el 90%, con ambos criterios). Miofilia es el mecanismo más importante en los otros dos niveles altitudinales de Cerro Diente y en los 3 niveles de Cerro Santa Lucía con ambos criterios.

Morfología floral: En la tabla IV.4.5 se resume las características florales de 64 especies de plantas de la Sierra de Los Baguales. Si bien esta información se usa en el Capítulo IV.5, puede analizarse en relación a los mecanismos de polinización a nivel comunitario. El valor promedio de la profundidad de la corola es relativamente alto (6,1 mm), lo que estaría relacionado con la alta incidencia de psicofilia en estas comunidades. Además de las mariposas, especies de dípteros de la familia Syrphidae poseen aparatos bucales chupadores mayores que 6 mm. Las flores de las compuestas son en promedio 1,4 a 2,6 mm más largas que en el resto de las especies, pero no son estadísticamente significativas (Tabla IV.4.5, Anexo VII.7). Los colores florales más importantes son el amarillo (33%) y blanco (28%), y casi el 27% de las

especies posee manchas o colores contrastantes. El 55% de las especies posee una corola cerrada y el 70% algún grado de organización en inflorescencia.

Los parámetros florales están parcialmente relacionados con los mecanismos de polinización de las especies (Tabla IV.4.6). En las dos localidades estudiadas, las flores de especies cuyos visitantes más importantes son dípteros o lepidópteros son de preferencia amarillas o blancas, mientras que las visitadas por himenópteros son amarillas o azul/violeta. En Cerro Santa Lucía, sólo la profundidad promedio de la corola es significativamente mayor en las especies psicofílicas comparada con las miofílicas, y no existen diferencias significativas al comparar la altura de anteras o de estigmas. En Cerro Diente, ninguna comparación fue significativa (ver Tabla IV.4.6). En las dos localidades, el 66,7% de las especies psicofílicas posee corolas cerradas, mientras que no existe una tendencia clara en las miofílicas o en no visitas. Las escasas especies melitofílicas poseen corola cerrada. No hay tendencias claras en el tipo de organización de las flores.

En este capítulo se ha mostrado que: a) la entomofauna de Cerro Diente es más pobre que la de Cerro Santa Lucía; b) en general, la relación planta-polinizador es inespecífica; c) los espectros de polinización cambian con la altitud y hacia el oeste; d) ocurren cambios paralelos en los mecanismos de polinización dentro de especies individuales lo que se refleja en la inconstancia entre localidades.

Tabla IV.4.5. Resumen de parámetros de morfología floral para 64 especies de la Sierra de Los Baquales, Patagonia chilena. Datos en extenso en Anexo VII.7. Número de especies de compuestas= 15.

	Todas spp		Compuestas		S/Compuestas	
	Prom.	d.e.	Prom.	d.e.	Prom.	d.e.
Profundidad Corola	6,09	3,55	7,17	2,77	5,76	3,72
Altura Anteras	5,01	2,97	6,57	2,62	4,54	2,93
Altura estigmas	5,34	3,28	7,33	3,07	4,73	3,12

Color flor: Amarillas 32,8%, Blancas= 28,1%, Rosadas= 17,2%, Azul y púrpura= 14,1%, Verde= 7,8% de las especies.

Flores con ornamentos (manchas o estructuras con color secundario contrastante)= 26,6% de las especies, Sin= 74%.

Corola abierta= 32,8%, parcialmente cerrada= 54,7%, cerrada= 12,5% de las especies.

Agrupación de la flores: Inflorescencia compacta= 31,3%, Inflorescencia laxa= 34,4, Flores solitarias= 29,7% de las especies.

Comparación:

Compuestas - Resto: Prof. Corola (ts= 1,58 n.s., t-test); Alt. Anteras (ts= 2,55 n.s.); Alt. Estigma (ts= 2,86 n.s.).

Tabla IV.4.6. Relación entre los mecanismos de polinización (criterio visitante más importante) y parámetros florales para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baquales, Patagonia chilena. Dipt= diptera, Hym= hymenoptera, Lep= lepidoptera, S/vis= sin visitas. (*)= valores es mm. (**)= medido desde la base de la corola.

	Cerro Diente				Cerro Santa Lucía			
	Dipt	Hym	Lep	S/vis	Dipt	Hym	Lep	S/vis
Nº especies consideradas	9	2	18	12	27	3	18	13
A. Color								
Azul/violeta	0,0	50,0	11,1	25,0	11,1	33,3	16,7	15,4
Verde	11,1	0,0	0,0	8,3	7,4	0,0	0,0	23,1
Amarillo	33,3	50,0	38,9	16,7	37,0	66,7	33,3	23,1
Rosado	11,1	0,0	22,2	16,7	11,1	0,0	22,2	15,4
Blanco	44,4	0,0	27,8	33,3	33,3	0,0	27,8	27,0
B. Profundidad Corola (*)								
Promedio	5,61	3,50	7,89	4,67	4,53	5,50	8,33	5,62
Varianza	13,93	0,25	13,24	8,68	7,90	1,17	10,67	14,39
C. Altura Anteras (*)(**)								
Promedio	4,64	3,00	6,42	4,25	3,83	4,83	6,36	3,85
Varianza	4,82	0,00	9,48	10,48	6,63	0,72	9,55	8,36
D. Altura Estigma (*)(**)								
Promedio	4,70	3,25	6,92	4,71	4,13	5,50	7,03	3,77
Varianza	5,94	0,06	11,98	12,10	9,34	1,17	11,29	7,49
E. Apertura Corola								
Abierta	55,6	0,0	16,7	41,7	40,7	0,0	16,7	53,9
Intermedia	0,0	0,0	16,7	8,3	3,7	0,0	16,7	23,1
Cerrada	44,4	100,0	66,7	50,0	55,6	100,0	66,7	23,1

Continuación Tabla IV.4.6

	Cerro Diente				Cerro Santa Lucía			
	Dipt	Hym	Lep	S/vis	Dipt	Hym	Lep	S/vis
F. Organización Flores								
Solitaria	33,3	50,0	27,8	33,3	22,2	66,7	38,9	38,5
Inf. Laxa	22,2	0,0	50,0	8,3	37,0	33,3	33,3	38,5
Inf. Compacta	44,4	50,0	22,2	58,3	40,7	0,0	27,8	23,1

Comparación:

- Profundidad Corola. Cerro Diente: Lep-Dipt (ts= 1,51 n.s.); Lep-S/vis (ts= 2,67 n.s.). Cerro Santa Lucía: Lep-Dipt (ts= 4,04, P < 0,05); Lep-S/vis (ts= 2,08 n.s.).

- Altura Anteras. Cerro Diente: Lep-Dipt (ts= 1,73 n.s.); Lep-S/vis (ts= 1,83 n.s.). Cerro Santa Lucía: Lep-Dipt (ts= 2,87 n.s.); Lep-S/vis (ts= 2,32 n.s.).

- Altura Estigmas. Cerro Diente: Lep-Dipt (ts= 1,93 n.s.); Lep-S/vis (ts= 1,71 n.s.). Cerro Santa Lucía: Lep-Dipt (ts= 2,94 n.s.); Lep-S/vis (ts= 2,97 n.s.).

IV.4.3.- Tasa de actividad de los insectos antófilos.

En ambas localidades, menos de 1/6 de las observaciones de 10-minutos presentó actividad de insectos. Las tasas de visita registradas (corregidas) fueron muy bajas (Tabla IV.4.7). La mayor tasa de visita se presentó en el nivel I de Cerro Santa Lucía ($2.104 \cdot 10^{-3}$ visitas/flor/minuto) y la más baja en el nivel III de Cerro Diente ($2.09 \cdot 10^{-4}$ visitas/flor/minuto).

Las tasas de visita disminuyen con la altitud en ambos cerros, pero sólo en forma significativa en Cerro Santa Lucía, siendo mayor las tasas en el nivel I que en el III (Tabla IV.4.7). La actividad en el piso inferior de Cerro Santa Lucía es significativamente mayor que en el de Cerro Diente pero no se encontró diferencias en los niveles III de cada cerro.

La longevidad floral y su contribución a la probabilidad de polinización. Después de mostrar que en ambos cerros que disminuyen las tasas de visita a mayores alturas y que los espectros de polinización cambian entre Cerro Diente y Cerro Santa Lucía surge la pregunta de si las plantas "compensan" la disminución de la actividad a través de la longevidad floral. En Cerro Diente, la mayoría de las especies tienen abiertas sus flores entre 7,9 y 8,8 días, más que el doble de lo encontrado en Cerro Santa Lucía (3,4 a 4,1 días) (Anexo VII.8). La diferencia se mantiene si se excluye a las Compositae, 6,4 a 7,7 días en Cerro Diente versus 2,8 a 3,3

Tabla IV.4.7. Promedio observado y corregido (#) del número de visitas/ flor/ minuto para cada nivel altitudinal en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. Bajo cada media y entre paréntesis se indica la desviación estandar. #= tomando en cuenta los días de lluvia.

Rango de Altura (msm)	# Obs. de 10 minutos	N° Visitas/ Flor/ Minuto		Temperatura de Polinización (°C)
		Observadas (*10 ⁻³)	Corregidas# (*10 ⁻³)	
Cerro Diente				
450 - 700	1473	2,437 (9,2)	1,542 (7,4)	7,78
700 - 900	651	1,777 (7,2)	1,122 (5,8)	6,90
900 - 1100	131	0,361 (2,0)	0,209 (1,6)	6,11
Cerro Santa Lucía				
550 - 900	1627	2,373 (8,0)	2,104 (7,6)	12,09
900 - 1150	761	1,378 (7,4)	1,222 (6,9)	9,17
1150 - 1300	530	1,178 (6,8)	1,045 (6,4)	7,22

- Cerro Diente (#): H= 3,983, P = 0,137, Kruskal-Wallis test.
- Cerro Santa Lucía (#): H= 14,469, P < 0,01, Kruskal-Wallis test; Nivel I vs III: ts= 4,53, P < 0,01, Wilcoxon two-sample test.
- Cerro Diente vs Cerro Santa Lucía (#) Nivel I: ts= 2,89, P < 0,01; Nivel III: ts= 1,785, P = 0,07, Wilcoxon two-sample test.

días en Cerro Santa Lucía. A pesar de la tendencia a aumentar la longevidad hacia la localidad más cercana del Campo de Hielo Patagónico Sur, no había diferencias entre los dos niveles altitudinales inferiores de Cerro Diente (con compuestas: $Z= 1,24$, $P= 0,11$; sin compuestas: $Z= 1,57$, $P = 0,06$, Mann-Whitney U-test). La misma situación se repitió en Cerro Santa Lucía (con compuestas: $H= 1,21$, $P= 0,55$; sin compuestas: $H= 1,01$, $P= 0,60$; Kruskal-Wallis test). Al nivel comunitario, por lo tanto, en las dos montañas analizadas, la longevidad floral sería relativamente invariable a lo largo de los dos gradientes altitudinales.

A nivel de especie en Cerro Santa Lucía, la longevidad floral al nivel de especie. La longevidad floral de Cerastium arvense en el nivel III fue el doble que en el nivel I. Las flores de Adesmia villosa permanecieron abiertas por más de 5 días en el II en contraste con un día en el nivel I. Adesmia parvifolia (1.0 a 1.5 días, del nivel I al II) y Sisyrinchium nanum (1.0 a 1.4 días, del nivel I al II). No se tienen datos para especies compartidas entre el nivel I y II de Cerro Diente. Los datos para Cerro Santa Lucía muestran que la longevidad floral aumenta con la elevación a nivel específico. Uniendo datos de las 6 especies compartidas entre las dos localidades (Anexo VII.8), la longevidad de una flor está negativamente correlacionada con la temperatura promedio del aire en que estuvo abierta, siendo la situación descrita por el modelo exponencial negativo (Longevidad floral = $127,56 * T^{-1,27}$, $r= -0,62$, $n= 84$, $Fs= 50,72$, $P < 0,05$). Es decir, a

mayor temperatura promedio (T) menor es la longevidad de una flor.

Las tasas de visita fueron combinadas con la estimación de la longevidad a cada nivel altitudinal usando las T°d promedio de verano, obteniéndose la probabilidad relativa de polinización (Tabla IV.4.8). A diferencia de lo encontrado por Arroyo et al. (1985a) en Chile central, se observa una disminución en la probabilidad de polinización biótica con la altura y hacia el oeste. Por lo tanto, en las cordilleras patagónicas una flor tiene menor probabilidad de ser polinizada si se encuentra en el piso andino superior relativo al piso subandino, o en Cerro Diente relativo a Santa Lucía.

El efecto de las variables ambientales sobre las tasas de visita y probabilidad de polinización. Se planteó que las condiciones climáticas influirían en las tasas de polinización, resultando en menores tasas a mayor altitud y hacia el oeste. Si esto es efectivo, debería encontrarse una relación entre las tasas de visita y las variables climáticas. Las visitas de los insectos antófilos aumentan con la temperatura, con máximos sobre los 20°C (Tabla IV.4.9). Las temperaturas más frecuentes en cada nivel altitudinal son menores a los 20°C (Fig. IV.4.1), siendo más altas en Cerro Santa Lucía (ver Capítulo IV.1).

En Cerro Santa Lucía, a temperaturas bajas (rango 0 a < 10°C) se encontró mayor nivel de actividad en los niveles superiores de elevación, situación que se invierte a mayores temperaturas (Tabla IV.4.9). Esto sugiere que los insectos

Tabla IV.4.8. Probabilidad de polinización estimada considerando la tasa de visita corregida y la longevidad floral para cada nivel altitudinal (Prom.) en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. Prob.Pol= probabilidad de polinización relativa, estimada utilizando como estadígrafo al promedio del ordenamiento ("rank") de cada unidad de muestreo. Las letras iguales al lado de cada valor de Prob.Pol. indican que no existe diferencia significativa entre esas muestras.

	Cerro Diente		Cerro Santa Lucía	
	Prom.	Prob.Pol.	Prom.	Prob.Pol.
Nivel I	0,131	0,93b	0,087	1,00a
Nivel II	0,100	0,91b	0,042	0,92b
Nivel III	0,019	0,86c	0,038	0,92b

Comparaciones:

- Nivel I y III, en Cerro Santa Lucía: $t_s = 14,80$, $P < 0,01$; en Cerro Diente: $t_s = 15,88$, $P < 0,01$ (Mann-Whitney U-test).
- Cerro Santa Lucía y Cerro Diente en Nivel I: $t_s = 6,61$, $P < 0,01$; en Nivel II: $t_s = 1,12$, $P > 0,05$; en Nivel III: $t_s = 3,54$, $P < 0,01$ (Mann-Whitney U- test).

Tabla IV.4.9. Proporción de observaciones de 10 minutos con actividad según temperatura para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. #= corresponde a la temperatura registrada durante los períodos de 10 minutos de observación. @= incluyendo las observaciones en que no se registró la temperatura.

Rango de temperatura #	Cerro Diente			Cerro Santa Lucía		
	I	II	III	I	II	III
0° a < 10°C	11,02	0,00	0,00	0,00	2,13	9,21
10° a < 20°C	15,35	11,21	3,31	14,14	8,19	10,30
≥ 20°C	17,35	30,00	14,29	28,11	2,13	9,21
Total @	15,63	13,32	3,82	19,91	11,43	11,70

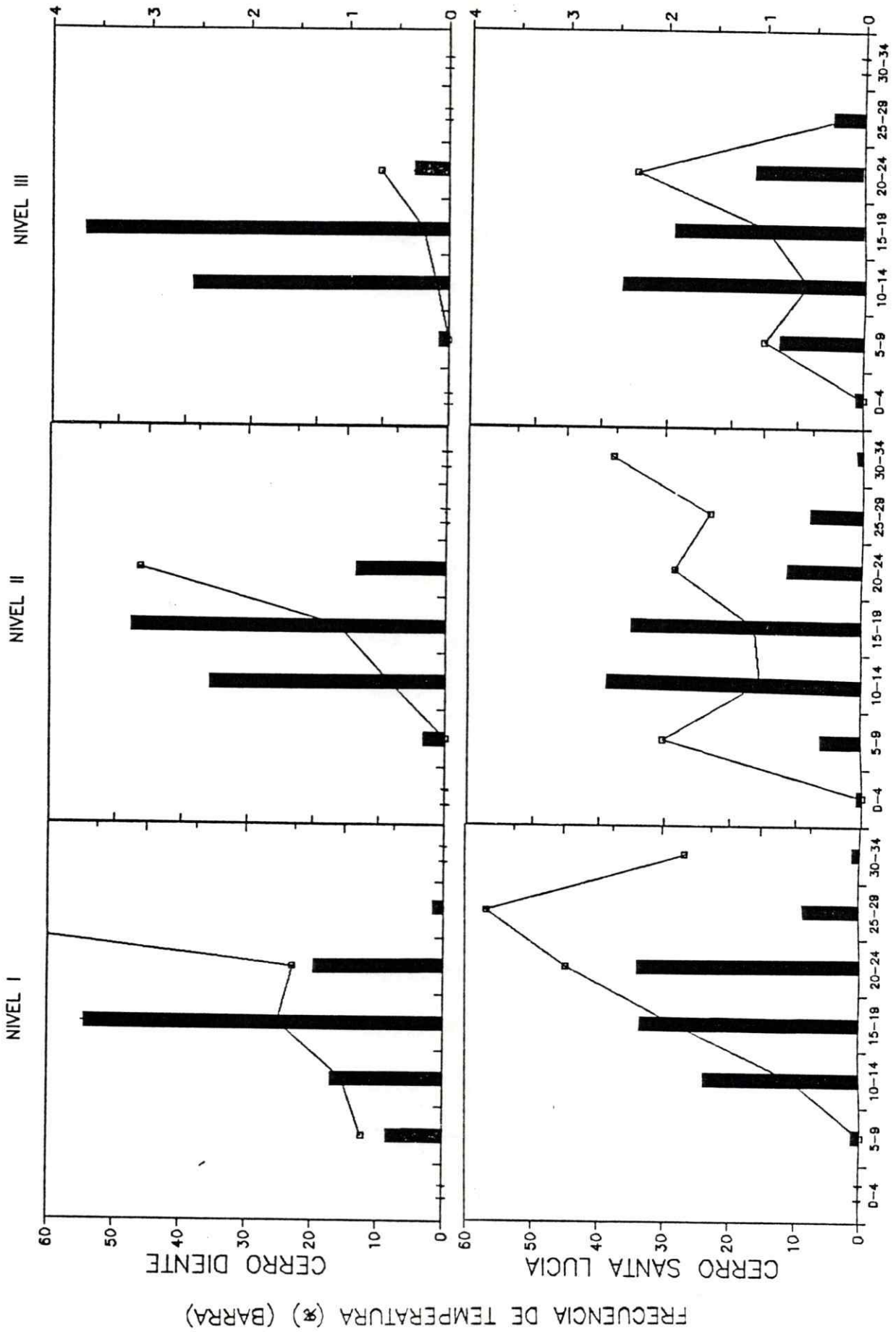
Tabla IV.4.10. Matriz de correlación de Spearman entre la tasa de visita ajustada total (TASA TOT), tasa de himenópteros (TASA HYM), lepidópteros (TASA LEP) y dípteros (TASA DIP), temperatura media diaria promedio (TEMP VER) y temperatura promedio de observación (TEMP OBS) para la Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. Cada valor corresponde al promedio para cada nivel altitudinal en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía.

	TEMP VER					
TEMP VER	1,000	TEMP OBS				
TEMP OBS	0,771	1,000	TASA TOT			
TASA TOT	0,886	0,943	1,000	TASA HYM		
TASA HYM	0,086	0,429	0,200	1,000	TASA LEP	
TASA LEP	0,771	0,886	0,943	-0,029	1,000	TASA DIP
TASA DIP	0,464	0,116	0,319	0,174	0,058	1,000

Valor crítico ($\alpha = 0,05$): (1-cola) = $\pm 0,7397$, (2-colas) = $\pm 0,8117$

Figura IV.4.1. Tasa de polinización estimada (línea) y frecuencia de temperatura de observación (barra) versus la temperatura de observación para cada nivel altitudinal de Cerro Diente (arriba) y Cerro Santa Lucía (abajo), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Cerro Diente: Nivel I = 450 - 700 msm, Nivel II = 700 - 900 msm, Nivel III = 900 - 1100 msm. Cerro Santa Lucía: Nivel I = 550 - 900 msm, Nivel II = 900 - 1150 msm, Nivel III = 1150 - 1300 msm.

TASA DE POLINIZACION (*10⁻³) (LINEA)



TEMPERATURA (°C)

que habitan en los niveles superiores son más tolerantes a las bajas temperatura relativo a las especies que habitan los niveles inferiores.

Considerando ahora las tasas de visita, la tasa promedio por piso, y la de lepidópteros están positivamente correlacionadas con la $T^{\circ}d$ y temperaturas de observación promedio por piso (Tabla IV.4.10). Sin embargo, estas relaciones no se cumplen para la actividad de dípteros y himenópteros. La correlación entre la tasa total y la temperatura resulta de la actividad de lepidópteros.

La tabla IV.4.11 examina la dependencia sobre la tasa de visita de la temperatura, velocidad del viento y la nubosidad, considerando las variables climáticas registradas durante los períodos de 10 minutos. Las tasas de visita incrementan con la temperatura y disminuyen con la nubosidad en ambos cerros, mientras que sólo en Cerro Santa Lucía decrecen significativamente con incrementos en la velocidad del viento.

Debido a que la temperatura media diurna de Cerro Diente es menor a la de Cerro Santa Lucía al comparar cualquier altura o piso de vegetación (Capítulo IV.1), la reducción de las tasas de visita podría deberse a eso. El aumento de la tasa de visita con un incremento de $20^{\circ}C$ es $2.1 \cdot 10^{-3}$ y $1.9 \cdot 10^{-3}$ visita/flor/minuto, para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía (Tabla IV.4.11). Utilizando las tasas de visita y temperaturas de polinización por piso de vegetación señaladas en la Tabla IV.4.7, las tasas de visita promedio aumentarían en $25 \cdot 10^{-3}$ y $5 \cdot 10^{-3}$ visita/flor/minuto con un incremento en

Tabla IV.4.11. Resumen de los efectos de variables ambientales en las tasa de visita. Sierra de Los Baguales, Patagonia, Chile. Media y desviación estandard (d.e.) están amplificadas por 10^3 .

Temperatura		0 a <10°C	10 a <20°C	≥ 20°C	
Cerro Diente (n= 2230)	Media	1,08	1,93	3,14	
	d.e.	5,26	8,20	9,54	
	n	141	1700	389	
	Kruskal-Wallis test	H= 6,108		P= 0,047 *	
Cerro Santa Lucía (n= 2750)	Media	1,25	1,33	3,12	
	d.e.	9,66	6,56	9,28	
	n	140	1718	892	
	Kruskal-Wallis test	H= 36,455		P < 0,001 **	
Velocidad Viento		Calmo	Brisa	Viento	Ventolera
Cerro Diente (n= 2252)	Media	2,45	2,15	2,13	0,80
	d.e.	8,05	8,15	9,07	7,89
	n	582	813	695	162
	Kruskal-Wallis test	H= 7,176		P= 0,067 n.s.	
Cerro Santa Lucía (n= 2823)	Media	2,97	1,91	0,82	0,24
	d.e.	10,55	7,23	4,55	1,70
	n	632	1479	611	101
	Kruskal-Wallis test	H= 22,272		P < 0,001 **	
Nubosidad		Sol	Parcial	Cubierto	
Cerro Diente (n= 2255)	Media	2,68	1,72	0,46	
	d.e.	9,35	6,75	5,11	
	n	1503	335	417	
	Kruskal-Wallis test	H= 20,966		P < 0,001 **	
Cerro Santa Lucía (n= 2819)	Media	2,27	1,60	0,77	
	d.e.	8,30	6,40	4,98	
	n	1599	732	588	
	Kruskal-Wallis test	H= 23,068		P < 0,001 **	

20°C, en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, respectivamente. La nubosidad y velocidad del viento no explican la disminución de las tasas de visita con la altitud (i.e., la nubosidad no cambia con la altura y la velocidad del viento no resultó significativa para Cerro Diente). Por lo tanto otros factores que determinarían la disminución de las tasas de visita con la altitud (p.e., las características de los taxa involucrados en la interacción).

En resumen: a) las tasas de visita disminuyen con la altitud y hacia el oeste; b) la longevidad floral está inversamente relacionada con la temperatura; c) la disminución en las tasas de visita no es totalmente compensada con los incrementos de longevidad floral; d) las tasas de visita son afectadas significativamente por las variables climáticas y; e) la disminución de la temperatura a mayores alturas no explica completamente la disminución de las tasas de visita.

IV.4.4.- Discusión y Conclusiones sobre la Polinización.

Inicialmente se planteó que, como consecuencia de las condiciones climáticas rigurosas que presenta la Sierra de Los Baquales se esperaría encontrar a mayores alturas y hacia el oeste: a) mecanismos de polinización desplazados hacia miofilia y psicofilia y, b) menores tasas de visita. Del mismo modo, bajo estas condiciones también se esperaría una tendencia hacia la inespecificidad en la relación planta-polinizador.

Mecanismos de polinización. Las flores de plantas zoofí-

licas que habitan en la alta montaña de la Sierra de Los Ba-guales, y a diferencia de otras localidades andinas de lati-tudes menores (p.e., Arroyo et al. 1982, 1985a, 1987; Riveros 1991), son visitadas exclusivamente por insectos, siendo la miofilia y psicofilia los principales mecanismos de poliniza-ción en términos de número de especies y cobertura, mientras que melitofilia y carantofilia ocupan el tercer y cuarto lugar en importancia.

Los estudios de polinización a nivel comunitario en am-bientes de alta montaña realizados con la metodología pro-puesta por Arroyo et al. (1982) muestran que miofilia y meli-tofilia son los principales mecanismos de polinización en esos ambientes (p.e., Andes a los 33°S, Arroyo et al. (1982); montañas de New Hampshire de USA a los 44°N, McCall (1986); Andes a los 18°S, Arroyo et al. (1987); Montañas Snowy de Australia a los 36°S, Inouye y Pyke (1988); Andes a los 40°S, Riveros (1991)). Estudios comunitarios realizados con otras metodologías, también muestran la importancia de miofilia y melitofilia en esos ambientes de alta montaña (p.e., montañas de Nueva Zelandia, Primack 1983; montañas Rocallosas en Colorado (USA), Moldenke y Lincoln 1979).

Miofilia y melitofilia están dentro de los primeros dos mecanismos bióticos de polinización en todas las comunidades de altamontaña. Sin embargo, miofilia incrementa con la al-titud en los sitios en que se dispone de información, mien-tras que melitofilia disminuye. Melitofilia es el mecanismo de polinización más importante en los ambientes más cálidos.

Estas tendencias en los mecanismos bióticos de polinización estarían relacionadas con la resistencia diferencial de los diferentes órdenes de insectos a las condiciones climáticas (Watt 1968, Heinrich 1975, Heinrich y Pantle 1975) y de disponibilidad de recursos. La misma explicación dada por Arroyo et al. (1982) para explicar el aumento de miofilia y psicofilia con la altitud en Chile central, puede ser usada para explicar el aumento en importancia de estos mecanismos de polinización a latitudes mayores que 45° en los ambientes de alta montaña. Ellos propusieron que en ambientes con bajas temperaturas, los polinizadores con alta demanda energética (p.e., himenópteros) tenderían a ser reemplazados por vectores con menores demandas de energía, como dípteros y lepidópteros.

Adicionalmente, los cambios altitudinales en las dos localidades de la Sierra de Los Baguales sugieren que los lepidópteros son menos tolerantes a las condiciones ambientales presentes en el piso andino superior (i.e., bajas temperaturas y radiación, vientos fuertes, etc.) relativo a los dípteros, mientras que los lepidópteros son claramente más activos hacia las localidades más cercanas al Campo de Hielo Patagónico Sur (con mayor humedad).

Constancia de la interacción. La relación planta -polinizador está fuertemente influenciada por las variables físicas del ambiente. La variación en los polinizadores de cada taxa sigue la tendencia registrada a nivel comunitario, lo que sugiere una relación difusa entre las plantas y sus poli-

nizadores. Un ambiente con condiciones climáticas extremas favorecería a especies generalistas en la relación planta-polinizador más que a especialistas. Por ejemplo, las menores tasas de visita y alta frecuencia de frentes de mal tiempo dentro de la estación de crecimiento encontradas en Cerro Diente, podría haber seleccionado el mayor período de floración y con ello una menor especificidad en la relación planta-polinizador.

Por otro lado, aparentemente hay una tendencia similar hacia menor especificidad en las especies que habitan en las zonas templadas del hemisferio sur respecto al norte; por ejemplo, Inouye y Pyke (1988) muestran que las longitudes de las corolas en especies de altamontaña de Australia son significativamente más cortas que en localidades del hemisferio norte (2,6 mm comparado con 7,7 mm en Colorado (USA) y con 9,1 mm en Austria). Si bien la longitud promedio de las corolas para la Sierra de Los Baguales (6,1 mm) es cercano a los valores para el hemisferio norte, la diferencia promedio entre la longitud de la corola y anteras o estigma es cercana a 1 mm, sumado a que el 45% de las flores poseen corolas abiertas o parcialmente abiertas. Sin embargo, las especies psicofílicas poseen corolas significativamente más profundas que las miofílicas, lo que sugiere una correlación entre mecanismo de polinización y longitud de corola.

Los dos colores de flores más importantes de la Sierra de Los Baguales, así como: en ocho distintas latitudes a lo largo de los Andes chilenos (Arroyo et al. 1983) y en las

Montañas Snowy de Australia (Inouye y Pyke 1988), son el blanco (preferido por dípteros, Faegri y van der Pijl 1979) y el amarillo (preferidos por lepidópteros e himenópteros, Valentine 1975). Lo anterior está de acuerdo con los mecanismos de polinización más importantes en la Sierra de Los Baguales (i.e., miofilia y psicofilia). Sin embargo el porcentaje de especies con flores azules (preferido por himenópteros, Kevan 1978; Arroyo et al. 1983) a los 50°S es mayor al reportado para los Andes de Chile central y del Norte Chico (14,1% versus 7,5% y 9,2), áreas donde la melitofilia se encuentra entre los dos primeros mecanismos bióticos de polinización desplazando a la psicofilia al tercer lugar (Arroyo et al. 1982, 1985a; Squeo datos no publ. de los 30°S). En la Sierra de Los Baguales, estas especies con flores azules son principalmente psicofílicas, miofílicas o sin visitas.

Por último, el análisis anterior, sumado a que las tasas de visita en la Sierra de Los Baguales son mucho más bajas a cualquier altura comparado con los datos de la literatura, permite sugerir que se habría favorecido la selección para inespecificidad en la relación planta-polinizador, en dirección opuesta a la que se postulaba tradicionalmente en la literatura (p.e., Feinsinger 1983, 1987; Schemske 1983; Howe 1984). Estos datos concuerdan con la idea de mutualismo difuso (Janzen 1985; Jordano 1987), es decir, que para la mayoría de las especies, el mutualismo es difuso y aparentemente facultativo, y la remoción de uno de los participantes no resulta necesariamente en la extinción de sus compañeros de

cofradía ("coterie", sensu Jansen 1985). En ambientes donde los factores físicos y bióticos son impredecibles, una relación difusa entre las plantas y sus polinizadores podría tener un mayor valor selectivo en comparación con ambientes caracterizados por una historia estable.

IV.5.- GREMIOS

En el presente capítulo se analiza el espacio de interacciones planta - polinizador y, dentro de este sistema, se evalúan las hipótesis de competencia-facilitación y de limitación filogenética de la floración.

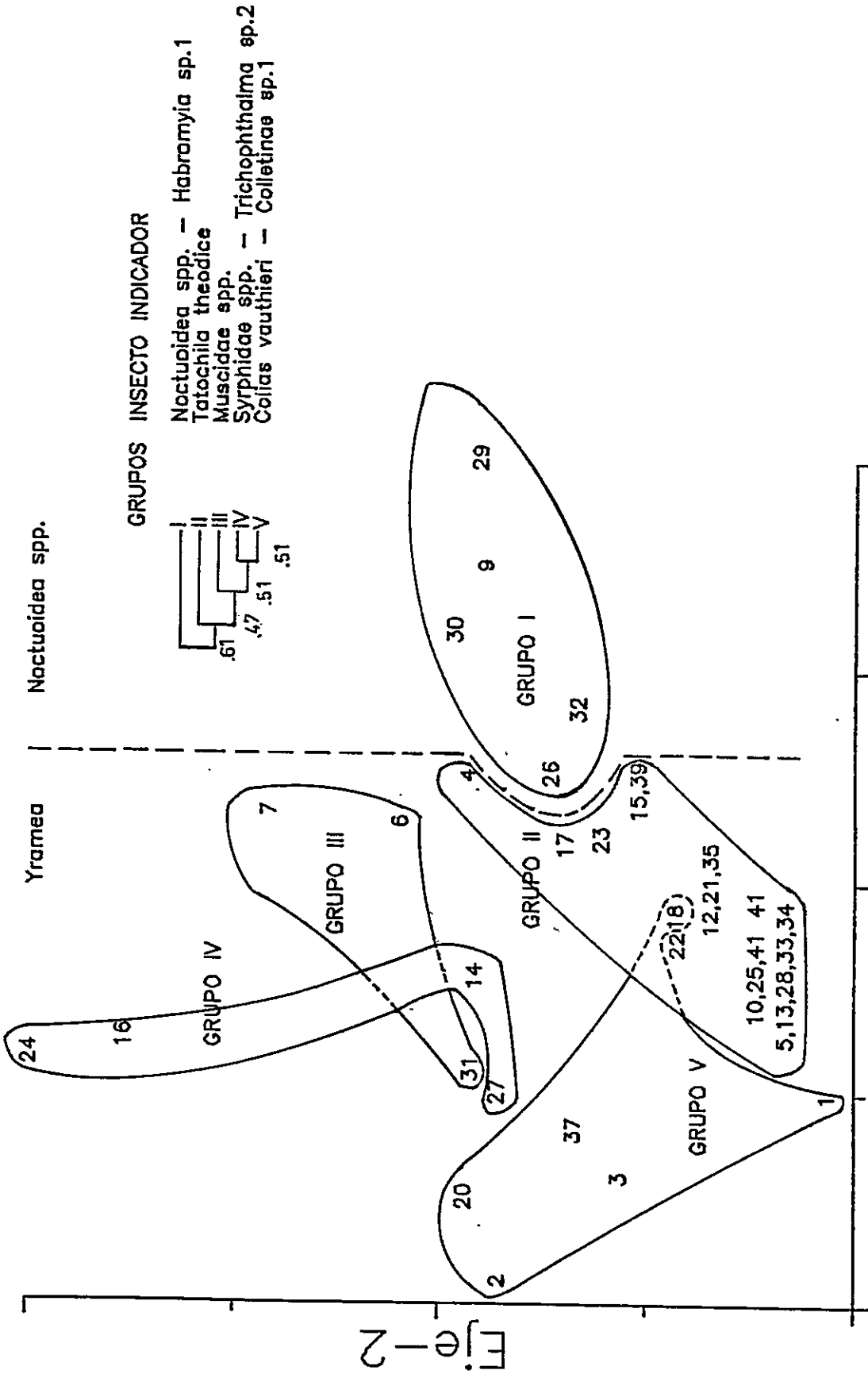
IV.5.1.- Definición de gremios de polinización de recurso multiespecíficos.

Hasta el momento se ha visto que las relaciones entre las plantas y sus polinizadores en la Sierra de Los Baguales son relativamente inespecíficas. Sin embargo, podrían existir grupos de especies con mayores interacciones entre ellas que con el resto de la comunidad. Utilizando la proporción relativa de visitas de cada especie de insecto en cada especie de planta, y a través de un DECORANA ("detrended correspondence analysis") y un análisis de clasificación ("TWINSPAN", ver Capítulo III.4), se determinó el espacio de interacción planta - polinizador.

Los dos primeros ejes de Cerro Diente explican el 74% de la varianza. El eje 1 segrega los insectos diurnos (izquierda) de los nocturnos (derecha), y el eje 2 a los dípteros (arriba) de los lepidópteros (abajo). En las dimensiones 1 y 2 de Cerro Diente (Fig. IV.5.1), se muestran cinco grupos de plantas que presentan valores propios altos (i.e., grupos de

Figura IV.5.1 Espacio de las plantas definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Los grupos fueron obtenidos por el análisis de "TWINSPAN" y están superpuestos en el plano del DECORANA. A un costado se indican la jerarquía de cada grupo, el valor propio de la división y los insectos indicadores. GRUPO 1: 9= Berberis buxifolia, 26= Nassauvia revoluta, 29= Oxalis patagonica, 30= Pernettya pumilla, 32= Phaiophleps biflora ssp. biflora, GRUPO 2: 4= Anemone multifida, 5= Armeria maritima, 10= Berberis empetrifolia, 12= Calceolaria biflora, 13= Calceolaria uniflora, 15= Chiliotrichum diffusum, 17= Erigeron myosotis, 21= Hypochaeris arenaria, 22= Lathyrus magellanicus, 23= Leucheria hahnii, 25= Hieracium antarcticum, 28= Oreopolus glacialis, 33= Phaiophleps biflora ssp. lyckholmii, 34= Primula magellanica, 35= Ranunculus peduncularis, 39= Sisyrinchium pearcei, 40= Vicia magellanica, 41= Viola reichei, GRUPO 3: 6= Azorella monantha, 7= Azorella lycopodioides, 31= Phacelia secunda, GRUPO 4: 14= Cerastium arvense, 16= Epilobium sp., 24= Leucheria leontopodioides, 27= Nassauvia magellanica, GRUPO 5: 1= Adesmia pumilla, 2= Adesmia salicornioides, 3= Adesmia villosa, 18= Escallonia alpina, 20= Hypochaeris incana, 37= Senecio magellanicus.

Cerro Diente (plantas)



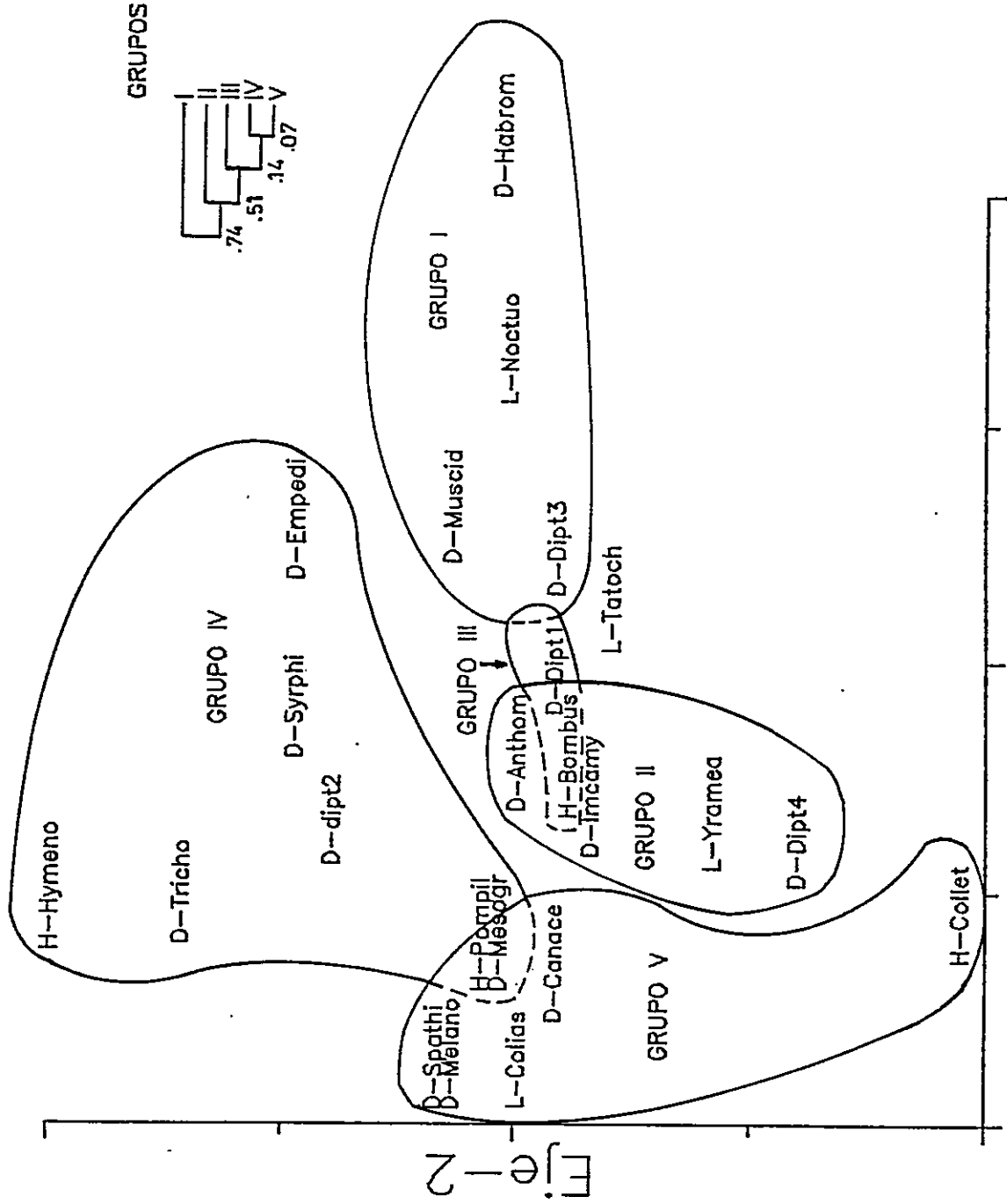
especies asociadas). Cada uno de estos grupos de plantas definidos tiene interacciones con un grupo diferente de especies de insectos, de entre los que sobresalen las especies indicadoras. En cada grupo, las especies de visitantes indicadoras son las siguientes: Noctuoidea spp. y Habromyia sp.1 (grupo 1), Tatochila theodice (grupo 2), Muscidae spp. (grupo 3), Syrphidae spp. y Trichophthalma sp.2 (grupo 4), y Colias vauthieri y Colletinae sp.1 (grupo 5) (Fig. IV.5.1). El grupo 2 al 5 difieren del grupo 1 por la presencia de Yramea cytheris y la ausencia de Noctuoidea spp.

En los dos primeros ejes para los visitantes en Cerro Diente se muestran los cinco grupos de insectos asociados a los grupos de plantas (Fig. IV.5.2). Los grupos de visitantes 1, 2 y 4 tienen una muy buena correspondencia con sus equivalentes en las plantas, siendo ésta menos clara en los dos grupos restantes.

Los ejes 1 y 2 de Cerro Santa Lucía explican el 58% de la varianza. El eje 1 segrega a las especies de plantas polinizadas por dípteros (izquierda), lepidópteros (centro) e himenópteros (derecha); no se determinó el significado del segundo eje. Se pueden distinguir 6 grupos de especies de plantas con altas afinidades internas con el análisis de "TWINSpan" (Fig. IV.5.3). La primera división separa al grupo 5 y 6 del resto, siendo los visitantes indicadores Hypodynerus spp. y Colias vauthieri, mientras que Yramea cytheris y Muscidae spp lo son de los grupos 1 al 4. Las especies visitantes indicadoras del grupo 5 son Dolichoqyna

Figura IV.5.2 Espacio de los visitantes definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Los grupos fueron obtenidos por el análisis de "TWINSPAN" y están superpuestos en el plano del DECORANA. A un costado se indican la jerarquía de cada grupo y el valor propio de la división. La primera letra antes de cada nombre indica el orden (D = Diptera, H= Hymenoptera, L = Lepidoptera). GRUPO 1: L-Noctuo = Noctoidea spp., D-Dipt3 = Diptera sp.3, D-Habrom = Habromyia sp.1, D-Muscid = Muscidae spp. GRUPO 2: L-Tatoch = Tatochila theodice, L-Yramea = Yramea cytheris, D-Anthom = Anthomyiidae sp.1, D-Dipt4 = Diptera sp.4, D-Imcamy = Incamyia sp.1. GRUPO 3: H-Bombus = Bombus dahlbomii, D-Dipt1 = Diptera sp.1. GRUPO 4: H-Hymeno = Hymenoptera sp.1, D-Dipt2 = Diptera sp.2, D-Empedi = Empedidae sp.1, D-Syrphi = Syrphidae spp., D-Tricho = Trichophthalma sp.2. GRUPO 5: H-Collet = Colletinae sp.1, L-Colias = Colias vauthieri, D-Canace = Canaceidae sp.1, D-Melano = Melanostoma sp.1, D-Spathi = Spathipalpus philippi.

Cerro Diente (visitantes)



Eje-2

Eje-1

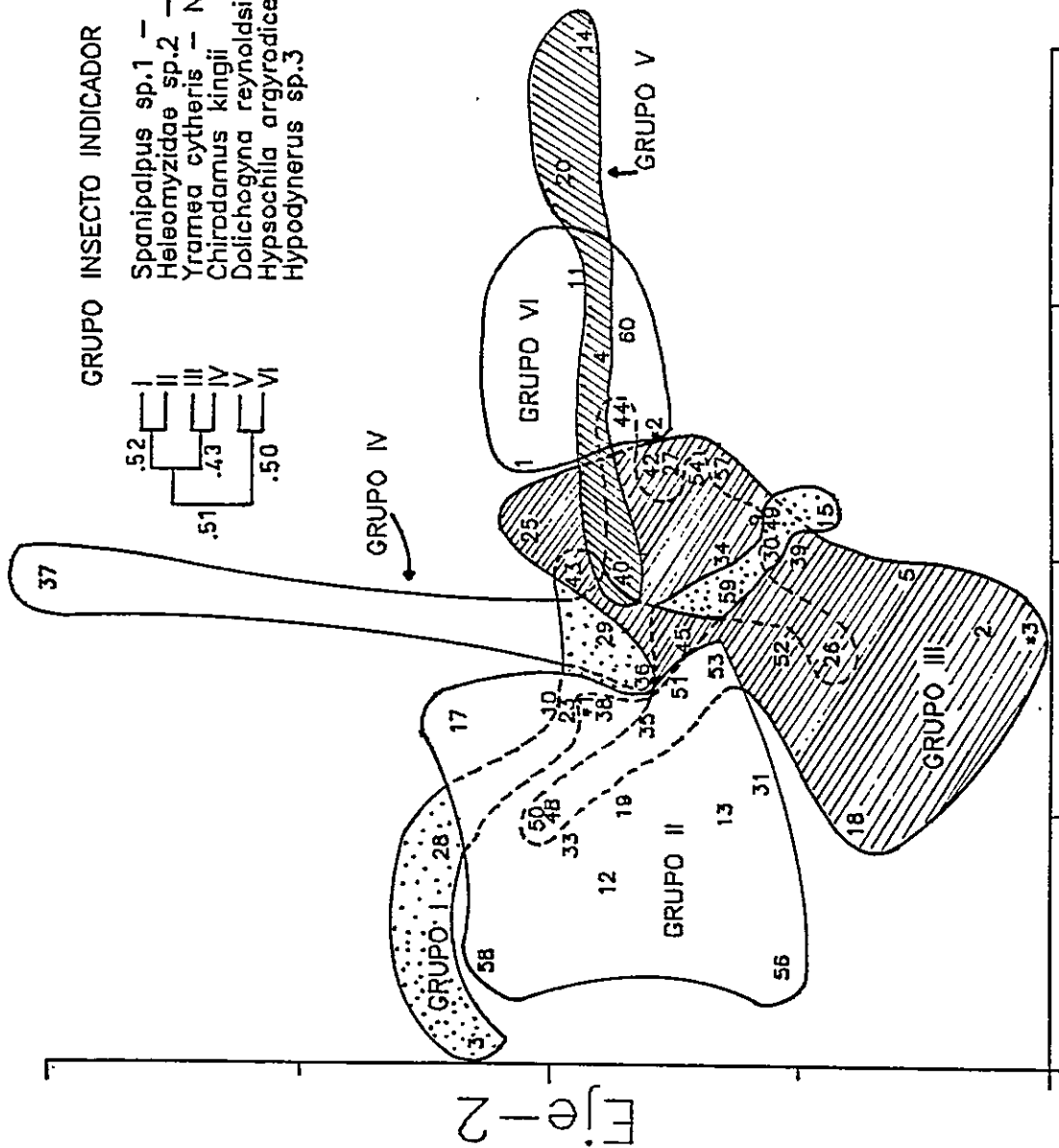
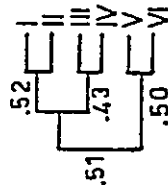
Figura IV.5.3 Espacio de las plantas definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Los grupos fueron obtenidos por el análisis de "TWINSPAN" y están superpuestos en el plano del DECORANA. A un costado se indican la jerarquía de cada grupo, el valor propio de la división y los insectos indicadores. GRUPO 1: 3= Adesmia parvifolia, 15= Calceolaria biflora, 23= Geum magellanicum, 28= Leucheria hahnii, 30= Loasa bergii, 43= Phacelia secunda, 45= Ranunculus peduncularis, GRUPO 2: 6= Adesmia villosa, 7= Alstroemeria sp., 10= Armeria maritima, 12= Azorella monantha, 13= Azorella trifurcata, 16= Calceolaria uniflora, 17= Cerastium arvense, 19= Erigeron myosotis, 21= Gentiana prostrata, 24= Hamadryas kingii, 31= Menonvillea nordenskjoeldii, 32= Microsteris gracilis, 33= Mulinum patagonicum, 38= Nassauvia pygmaea, 48= Senecio alloeophyllus, 53= Senecio patagonicus, 55= Sisyrinchium junceum, 56= Stellaria debilis, 58= Valeriana magellanica, GRUPO 3: 2= Adesmia lotoides, 5= Adesmia salicornioides, 18= Colobanthus lycopodioides, 22= Geranium sessiliflorum, 25= Hypochaeris incana, 27= Lathyrus magellanicus, 34= Nardophyllum brioides, 35= Nassauvia aculeata, 39= Oxalis patagonica, 42= Perezia recurvata, 46= Satureja darwinii, 47= Senecio lasequei, 49= Senecio sericeonitens, 50= Senecio

magellanicus, 51= Senecio martiniensis, 52= Senecio miser,
57= Hypochaeris sp., GRUPO 4: 9= Arjona pusilla, 26= Pratia
longiflora, 29= Leucheria leontopodioides, 36= Nassauvia
lagascae, 37= Nassauvia magellanica, 44= Phaiophleps biflora
ssp. biflora, 54= Sisyrinchium nanum, 59= Vicia bijuga, GRUPO
5: 14= Berberis empetrifolia, 20= Euphrasia antarctica, 40=
Oreopolus glacialis, GRUPO 6: 1= Adesmia aurantiaca, 4=
Adesmia pumilla, 8= Arjona patagonica, 11= Astragalus
nivicola, 41= Perezia pilifera, 60= Vicia magellanica. *1= 6
+ 7 + 16 + 21 + 24 + 32 + 55, *2= 8 + 41, *3= 22 + 46 + 47.

Cerro Santa Lucía (plantas)

GRUPO INSECTO INDICADOR

- Spanipalpus sp.1 - Hymenoptera sp.1
- Heleomyzidae sp.2 - Phaoniinae sp.2
- Yramea cytheris - Noctuoidea spp.
- Chirodamus kingii
- Dolichogyna reynoldsi - Hypodrynerus sp.4
- Hypsochila argyrodice - Colias vauthieri -
- Hypodrynerus sp.3



Eje-1

Fig. 1-2

reynoldsi e Hypodynerus sp.4, y del grupo 6: Hypsochila argyrodice, Colias vauthieri y Hypodynerus sp.3. Los grupos 1 y 2 se diferencian del 3 y 4 por los visitantes indicadores pertenecientes a Lepidoptera y Diptera, respectivamente. Estos son: Yramea cytheris, Hypsochila argyrodice y Noctuoidea spp. (grupos 1 y 2), y Phaoniinae sp.2 y Heleomyzidae sp.2 (grupos 3 y 4). El grupo 4 tiene como visitante indicador a las abejas Chirodamus kingii e Hymenoptera sp.1 y, el grupo 3 a las mariposas Yramea cytheris y Noctuoidea spp. El grupo 1 tiene como visitantes marcadores a Hymenoptera sp.1 y Spanipalpus sp.1 mientras que el grupo 2 a Heleomyzidae sp.2 y Phaoniinae sp.2. En las dos primeras dimensiones para los visitantes (Fig.IV.5.4) se muestran los grupos de insectos antófilos. Cuatro de estos grupos se pueden asociar directamente con sus equivalentes en las plantas (grupos 1, 2, 3 y 5), mientras que el grupo 4-6 reúne a insectos antófilos que son indicadores de los grupos de plantas 4 y 6.

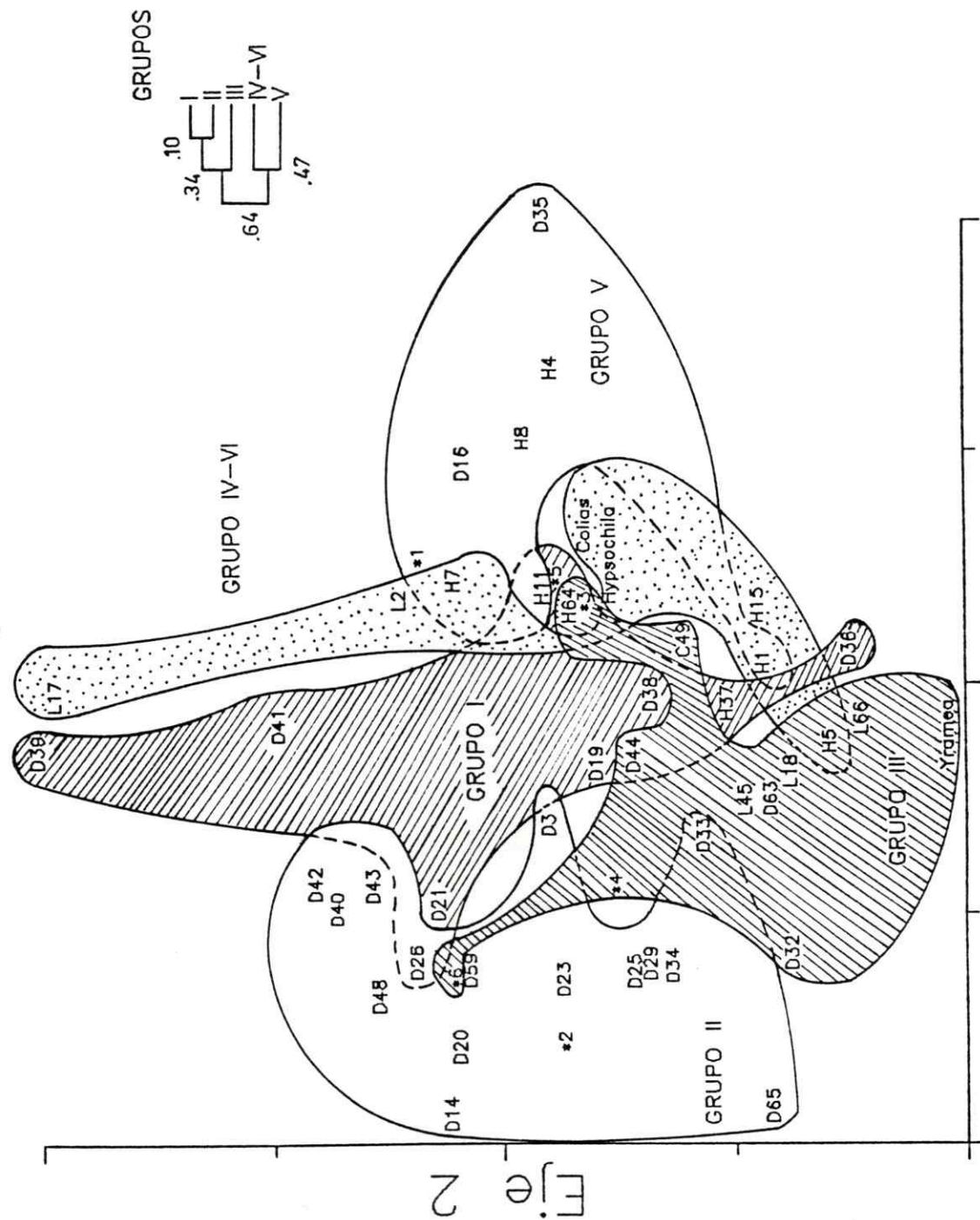
En ambas localidades se pueden distinguir grupos de plantas que interactúan más estrechamente que el resto con grupos de insectos antófilos. Si se define como recurso el servicio de polinización, cada uno de estos grupos de plantas podría corresponder a un gremio de polinización de recurso multiespecífico (ver Capítulo III.4).

Si se quisiera explicar estos grupos como una consecuencia de co-evolución, se esperaría encontrar cierta constancia en las interacciones entre localidades. Una forma de comparar la repetibilidad de estos grupos entre localidades, es cono-

Figura IV.5.4 Espacio de los visitantes definido por medio de "DECORANA" a base de la proporción de visita de cada insecto antófilo en cada especie de planta para Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Los grupos fueron obtenidos por el análisis de "TWINSPAN" y están superpuestos en el plano del DECORANA. A un costado se indican la jerarquía de cada grupo y el valor propio de la división. La primera letra antes de cada código indica el orden (D= Diptera, H= Hymenoptera, L= Lepidoptera, C= Coleoptera). GRUPO 1: H37= Himenóptero sp.1, H55= Dialictus sp.1, L53= Cosmosatyrus chilensis, D19= Comopsis regale, D21= Spanipalpus sp.1, D26= Phaoniinae sp.4, D36= Melanostoma sp.2, D38= Dolichoqyna sp.3, D39= Anthomyiidae sp.2, D41= Mesoqrapta sp.3, D54= Ephydriidae sp.2, D56= Vibrissomyia notata, D57= Dolichoqyna picta, D58= Phaoniinae sp.6, GRUPO 2: H28= Cheloninae sp.1, H31= Trachysphyrus penai, D3= Muscidae spp., D14= Clastoneuriopsis sp.1, D20= Phaoniinae sp.2, D22= Trichoceronia latifrons, D23= Proseninae sp.4, D24= Villa discolor, D25= Atrichopleura sp.1, D27= Phaoniinae sp.7, D29= Heleomyzidae sp.2, D30= Imcamyia charlini, D33= Dolichostoma puntarenensis, D34= Chloropidae sp.1, D40= Phaoniinae sp.1, D42= Eristalis assimilis, D43= Heleomyzidae sp.3, D48= Phaoniinae sp.5, D59= Notoderus maculatus, D65= Empidinae sp.2, GRUPO 3: H47= Megachile sp.2, H64= Leioproctus cyaneus, Yramea= Yramea cytheris, L18= Noctuoidea spp., L45= Noctuoidea sp.3, L46= Heliozelidae sp.1, L52= Tetraphloeobia stelligera, L61= Noctuoidea sp.1, L66= Heliozelidae sp.2, D32= Sarcophaginae sp.1, D44= Seticosoma pubipes, D51= Empidinae sp.5, D60= Empidinae sp.1, D62= Steatosoma nigriventris, D63= Empidinae sp.6, C49= Nyctelia spp., C50= Nyctelia multicristata, GRUPO 5: H1= Anthidium chubuti ssp. patagonicum, H4= Hypodynerus sp.4, H6= Colletes patagonicus, H8= Hypodynerus sp.3, H11= Megachile sp.1, D9=

Bombylius valdivianus, D16= Ephydriidae sp.1, D35= Dolychoqyna reynoldsi,
GRUPO 4-6: H5= Chirodamus kingii, H7= Pompilidae sp.2, H15= Anthophoridae
sp.1, Colias= Colias Vauthieri, Hypsochila= Hypsochila arqyrodice, L2=
Hylephila sp.2, L17= Argyrophorus sp.1. *1= H6 + D9, *2= H28 + H31 + D22
+ D24 + D27 + D30, *3 = H47 + L46, *4 = L52 + D51 + C50, *5 = H55 + L53 +
D54 + D56 + D57 + D58, *6 L61 + D60 + D62.

Cerro Santa Lucía (visitantes)



Eje 1

Eje 2

ciendo a que grupos pertenecen las especies de plantas comunes a Cerro Diente y Cerro Santa Lucía. Si los grupos de plantas se repiten entre localidades, podría indicar la existencia de una presión selectiva semejante en los dos cerros. No se observa ninguna correspondencia entre los grupos de plantas de ambas localidades (comparar Fig.IV.5.1 con Fig. IV.5.3). Las tres especies de Adesmia de Cerro Diente se encuentran en el grupo 5, mientras que las otras dos Papilionaceae están en el grupo 2. En Cerro Santa Lucía hay cuatro especies de Papilionaceae (40%) en el grupo 6, y de uno a tres en cada uno de los otros grupos, excepto por el grupo 5. La mitad de las especies de Compositae de Cerro Diente se encuentran en el grupo 2, y las otras cinco en los grupos 1, 4 y 5. En Cerro Santa Lucía, el 53% de las especies de Compositae están en el grupo 3, y las restantes nueve especies en los grupos 1, 2, 4 y 6. Ninguna de las especies de Compositae de los grupos 2 de Cerro Diente y 3 de Santa Lucía son las mismas.

IV.5.2.- Gremios de polinización de recurso uniespecífico.

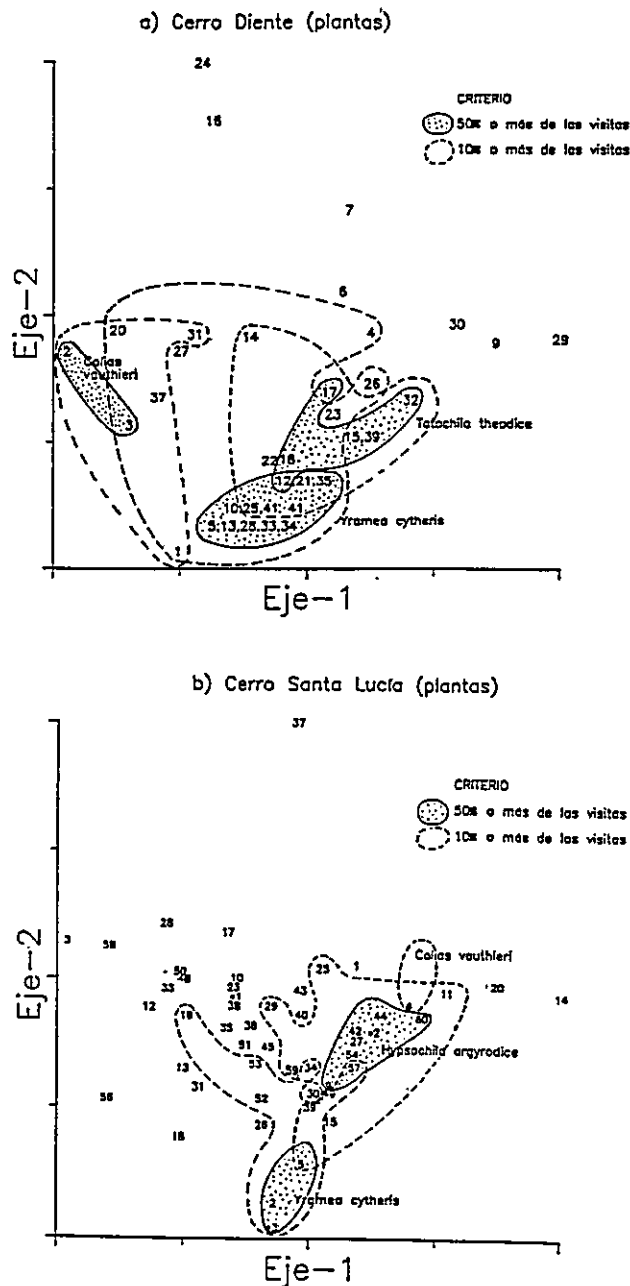
Alternativamente, se pueden definir gremios de polinización basados exclusivamente en el servicio de polinización prestado por una sólo especie de insecto (gremio de polinización de recurso uniespecífico). Se analizó la estructura de gremios definidos en base al servicio de polinización prestado por cada una de las siguientes especies de lepidópteros: Colias vauthieri, Hypsochila argyrodice y Tatochila theodice

(Pieridae), e Yramea cytheris (Nymphalidae). C. vauthieri e Y. cytheris están presentes en ambas localidades, H. argyrodice sólo en Cerro Santa Lucía, y T. theodice sólo en Cerro Diente.

Es razonable esperar que la intensidad de la interacción entre dos especies de plantas que comparten un polinizador sea proporcional a la dependencia de cada una de estas plantas a las visitas del insecto. Por lo tanto, se definieron gremios con dos intensidades de interacción (o niveles de importancia del insecto visitante): a) alto= especies en que el visitante que define el gremio realiza el 50% o más de las visitas y, b) mediano= especies en que el visitante realiza entre el 10% y menos del 50% de las visitas. Las especies de plantas que reciben menos del 10% de las visitas del insecto no integrarían el respectivo gremio.

En las dos primeras dimensiones para las plantas del espacio de interacciones planta - polinizador se ilustran para cada cerro los tres gremios definidos (Fig.IV.5.5). Los gremios de recursos uniespecíficos definidos con el criterio de alta interacción (i.e., 50% a más de las visitas) se superponen parcialmente con los gremios de recurso multiespecífico. En Cerro Diente, todas las especies que integran el gremio de Yramea cytheris se encuentran en el grupo 2, al igual que cinco de las especies del gremio definido por Tatochila theodice, la sexta especie de este último gremio pertenece al grupo 1. En Cerro Santa Lucía, las especies que integran el gremio de Hypsochila argyrodice se encuentran en los grupos

Figura IV.5.5. Gremios de polinización de recurso uniespecífico definidos para Cerro Diente (a) y Cerro Santa Lucía (b), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Criterios: a) que la mariposa realice el 10% o más de las visitas (línea discontinua), b) el 50% o más de las visitas (línea continua). Ver código de especies en leyenda de las figuras IV.5.1 y IV.5.3 para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, respectivamente.



3, 4 y 5, mientras que las cinco especies del gremio definido por Yramea cytheris pertenecen al grupo 3.

IV.5.3.- Carga polínica de lepidópteros de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente.

Los insectos que definen los gremios de recurso uniespecífico fueron analizados para evaluar su carga polínica. Dado que la transferencia interespecífica de polen es realizada al nivel de individuo de mariposa, se analizó la carga polínica de un total de 185 individuos de las cuatro especies de lepidópteros (Yramea cytheris y Colias vauthieri provenientes de las dos localidades, más Hypsochila argyrodice en Cerro Santa Lucía y Tatochila theodice en Cerro Diente).

En general, más de las tres cuartas partes de la carga polínica corresponde a miembros de Compositae (p.e., Leucheria = 31,6%, Taraxacum = 25,3%, Senecio = 14,6% e Hypochaeris = 6,8%) (Anexo VII.9). Los tipos de polen de no-compuestas más frecuentes son de Phacelia (7,4%), Lathyrus (5,4%) y aff. Primula (3,9%). El 0,5% de los granos de polen no pudo ser identificado.

En el estudio realizado por SEM, la cantidad de granos de polen encontrados varió entre cero y 249 (promedio= 31,1, d.e.= 65,0). La mayor cantidad de granos de polen se encontró en un individuo de Hypsochila argyrodice colectado visitando flores de Senecio sericeonitens en el nivel I de Cerro Santa Lucía. Los granos de polen que llevaba incluían del tipo Senecio, Taraxacum, Arjona y Perezia. En dos de los ejempla-

res de Hypsochila argyrodice analizados por SEM y que transportaban más de 50 granos de polen se detectó diferencias en la composición de polen entre la cabeza y tórax, pero presentaban tendencias opuestas respecto a la preferencia de cada especie de polen en la posición del cuerpo (Tabla IV.5.1). En la Tabla IV.5.2 se muestra la proporción promedio encontrada en cabeza y tórax para individuos de Hypsochila argyrodice.

Para las 172 mariposas observadas por microscopía óptica, se encontró en promedio 20,7 granos de polen por individuo (d.e.= 51,7) (ca. 25% de las mariposas no presentaba polen en su cuerpo). Se diferenciaron 17 tipos de granos de polen. La mayor cantidad de granos de polen encontrados fueron 511 en un individuo de Hypsochila argyrodice, ésta llevaba polen de cinco tipos (Taraxacum, Leucheria, Senecio, Arjona y Viola). Considerando los 128 individuos con polen, cada mariposa lleva en promedio 1,67 tipos distintos de polen (d.e.= 1,40), siendo más frecuentes los individuos con 1 a 3 tipos de polen distintos.

Un mejor indicador de la carga polínica es el índice de Shannon-Wiener H' (Ec. III.4.3) dado que toma en cuenta la abundancia de cada tipo de grano de polen. La diversidad de la carga polínica (método óptico) de los lepidópteros diurnos estudiados de la Sierra de Los Baguales es 1,89, mientras que los valores para cada especie varían entre 1,28 y 2,02 (Tabla IV.5.3). Estos valores son similares al obtenido por el método de microscopía de barrido (H' total= 1,40, $n=13$).

En promedio, la diversidad al nivel de individuo es sólo

Tabla IV.5.1. Comparación mediante un test de G de la composición de carga polínica en cabeza (C) y tórax (T) de 2 individuos de Hypsochila argyrodice colectadas en Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Al lado de cada valor de G individual ($G_{s,p}$) significativo se indica donde hay mayor proporción de polen.

Individuo N°	2223 (#)	2589 (#)
	$G_{s,p}$	$G_{s,p}$
<u>Senecio</u> spp.	5,05 * T>C	1,79 ns
<u>Taraxacum</u> spp.	7,08 * T>C	3,66 ns
<u>Perezia</u> spp.	8,50 * T>C	9,48 * T<C
<u>Arjona patagonica</u>	5,26 * T>C	4,73 * T<C
<u>Hypochaeris incana</u>	0,00 ns	-
Caryophyllaceae	2,69 ns	-
<u>Phaiophleps biflora</u>	1,34 ns	-
Especie Indet.1	24,24 * T<C	-
Prueba de:		
Proporción 1:1 $G_p =$	0,02 ns	38,80 *
Heterogeneidad $G_H =$	54,16 *	19,65 *
$G_{total} =$	54,18 *	58,45 *

*= significativo ($P < 0,05$), ns= no significativo.

(#) El individuo 2223 fue capturado visitando flores de Phaiophleps biflora y el individuo 2589 de Lathyrus magellanicus.

Tabla IV.5.2. Composición promedio de carga polínica en cabeza y tórax en 4 individuos de Hypsochila argyrodice de Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S.

Polen	Localización Polen		
	Cabeza (%)	Tórax (%)	Total(*) (%)
<u>Senecio</u> spp.	45,5	80,4	64,0
<u>Taraxacum</u> spp.	13,6	9,1	10,3
<u>Perezia</u> spp.	17,4	2,9	9,5
<u>Arjona patagonica</u>	2,3	3,3	2,8
<u>Hypochoeris incana</u>	1,5	1,0	3,9
<u>Lathyrus magellanicus</u>	0,0	2,9	1,7
Caryophyllaceae	1,5	0,0	0,6
<u>Phaiophleps biflora</u>	0,8	0,0	0,3
<u>Leucheria</u> spp.	-	-	0,3
Especie Indet.1	17,4	0,5	6,7

* = Total corresponde al promedio de 10 individuos.

de 0,48 (d.e.= $\pm 0,44$, n= 128). Los individuos de Tatochila theodice tienen el mayor valor de H' y los de Yramea cytheris de Cerro Diente el menor, pero la diferencia no es significativa ($t_s = 1,61$, $P > 0,05$). No existen diferencias significativas al comparar la diversidad promedio total entre localidades ($t_s = 1,13$, $P > 0,05$), o las dos especies comunes a ambas localidades (Colias vauthieri $t_s = 0,50$, $P > 0,05$; Yramea cytheris $t_s = 1,60$, $P > 0,05$). Por último, tampoco existen diferencias significativas entre los sexos de Colias vauthieri (Cerro Diente $t_s = 0,23$, $P > 0,05$; Cerro Santa Lucía $t_s = 0,14$, $P > 0,05$). La diversidad de polen transportado por cada individuo es, en promedio, 3 veces menor que la diversidad total de cada especie de mariposa (Tabla IV.5.3). El promedio por individuo obtenido por el método de microscopía de barrido no difiere de estos resultados (H' promedio= 0,56).

Se ha mostrado que: a) existe una gran inespecificidad en la relación planta-polinizador, sin embargo, en ambas localidades se pueden distinguir grupos de especies con mayores interacciones entre ellas que con el resto de las especies de la comunidad, b) muchos de los protagonistas están presentes en las dos localidades, sin embargo los gremios de recurso multiespecífico no se repiten sugiriendo que no existiría una dependencia estrecha entre los taxa, c) la diversidad de polen transportado por cada individuo es 3 veces menor que la diversidad total de cada especie de mariposa, indicando que la posibilidad de transferencia interespecífica de polen es menor a lo esperado por la observación de visita a flores.

Tabla IV.5.3. Diversidad de la carga polínica promedio para cada especie (H' prom) y de la especie (H' tot), y el número de tipos de polen distintos encontrados en cada especie de lepidóptero. Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. En paréntesis se indica la desviación estándar.

Especie		H' prom	n	H' tot	# sp
<u>Colias vauthieri</u>					
Cerro Diente:	Hembras	0,47 (0,59)	3	1,21	5
	Machos	0,41 (0,32)	10	1,01	7
	Total	0,42 (0,38)	13	1,06	9
Cerro Santa Lucía:	Hembras	0,53 (0,36)	9	1,10	4
	Machos	0,56 (0,54)	11	1,44	6
	Total	0,51 (0,46)	20	1,34	6
Ambas localidades: (unidas)	Hembras	0,51 (0,37)	12	1,53	6
	Machos	0,49 (0,45)	21	1,27	9
	Total	0,50 (0,41)	33	1,36	10
<u>Hypsochila argyrodice</u>					
Cerro Santa Lucía:		0,50 (0,45)	44	1,28	12
<u>Tatochila theodice</u>					
Cerro Diente:		0,56 (0,49)	9	1,54	6
<u>Yramea cytheris</u>					
Cerro Diente:		0,26 (0,34)	11	1,31	9
Cerro Santa Lucía:		0,49 (0,43)	31	1,69	8
Total:		0,43 (0,42)	42	2,02	12
<hr/>					
Total Cerro Diente:		0,40 (0,40)	33	1,72	15
Total Santa Lucía:		0,50 (0,45)	95	1,63	12
Total Localidades unidas:		0,48 (0,44)	128	1,89	17

IV.5.4.- Distribución de los períodos de floración.

En el capítulo IV.3 se analizaron las tendencias generales de los períodos de floración. En esta sección se analizan las similitudes de los períodos de floración de las plantas pertenecientes a los gremios de recurso uniespecífico. Se comparó: a) la similitud observada contra un modelo nulo y, b) la similitud observada entre parejas de un gremio contra parejas que no pertenecen al mismo gremio (ver Capítulo III.4).

Gremio versus modelo nulo: Antes de comparar cada gremio con su respectivo modelo nulo, es indispensable determinar como se comporta la comunidad. En Cerro Santa Lucía, el nivel I presentó una floración agrupada, mientras que en los niveles II y III, la floración no difiere del respectivo modelo nulo (Tabla IV.5.4). La sobreposición promedio de los períodos de floración de las especies disminuye desde 35,9% (nivel I) a 29,6% (nivel III) ($H= 19,036$, $P < 0,001$, Kruskal-Wallis test). En contraste, como resultado de la disminución del período de floración del piso, la similitud promedio en el modelo nulo de cada nivel aumenta con la altitud. En Cerro Diente, la similitud promedio de cada piso no difiere del modelo nulo, y aunque el período de floración es igual en los tres niveles altitudinales, la similitud promedio de los modelos nulos es mayor en el nivel inferior (38,7% relativo a 30,9% en el nivel III): La similitud promedio observada disminuye de 37,2% en el nivel I a 26,6% en el nivel III ($H= 24,023$, $P < 0,001$, Kruskal - Wallis test).

Tabla IV.5.4. Similitud promedio en los períodos de floración de los gremios de recurso uniespecífico Colias vauthieri (C.v.), Hypsochila argyrodice (H.a.), Tatochila theodice (T.t.) e Yramea cytheris (Y.c.), Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. ^o = la similitud promedio del modelo nulo corresponde al promedio de 400 iteraciones. (†) = Criterio Alta interacción (50% o más de las visitas).

	Observado			Esperado	Probabilidad
	Prom.	Var.	N	Prom. ^o	
Cerro Diente: Nivel I					
T.t.	0,484	0,063	78	0,393	0,962 (O=E)
T.t.(†)	0,461	0,061	21	0,433	0,685 (O=E)
Y.c.	0,440	0,071	91	0,398	0,845 (O=E)
Y.c.(†)	0,412	0,058	15	0,369	0,715 (O=E)
Piso	0,372	0,080	300	0,389	0,219 (O=E)
Cerro Diente: Nivel II					
C.v.	0,373	0,097	10	0,357	0,645 (O=E)
C.v.(†)	0,547	0,014	3	0,437	0,820 (O=E)
Y.c.	0,303	0,072	6	0,396	0,160 (O=E)
Piso	0,329	0,069	45	0,304	0,730 (O=E)
Cerro Diente: Nivel III					
C.v.	0,275	0,077	15	0,346	0,260 (O=E)
Y.c.	0,287	0,095	28	0,361	0,160 (O=E)
Piso	0,266	0,080	253	0,309	0,080 (O=E)

Continuación Tabla IV.5.4

	Observado			Esperado	Probabilidad
	Prom.	Var.	N	Prom. ^o	
Cerro Santa Lucía: Nivel I					
C.v.	0,593	0,026	3	0,153	0,990 (O>E)
H.a.	0,400	0,081	120	0,253	1,000 (O>E)
H.a.(^t)	0,440	0,081	10	0,195	0,995 (O>E)
Y.c.	0,347	0,096	45	0,273	0,900 (O=E)
Piso	0,359	0,086	703	0,253	1,000 (O>E)
Cerro Santa Lucía: Nivel II					
C.v.	0,317	0,198	3	0,219	0,750 (O=E)
H.a.	0,317	0,090	105	0,312	0,520 (O=E)
H.a.(^t)	0,422	0,099	6	0,315	0,848 (O=E)
Y.c.	0,240	0,071	28	0,289	0,275 (O=E)
Piso	0,323	0,074	325	0,349	0,240 (O=E)
Cerro Santa Lucía: Nivel III					
C.v.	0,470	0,026	6	0,406	0,768 (O=E)
H.a.	0,423	0,080	28	0,382	0,750 (O=E)
Y.c.	0,372	0,080	28	0,394	0,445 (O=E)
Piso	0,296	0,106	300	0,345	0,057 (O=E)

Tabla IV.5.5. Comparación entre la similitud en los períodos de floración de pares de especies pertenecientes a los gremios de recurso uniespecífico Colias vauthieri (C.v.), Hypsochila argyrodice (H.a.) Tatochila theodice (T.t.) e Yramea cytheris (Y.c.) (ver Tabla IV.5.4) versus el resto de las combinaciones (No Gremio), Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. (†) = Criterio Alta interacción (50% o más de las visitas).

	No Gremio			Mann-Whitney U-test	
	Prom.	Var.	N	Z	Probabilidad
Cerro Diente: Nivel I					
T.t.	0,333	0,079	222	4,285	9*10 ⁻⁶ (G>NG)
T.t.(†)	0,365	0,080	279	1,752	0,040 (G>NG)
Y.c.	0,343	0,081	209	2,998	0,001 (G>NG)
Y.c.(†)	0,370	0,081	285	0,825	0,205 (G=NG)
Cerro Diente: Nivel II					
C.v.	0,317	0,062	35	0,450	0,326 (G=NG)
Y.c.	0,333	0,069	39	-0,083	0,467 (G=NG)
Cerro Diente: Nivel II alto + III (850-950)					
C.v.	0,261	0,079	243	1,750	0,040 (G>NG)
Y.c.	0,264	0,078	225	0,308	0,379 (G=NG)
Cerro Santa Lucía: Nivel I					
H.a.	0,351	0,087	583	1,661	0,048 (G>NG)
H.a.(†)	0,358	0,086	693	1,016	0,155 (G=NG)
Y.c.	0,363	0,087	658	-1,170	0,121 (G=NG)

Continuación Tabla IV.5.5.

	No Gremio			Mann-Whitney U-test	
	Prom.	Var.	N	Z	Probabilidad
Cerro Santa Lucía: Nivel II					
H.a.	0,326	0,067	220	-0,853	0,197 (G=NG)
H.a. (°)	0,321	0,074	319	0,761	0,223 (G=NG)
Y.c.	0,331	0,074	297	-1,830	0,034 (G<NG)
Cerro Santa Lucía: Nivel III					
C.v.	0,293	0,106	294	1,697	0,045 (G>NG)
H.a.	0,283	0,106	272	2,862	0,002 (G>NG)
Y.c.	0,289	0,108	272	2,002	0,023 (G>NG)
Comparación Cerro Diente (Di) versus Cerro Santa Lucía (SL):					
Nivel I:				0,703	0,241 (Di=SL)
Nivel II:				0,043	0,483 (Di=SL)
Nivel III:				-0,868	0,193 (Di=SL)
Gremio Y.c. Nivel I:				2,824	0,002 (Di>SL)
Gremio Y.c. Nivel II:				0,678	0,249 (Di=SL)
Gremio T.t.-H.a. Nivel I:				1,990	0,023 (Di>SL)

En Cerro Santa Lucía, la similitud promedio en los períodos de floración de los tres gremios de polinización muestran los mismos resultados que la comunidad, son más agrupados que el modelo nulo en el nivel I, y no difieren del modelo nulo en los niveles II y III. Ninguno de los gremios difiere de su respectivo modelo nulo en Cerro Diente (Tabla IV.5.4). Según lo anterior, los gremios de recurso uniespecífico definidos no presentan evidencia de que esté operando una presión selectiva para modificar los períodos de floración, al menos no distinta a la que podría estar operando al nivel comunitario.

Gremio versus no gremio: ¿Difiere la sobreposición en los períodos de floración de las especies que pertenecen a un gremio, de lo encontrado en la comunidad?. Cuatro de las siete comparaciones posibles para Cerro Santa Lucía, entre la sobreposición en los períodos de floración de pares de especies pertenecientes a un gremio relativo a las parejas que no son del mismo gremio, resultaron agrupadas, otras dos no difieren y una es mayor (Tabla IV.5.5). Los tres gremios definidos en el nivel III tiene períodos de floración más semejantes que las parejas no pertenecientes al mismo gremio. El gremio definido por Hypsochila argyrodice también presentó una sobreposición alta en el primer nivel, mientras que las especies pertenecientes al gremio de Yramea cytheris en el nivel II tienen una sobreposición menor entre ellas que las parejas que no pertenecen a este gremio. En Cerro Diente tres de las seis comparaciones presentan una distribución agrupada

de sus períodos de floración y las otras tres no difieren de los pares de especies que no pertenecen al respectivo gremio. Estas son el gremio de Tatochila theodice (también si se considera el criterio 50% o más de las visitas) y el de Yramea cytheris en el nivel I y el de Colias vauthieri en el nivel III (Tabla IV.5.5).

A nivel comunitario, no se encontró diferencias en la similitud de los períodos de floración de pares de especies entre las dos localidades cuando comparamos entre los niveles altitudinales equivalentes (Nivel I: $Z=0,70$, $P=0,24$; Nivel II: $Z=0,04$, $P=0,48$; Nivel III: $Z=-0,87$, $P=0,19$; Mann-Whitney U-test). Sin embargo, dos de los tres gremios que se repiten entre ambos cerros tienen una similitud mayor en sus períodos de floración en Cerro Diente respecto a Cerro Santa Lucía (Nivel I: Yramea cytheris $Z=2,82$, $P=0,002$; Tatochila theodice - Hypsochila argyrodice $Z=1,99$, $P=0,02$), y el otro no difiere entre localidades (Nivel II: Yramea cytheris $Z=0,68$, $P=0,25$) (Tabla IV.5.5). Para esta comparación se consideró que el servicio de polinización prestado por las dos especies de Pieridae (i.e., Tatochila theodice y Hypsochila argyrodice) serían equivalentes.

En resumen, en esta sección se ha mostrado que existe evidencia de una estructura gremial semejante a lo esperado por facilitación co-evolutiva a mayores alturas y hacia el oeste. Sin embargo, dado que la mayor sobreposición en los períodos de floración no sería consecuencia de una modificación de los períodos de floración de las especies, los resul-

tados sugieren que la presente estructura gremial sería consecuencia de una selección ecológica de especies.

IV.5.5.- Relación entre la similitud en los polinizadores y similitud en los ejes temporal y espacial.

Si el uso del mismo recurso servicio de polinización por dos especies de plantas determina sus patrones relativos de distribución espacial y/o temporal (i.e., período de floración), se podría esperar una correlación entre la similitud en los polinizadores de pares de especies con la sobreposición espacial y/o temporal. Lo esperable por competencia serían correlaciones negativas entre estas variables, y en el caso de facilitación éstas serían positivas.

No se encontró correlación entre la similitud en los polinizadores con la sobreposición espacial, temporal, o con la probabilidad de que dos especies de plantas estén simultáneamente en flor en un mismo lugar (sobreposición en floración * sobreposición espacial) a ninguna de las alturas en ambas localidades (Tabla IV.5.6).

Tampoco existen diferencias significativas al comparar los valores de sobreposición temporal, espacial y la interacción entre los pares de especies con similitud en el uso del recurso servicio de polinización mayor o igual al 50% con los pares de especies con similitudes menores al 50% para cada piso altitudinal en las dos localidades (Tabla IV.5.7).

Estos resultados sugieren que, al menos para estas dos variables del hábitat consideradas (i.e., distribución espa-

Tabla IV.5.6. Correlación parcial entre la similitud en el uso del recurso servicio de polinización (Po), sobreposición espacial (Es) y en los períodos de floración (Te), y la probabilidad de estar en flor en el mismo lugar (Te*Es) de pares de especies de plantas por nivel altitudinal para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S.

	Po-Te	Po-Es	Te-Es	Po-(Te*Es)	#pares
Cerro Diente					
Nivel I	0,146	-0,156	0,069	-0,053	78
Nivel II+III	0,162	-0,144	-0,032	-0,029	78
Cerro Santa Lucía					
Nivel I	-0,036	0,078	0,091	0,025	253
Nivel II	-0,034	0,013	0,014	-0,061	105
Nivel III	0,123	0,125	-0,080	-0,017	45

Tabla IV.5.7. Comparación entre los promedios de sobreposición espacial (Es), en los períodos de floración (Te), y de probabilidad de que dos especies estén simultáneamente en flor en el mismo lugar (Te*Es) de pares de especies de plantas con similitudes en el uso del recurso servicio de polinización mayor o igual al 50% relativo a los pares de especies con similitudes menores al 50%, por nivel altitudinal para Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S.

	≥50%			<50%			Mann-Whitney U-test	
	Prom.	Var.	N	Prom.	Var.	N	Z	Prob.
Cerro Diente Nivel I								
Te	0,480	0,057	38	0,425	0,078	40	0,92	0,19
Es	0,197	0,024	38	0,197	0,020	40	0,09	0,46
Te*Es	0,095	0,011	38	0,088	0,009	40	0,41	0,34
Cerro Diente Nivel II+III (#)								
Te	0,464	0,112	7	0,260	0,082	71	1,51	0,07
Es	0,133	0,011	7	0,186	0,027	71	0,83	0,20
Te*Es	0,044	0,005	7	0,050	0,007	71	0,19	0,42
Cerro Santa Lucía Nivel I								
Te	0,323	0,044	16	0,412	0,081	237	0,69	0,25
Es	0,085	0,012	16	0,106	0,021	237	0,33	0,37
Te*Es	0,023	0,008	16	0,048	0,001	237	0,49	0,31
Cerro Santa Lucía Nivel II (#)								
Te	0,283	0,028	6	0,344	0,079	99	0,44	0,33
Es	0,145	0,037	6	0,112	0,019	99	0,59	0,29
Te*Es	0,018	0,001	6	0,041	0,006	99	0,26	0,40
Cerro Santa Lucía Nivel III								
Te	0,389	0,093	18	0,313	0,094	27	0,53	0,30
Es	0,237	0,019	18	0,213	0,026	27	0,90	0,18
Te*Es	0,081	0,008	18	0,067	0,007	27	0,22	0,41

#= criterio ≥40% de similitud en el uso del recurso servicio de polinización versus <40%.

cial y de los períodos de floración), no existen evidencias de que hayan operando las presiones selectivas planteada por las hipótesis de competencia y facilitación.

IV.5.6.- Morfología floral dentro de los gremios.

Una de las consecuencias de la baja especificidad de las interacciones planta-polinizador en las cordilleras patagónicas sería una estructura morfológica indiferenciada dentro de un gremio. Para poner a prueba esta hipótesis se comparó la similitud en morfología floral de pares de especies pertenecientes al gremio, con la similitud que tienen estas especies con el resto de la comunidad (i.e., parejas gremio - no gremio). Sólo las especies pertenecientes al gremio de recurso uniespecífico definido por Hypsochila argyrodice presentan una similitud morfológica mayor entre ellas que con el resto de las especies de Cerro Santa Lucía (Tabla IV.5.8). No existen diferencias significativas en la similitud morfológica de pares de especies pertenecientes a los gremios de Yramea cytheris (de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía) y Tatochila theodice (de Cerro Diente) al compararlas con las similitudes de estas especies con el resto, así como tampoco existen diferencias en la similitud entre los gremios equivalentes de ambas localidades (Tabla IV.5.8).

La similitud morfológica entre las especies que pertenecen a alguno de los gremios de polinización de recurso uniespecífico (criterio: 50% o más de las visitas) es mayor que la de estas especies con el resto de las especies de cada

Tabla IV.5.8. Similitud en morfología floral de pares de especies miembros de gremios de polinización de recurso uniespecífico comparadas con pares de especies que no integran el mismo gremio, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Criterio: 50% o más de las visitas. La similitud se calculó utilizando el índice de Jaccard. H.a.= Hypsochila arqyrodice, T.t. = Tatochila theodice, Y.c.= Yramea cytheris. (*)= Mann-Whitney U-test. (**)= incluye todas las especies visitadas por Colias vauthieri, H.c., T.t. y/o Y.c. de la localidad que cumplen con el criterio.

	Cerro Diente		Cerro Santa Lucía	
	T.t.	Y.c.	H.a.	Y.c.
Parejas del gremio:				
Similitud promedio	0,462	0,424	0,629	0,314
Varianza	0,088	0,118	0,143	0,100
Número de pares	10	28	21	6
Parejas gremio-no gremio:				
Similitud promedio	0,447	0,403	0,461	0,368
Varianza	0,080	0,085	0,078	0,081
Número de pares	190	280	378	228
Z (*)	0,00	0,00	2,87	-0,61
Probabilidad	0,50	0,50	0,002	0,27
Parejas de gremios (**):				
Similitud promedio	0,506		0,517	
Varianza	0,086		0,110	
Número de pares	91		50	
Parejas gremio-no gremio:				
Similitud promedio	0,412		0,422	
Varianza	0,079		0,082	
Número de pares	406		550	
Z (*) (Probabilidad)	2,46 (0,007)		2,48 (0,007)	

Comparación entre localidades (*): T.t. (Cerro Diente) vs H.a. (Cerro Santa Lucía): Z= -1,27, P= 0,10; Y.c. (Cerro Diente vs Cerro Santa Lucía): Z= 0,75, P= 0,23; Cerro Diente vs Cerro Santa Lucía: Z= -0,38, P= 0,35

localidad, y no existen diferencias significativas al comparar la similitud de estas especies miembros de alguno de los gremios, entre las dos localidades (Tabla IV.5.8). Esto concuerda con lo demostrado en el Capítulo IV.4 respecto a que las especies psicofílicas poseen un cierto grado de especialización morfológica, siendo de la misma magnitud en las dos localidades. Y tal como se demostró más arriba, sólo para las especies pertenecientes al gremio de Hypsochila argyrodice esta diferenciación alcanza el nivel de gremio.

IV.5.7.- Limitación filogenética a la selección direccional de los períodos de floración.

Uno de los supuestos de la teoría de competencia - facilitación es que los períodos de floración pueden ser fácilmente modificados por las presiones selectivas. Este supuesto se puso a prueba en las familias Compositae y Papilionaceae, dado que presentan un número mayor de especies.

Para las compuestas, en ninguno de los niveles altitudinales analizados de las dos localidades la sobreposición promedio en los períodos de floración de pares de especies difiere del modelo nulo basado en las fechas de inicio al azar. Este mismo patrón se da con los pares formados con el resto de las especies, salvo por el nivel superior (II alto + III) de Cerro Diente y en el nivel I de Cerro Santa Lucía en donde estas parejas tienen floración más segregada y más agrupada, respectivamente (Tabla IV.5.9). En el caso de los pares de

Tabla IV.5.9. Similitud promedio en los períodos de floración de pares de Compositae (o Papilionaceae) y del resto de especies, Sierra de los Baquales, Patagonia chilena, 50°S. Se indica la comparación estadística entre los pares de Compositae (o Papilionaceae) y el resto. ^o = similitud del modelo nulo corresponde al promedio de 400 iteraciones.

	Observado			Esperado	Probabilidad
	Prom.	Var.	N	Prom. ^o	
Cerro Diente: Nivel I					
Compuestas	0,308	0,076	36	0,405	0,040 (O=E)
Resto	0,448	0,064	120	0,374	0,960 (O=E)
	(Z= -2,816, P= 0,002, Mann-Whitney U-test)				
Cerro Diente: Nivel II alto + III (850 - 950 msm)					
Compuestas	0,382	0,082	36	0,305	0,915 (O=E)
Resto	0,236	0,083	91	0,310	0,020 (O<E)
	(Z= 2,958, P= 0,002, Mann-Whitney U-test)				
Cerro Santa Lucía: Nivel I					
Compuestas	0,279	0,083	36	0,307	0,350 (O=E)
Resto	0,385	0,085	406	0,235	1,000 (O>E)
	(Z= -1,893, P= 0,029, Mann-Whitney U-test)				
Papilionaceae	0,463	0,103	28	0,206	1,000 (O>E)
Resto	0,340	0,086	435	0,264	0,995 (O>E)
	(Z= 1,941, P= 0,026, Mann-Whitney U-test)				
Cerro Santa Lucía: Nivel II					
Compuestas	0,392	0,054	45	0,340	0,875 (O=E)
Resto	0,235	0,077	120	0,356	0,625 (O=E)
	(Z= 0,717, P= 0,237, Mann-Whitney U-test)				
Cerro Santa Lucía: Nivel III					
Compuestas	0,414	0,078	66	0,401	0,640 (O=E)
Resto	0,352	0,136	78	0,307	0,770 (O=E)
	(Z= 1,649, P= 0,049, Mann-Whitney U-test)				

especies de Papilionaceae y el resto de los pares del nivel I de Cerro Santa Lucía presentan una floración más agrupada que su respectivo modelo nulo, siguiendo la misma tendencia general del nivel (comparar Tablas IV.5.4 con IV.5.9).

Al comparar la similitud de pares de especies de Compositae con el resto, las compuestas presentan una floración más segregada que el resto de las especies en el nivel altitudinal inferior de ambas localidades, mientras que en el nivel superior ésta es significativamente más agrupada. No existe diferencias en el nivel II de Cerro Santa Lucía. La mayor duración del período de floración de las especies de compuestas comparado con el resto de las especies puede explicar la menor sobreposición relativa en el nivel altitudinal inferior de ambas localidades. Esta situación y la mayor sobreposición, respecto al resto de las especies encontrada en el nivel altitudinal superior de ambas localidades, son evidencias de un patrón de floración característico de esta familia (i.e., largo y concentrado a finales de la temporada) y un antecedente que apoya la idea de la existencia de una limitante filogenética.

Papilionaceae también presenta una floración más agrupada que el resto de los pares de especies en el nivel I de Cerro Santa Lucía (Tabla IV.5.9); en este último caso, 6 de las 8 especies de Papilionaceae presentes en el nivel tienen el máximo de floración a principios de la cuarta semana de diciembre, coincidiendo con las temperaturas más altas y la mayor actividad de Hymenoptera, aunque sólo el 14% y 25% de

las especies de Papilionaceae tienen como visitante más importante a Hymenoptera en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, respectivamente. En Cerro Diente, el 86% de las Papilionaceae con visita son psicofílicas, mientras que en Cerro Santa Lucía un 40% son psicofílicas y un 30% son miofílicas. Del total de las once especies de Papilionaceae estudiadas en cada localidad, no se registraron visitantes en una y cuatro especies de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, respectivamente. Los resultados para Papilionaceae sugiere no sólo la existencia de limitación filogenética en los períodos de floración, sino que además una menor capacidad de atraer nuevos visitantes al considerar el gradiente ambiental oeste-este como una sucesión primaria.

IV.5.8.- Discusión y Conclusiones sobre Gremios.

Uno de los supuestos básicos del concepto de gremio, es que las interacciones entre las especies pertenecientes a un gremio son más fuertes entre ellas que con el resto de las especies de la comunidad. La mayor magnitud de interacciones o co-adaptación podría ser consecuencia de una historia previa de interacciones (co-evolución, que implica cambio genético), o puede ser explicado por un modelo de encaje (proceso de selección ecológica de especies, sin cambio genético) (Jordano 1987). Si bien Root (1967) plantea que "... dentro de un gremio, la competencia interespecífica tendría efectos deletéreos por lo que por selección natural se tendería a favor de la divergencia que reduzca la intensidad de la com-

petencia", la existencia de una presión selectiva pasada difícilmente puede ser demostrada. En el caso particular de gremios de polinización, la interacción entre las especies de plantas que comparten el servicio de polinización teóricamente podría resultar en una mayor estructuración en distintos ejes del hábitat (p.e., morfológico, temporal, espacial) sólo si el servicio de polinización ha constituido un recurso limitante. Sin embargo, se podría llegar a una mayor estructuración por la selección ecológica de especies, sin que haya operado la co-evolución.

Para que una teoría ecológica sea consistente, si se cumplen los supuestos, ésta debe cumplirse bajo diferentes situaciones ambientales. A pesar de que las cordilleras patagónicas representan una situación ambiental relativamente extrema, se ha demostrado que se cumplen los supuestos para definir gremios de polinización. Los gremios de polinización de recurso multiespecífico (GRM), que tienen la ventaja conceptual de integrar a todas las especies de plantas que comparten un conjunto de especies de visitantes, además de integrar a los gremios de recurso uniespecífico (GRU), concuerdan con la idea de mutualismo difuso (Janzen 1985, Jordano 1987). De esta forma, un GRM sería equivalente a una cofradía.

Una medida del grado de mutualismo difuso es la conectancia (ver Jordano 1987). Los niveles de conectancia en el sistema planta-polinizador para las mariposas diurnas de la Sierra de Los Bañales es mayor en Cerro Diente relativo a Cerro Santa Lucía (Tabla IV.5.10), es decir, existe un mayor

Tabla IV.5.10. Valores de conectancia de algunos sistemas planta-polinizador de distintas comunidades.

Sistema Planta-Polinizador	Conectancia	Fuente
Mariposas diurnas:		
- Cerro Diente	47,4%	Este trabajo.
- Cerro Santa Lucía	39,3%	Este trabajo.
Abejorros:		
- Rocky Mountains	28,4% - 46,7%	Pleasants, 1980.
- Montana (tundra)	48,1%	Bauer, 1983.
Abejas y abejorros:		
- Ontario	51,5%	Reader, 1975.
Colibríes:		
- Costa Rica	29,6% - 65,4%	Stiles, 1975; Wolf et al., 1976.
Orquídeas y abejas euglossine:		
- Panamá	13,0%	Ackerman, 1983.
- Guyana	17,7%	Williams y Dodson, 1972.

La conectancia se define como el porcentaje de interacciones totales dentro de un sistema mutualista respecto al máximo posible (Yodzis 1980; ver Jordano 1987), y se calcula como:

$$C = \text{conectancia (\%)} = \frac{i * 100}{n * m}$$

donde n= número de especies de plantas, m= número de especies de animales, n*m= número máximo de interacciones posibles, i= número de interacciones reales.

número de interacciones y, consecuentemente, una disminución en la probabilidad de la existencia de una presión selectiva que tienda a la especialización. Los valores de conectancia encontrados para las cordilleras patagónicas son comparables con los señalados para otros ambientes (ver referencias en Tabla V.5.10), salvo por el de las relaciones más especializadas entre las orquídeas tropicales y abejas euglossine, lo que sugiere que el mutualismo difuso es relativamente frecuente.

A pesar de que existe un importante número de especies compartidas entre las dos localidades de la Sierra de Los Baguales analizadas, los grupos de plantas que integran los GRM definidos no se repiten entre estas dos localidades. Es decir, los GRM serían ensambles particulares de especies determinados por las características bióticas (p.e., especies presentes, abundancia) y abióticas (p.e., condiciones climáticas) más que grupos cohesionados de especies que se repiten entre localidades. Lo que sumado a posibles fuentes biogeográficas e historias previas distintas, plantea las situaciones bajo las cuales tendría que operar la co-evolución difusa.

Influencia de las variables históricas. En la Sierra de Los Baguales, las especies de plantas de géneros endémicos y no endémicos tienen un espectro de polinización (al nivel de orden de insecto) equivalente, salvo por melitofilia que está presente sólo en las no-endémicas (Tabla IV.5.11). Este antecedente sirve para reafirmar la idea que, en las cordille-

Tabla IV.5.11. Incidencia de miofilia, psicofilia y melitofilia en las especies de géneros endémicos (*) y no endémicos de la Patagonia presentes en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena.

	Cerro Diente		Cerro Santa Lucía	
	No endémico	Endémico	No Endémico	Endémico
Número de especies	36	14	57	20
Miofilia	33,33	28,57	56,14	65,00
Psicofilia	58,33	71,43	31,58	35,00
Melitofilia	8,33	0,00	12,28	0,00

(*) se consideró como un género endémico a la Patagonia cuando la mayoría de las especies se encuentran en la Patagonia.

ras patagónicas, la historia previa de los taxa determina la factibilidad de adquirir un nuevo mecanismo de polinización, tal como había sido propuesto por Arroyo et al. (1983) para los Andes de Chile central. Los resultados de carga polínica en lepidópteros también concuerdan con esta conclusión. Si bien, en general, existe una muy buena correlación entre las visitas de mariposas y el polen transportado por ellas, el polen de las especies de leguminosas transportado por mariposas es poco frecuente a pesar de que estas especies reciben muchas visitas.

Presión selectiva. El supuesto sobre la existencia de una presión selectiva operando sobre la adecuación biológica de las especies se cumpliría en la Sierra de Los Baquales. Junto con disminuir las tasas de visita de polinizadores con la altitud y hacia Cerro Diente (Capítulo IV.4), el requerimiento de fecundación cruzada aumenta con la altitud y hacia las localidades más cercanas al Campo de Hielo Patagónico Sur (Arroyo y Squeo 1990). Arroyo y Squeo (1990) mostraron además que la formación natural de frutos estaría limitada por la disponibilidad de polinizadores (formación natural de semillas en especies autocompatibles = 91,8%, parcialmente autoincompatibles = 79,0%, autoincompatibles = 40,1%).

Transporte de polen. La eficiencia del transporte de polen de las especies que integran los GRU definidos a base del servicio de polinización prestado por especies de mariposas diurnas no es bajo, sólo un 25% de los individuos de mariposa analizados no presentaba polen en su cuerpo.

La diversidad de polen transportado por cada especie de lepidóptero que define un GRU (expresado como H') es tres veces mayor que el promedio por individuo. Este antecedente sugiere que: a) existe fidelidad de vuelo (i.e., cada individuo de mariposa visita una o unas pocas especies de plantas) y/o, b) existe segregación entre las especies de plantas (y por lo tanto una imposibilidad por parte de un individuo de mariposa de visitar todas las especies de plantas de su GRU) y/o, c) los granos de polen son transportados por cortos períodos de tiempo (de no existir fidelidad de vuelo, esto podría implicar depositación de polen en estigmas de otras especies). Especialmente en los dos primeros casos, la transferencia interespecífica de polen sería baja (i.e., poca interferencia competitiva), pero aumentaría la probabilidad de competencia por explotación.

Estructura de los gremios. Dentro de la teoría de competencia - facilitación (ver Rathcke 1983), los resultados de la sobreposición en los períodos de floración dentro de gremios de recurso uniespecífico son consistentes con lo esperado bajo una situación de incremento de facilitación con la altitud (tres de los cuatro GRU de Cerro Santa Lucía que poseen una floración agrupada se encuentran en el nivel altitudinal superior) y hacia el oeste (dos de los tres gremios comunes tienen mayor sobreposición en Cerro Diente comparado con Cerro Santa Lucía). El resultado anterior se refuerza al considerar que no existe diferencia en sobreposición cuando se compara, al nivel comunitario, cada uno de los pisos homó-

logos entre los dos cerros. Sin embargo, no existe evidencia de que la estructura temporal particular que presentan algunos gremios sea el resultado de la presión selectiva planteada por la teoría de competencia - facilitación.

Las especies de plantas pertenecientes a tres de los cinco gremios de abejorros estudiados por Pleasants (1980) en las Rocky Mountains (USA), que tenían un período de floración más segregado que su modelo nulo, se encontraban en el nivel altitudinal inferior. La floración segregada sugeriría un aumento de la competencia entre plantas a alturas menores, pero este autor da cuenta de lo que ocurre con la sobreposición de los períodos de floración de las especies en la comunidad.

Parrish y Bazzaz (1979) mostraron una alta sobreposición en los períodos de floración y en las especies de visitantes en comunidades de sucesión temprana relativo a comunidades de praderas de sucesión tardías en Illinois (USA). Ellos concluyeron que la especialización y segregación de nicho en el sistema planta-polinizador se establecería en las etapas tardías de sucesión, mientras que la convergencia en los períodos de floración tendría un valor selectivo para atraer vectores de polinización similares. Estas evidencias son consistentes con lo esperado en la teoría de competencia - facilitación, sin embargo los resultados pueden también ser explicados por selección ecológica de especies.

En el espacio de interacción planta-polinizador, las probabilidades de que dos especies de plantas compartan poli-

nizadores varía desde cero hasta 1. De haber operado una presión selectiva tendiente a maximizar el éxito reproductivo, se podría esperar que, a medida que existe una mayor interacción entre las plantas, debería aumentar el grado de estructuración espacial, temporal y/o espacial*temporal. Sin embargo, se mostró que no existe correlación entre estas variables en ninguna de las dos localidades estudiadas, ni tampoco cuando se compara el conjunto de pares de especies que poseen más de un 50% de similitud en los polinizadores con el resto. Estos resultados sugieren que no existe evidencia de que las presiones selectivas predichas por las hipótesis de competencia - facilitación hayan operado sobre el eje temporal y espacial.

A nivel de morfología floral, los resultados indican que no existe diferenciación dentro de un GRU, salvo por la mayor incidencia de corolas cerradas en Cerro Santa Lucía. Comparando entre pares de especies de un mismo gremio con parejas que no lo son, sólo el gremio de Hypsochila argyrodice de Cerro Santa Lucía presenta una similitud morfológica mayor, mientras que los otros tres GRU no difieren. Tampoco existen diferencias al comparar los gremios equivalentes entre los dos cerros. La similitud morfológica de especies pertenecientes a los GRU definidos (criterio: 50% o más de las visitas) es mayor que con el resto, y no existen diferencias entre los dos cerros. Este resultado muestra que existe un cierto grado de especialización morfológica gruesa para psicofilia en las dos localidades; y que sólo para el GRU definido por H.

argyrodice de Cerro Santa Lucía la diferenciación morfológica alcanza el nivel de gremio. Por último, y en contraste a lo señalado por Brown y Brown (1979) para colibríes tropicales, no existe evidencia consistente a favor de la disminución de la probabilidad de interferencia competitiva a través de segregación de distintos tipos de polen entre la cabeza y tórax de las mariposas. Murray et al. (1987), estudiando dos gremios de plantas polinizadas por colibríes en Costa Rica demostraron que no existe una diferenciación consistente en los caracteres florales o en los períodos de floración. En estos dos gremios se había demostrado previamente la existencia de presión selectiva, es decir, que los eventos de polinización a) son insuficientes para maximizar la formación natural de semillas y, b) existe transferencia interespecífica de polen (Feinsinger et al. 1986). Murray et al. (1987) concluyeron que la ausencia del patrón esperado no indicaría que la competencia no ocurra, sino que el ensamblaje de especies no es estable por largos períodos de tiempo y, que el cambio en distribución y abundancia de las especies es más rápido de lo que requeriría la selección natural o competencia difusa para eliminar los fenotipos o especies inapropiadas, respectivamente.

Limitación filogenética. Baker (1983) plantea la existencia de limitación filogenética en contraposición a la selección direccional en el sistema planta-polinizador, destacando los caracteres morfológicos florales (i.e., "phylogenetic constraint: the limitation on present adapta-

tion that is imposed by genetic features inherited from ancestors"). La idea intuitiva de los botánicos de fines del siglo XIX respecto a la existencia de una relación filogenética en la ocurrencia de los períodos de floración (p.e, Robertson 1895), ha sido recientemente comprobada por Kochmer y Handel (1986). Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis sobre una limitación filogenética a la selección direccional. Si bien no se encontró diferencias en la sobreposición de los períodos de floración al comparar con modelos nulos, la pertenencia a una familia determina un comportamiento diferencial al resto de las especies. En el caso de las compuestas, éstas poseen una floración larga y concentrada a finales de la temporada, como ha sido señalado para otras latitudes. Como consecuencia de lo anterior, su sobreposición aumenta con la altura. En el caso de las papilionáceas de Cerro Santa Lucía, las especies pertenecientes a esta familia poseen una floración concentrada en el centro de la estación coincidiendo con el período de mayor actividad de los Hymenoptera (aunque sólo el 25% de las leguminosas de este lugar son melitofílicas). Este último resultado sugiere que la historia previa de la familia, asociada a polinización por Hymenoptera (Faegri y van der Pijl 1979; Crepet 1983; Friis y Crepet 1987; Willemstein 1987), puede estar determinando los períodos de floración. Esta limitación podría explicar el aumento de especies de Papilionaceae sin visitantes hacia Cerro Diente.

En resumen, en la Sierra de Los Baguales se pueden defi-

nir gremios de polinización, los que serían ensambles particulares de especies que varían entre localidades. Existe evidencia a favor de un incremento de facilitación hacia mayores alturas y hacia la localidad más cercana del Campo de Hielo Patagónico Sur. Sin embargo, en estos sistemas mutualistas (sensu Janzen 1985) es difícil sostener la existencia de co-evolución tendiente hacia la especialización de las interacciones. Factores como el origen biogeográfico y la historia previa de las especies, la inestabilidad climática y la existencia de limitación filogenética estarían determinando la estructura de estas comunidades.

IV.6.- RELACION ENTRE DENSIDAD FLORAL Y PRODUCCION DE FRUTOS

En este capítulo se analizan los niveles de fecundidad bajo distintas condiciones de densidad floral de algunas especies de plantas comunes a ambas localidades y que son visitadas por mariposas diurnas. También se analiza el efecto de mezclas de polen sobre la fecundidad en estas especies.

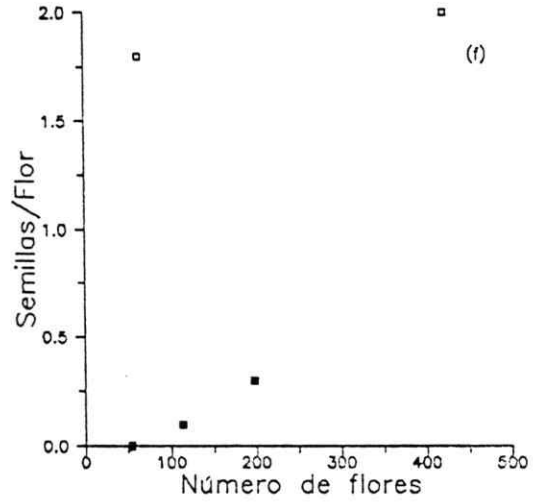
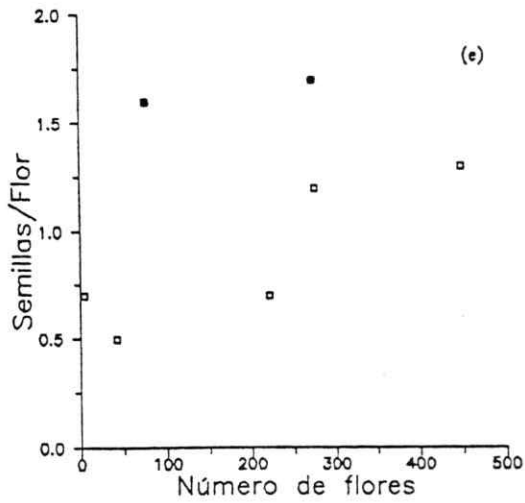
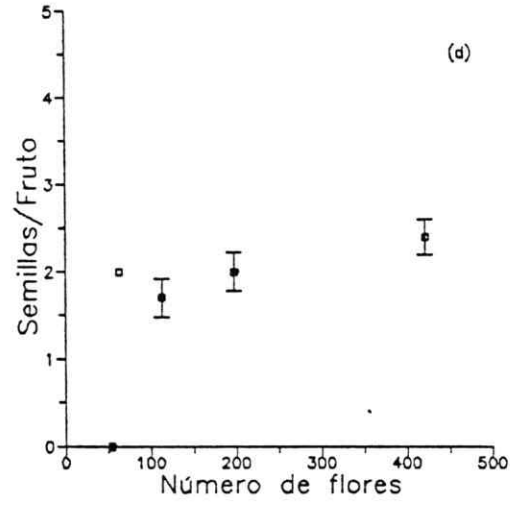
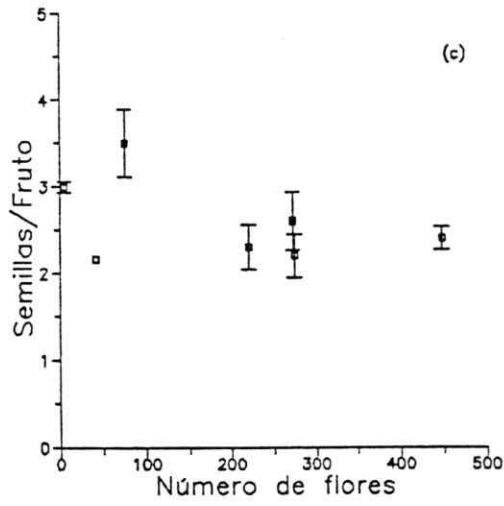
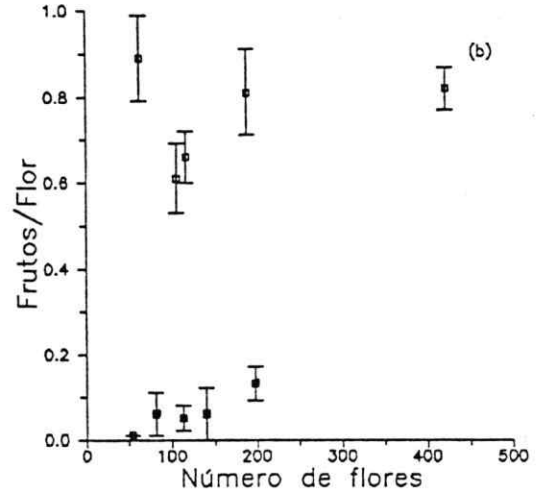
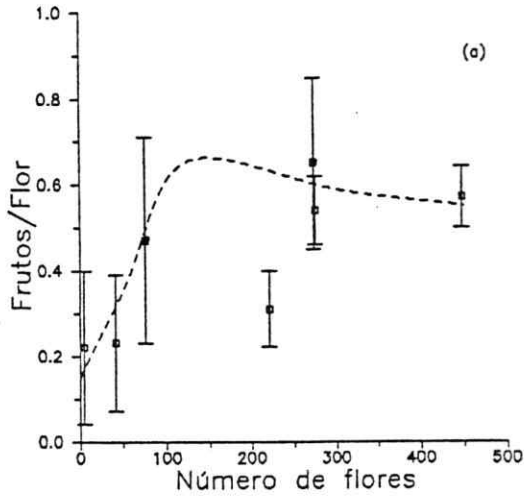
Las especies elegidas tienen distintas niveles de incompatibilidad genética, desde totalmente autoincompatibles (p.e., Oxalis patagonica) hasta autocompatibles (p.e., Viola maculata); sin embargo, ninguna de estas especies es autógena por lo que todas requieren del servicio de polinización (Arroyo y Squeo 1990).

IV.6.1.- Efecto de la densidad floral.

A continuación se compara el número de flores por parcela (densidad floral) versus tres parámetros relacionados con la eficiencia del servicio de polinización (i.e., frutos/flor, semilla/fruto y semilla/flor).

Adesmia salicornioides (Fig.IV.6.1). Esta especie parcialmente autocompatible integra, con el criterio del 50% o más de las visitas, el gremio de Colias vauthieri en Cerro Diente y el de Yramea cytheris en Cerro Santa Lucía. En Cerro

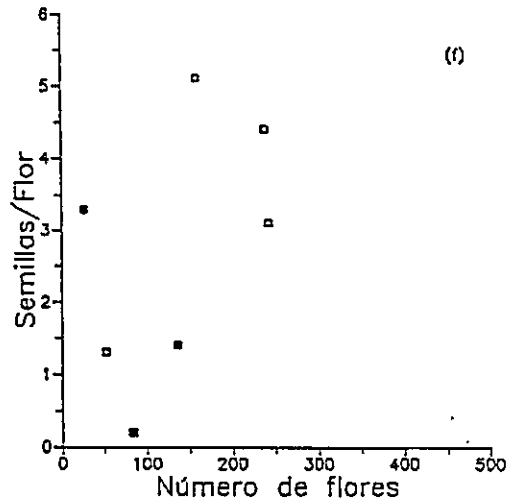
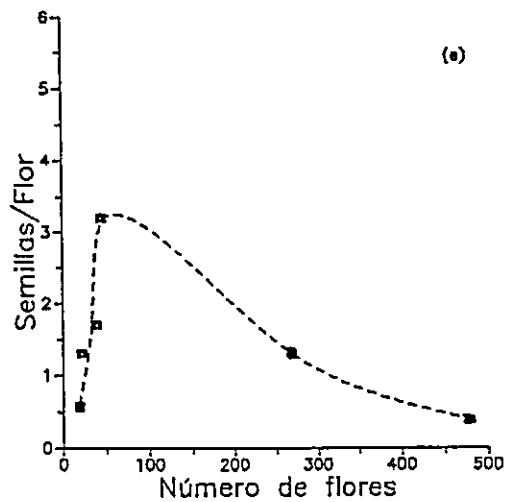
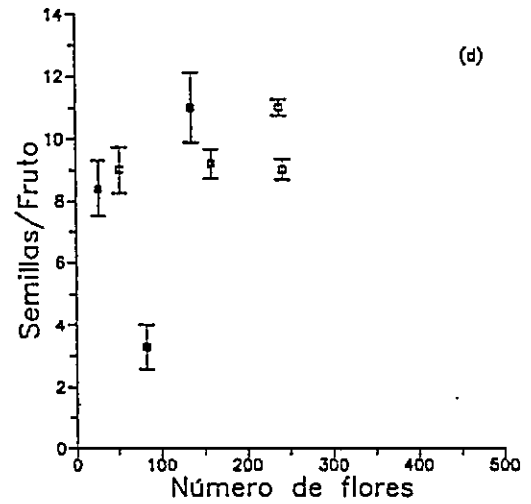
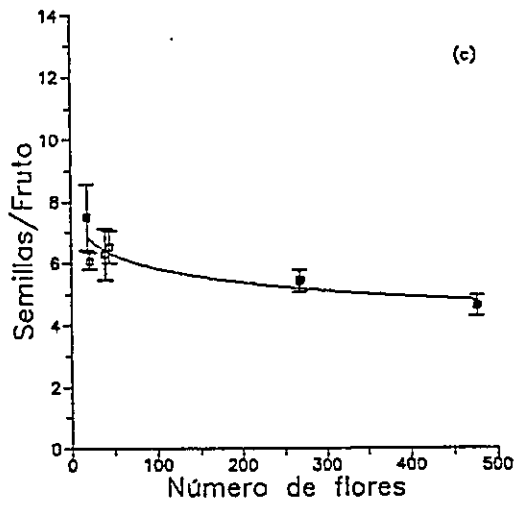
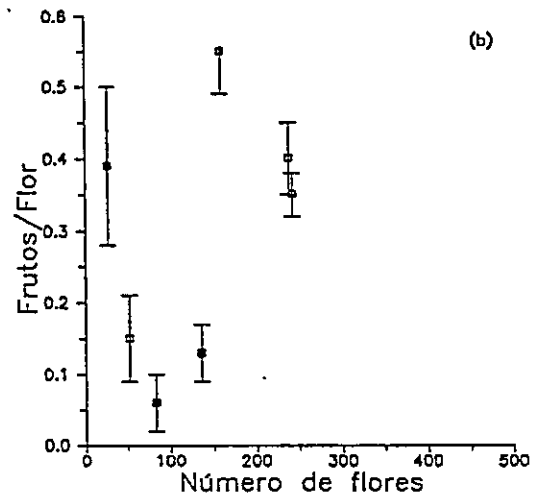
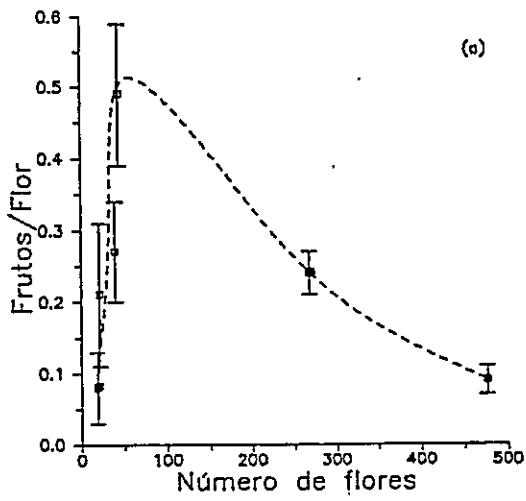
Figura IV.6.1 Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para Adesmia salicornioides en parcelas permanentes de 16 m² ubicadas en Cerro Santa Lucía (a, c, e) y Cerro Diente (b, d, f), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. a-b: Frutos/Flor, c-d: Semillas/Fruto, e-f: Semillas/Flor. Los cuadrado negros corresponden a los datos de mitad de temporada. La barra indica una desviación estándar.



Santa Lucía, la fructificación es máxima a niveles intermedios de densidad floral. Si bien en Cerro Diente se registró estacionalmente la misma tendencia, la magnitud de la fructificación estuvo principalmente determinada por las condiciones climáticas. Durante el período de tormentas a mitad de la estación, la fructificación en Cerro Diente fue menor al 15%, mientras que a finales de temporada fue mayor al 50%. No existe correlación entre el número de semillas/fruto y semillas/flor con la densidad floral en ninguna de las dos localidades (Cerro Santa Lucía $r = -0,44$ y $r = 0,45$, Cerro Diente $r = 0,61$ y $r = 0,53$; $P > 0,05$ en todos los casos).

Lathyrus magellanicus (Fig.IV.6.2). Esta especie es casi completamente autoincompatible, aunque existen diferencias entre las dos variedades. L. magellanicus integra los gremios de Tatochila theodice e Yramea cytheris en Cerro Diente (criterio 10% o más de las visitas) y, el de Hypsochila argyrodice en Cerro Santa Lucía (criterio 50% o más de las visitas) (Capítulo IV.5). La fructificación en Cerro Santa Lucía es máxima a niveles intermedios de densidad floral y disminuye a densidades mayores. En Cerro Diente, al igual que con A. salicornioides, la fructificación se ve fuertemente determinada por el clima. La proporción de semillas por fruto está correlacionada negativamente con la densidad floral en Cerro Santa Lucía ($r = -0,93$, $P < 0,01$; modelo: $1/Y = 0,15 + 0,00014X$, $F_{(1,5)} = 27,75$, $P < 0,01$), mientras que en Cerro Diente no existe correlación entre estas variables ($r = 0,43$, $P > 0,05$). El número de semillas/flor presentó la misma

Figura IV.6.2 Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para Lathyrus magellanicus en parcelas permanentes de 16 m² ubicadas en Cerro Santa Lucía (a, c, e) y Cerro Diente (b, d, f), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. a-b: Frutos/Flor, c-d: Semillas/Fruto, e-f: Semillas/Flor. Los cuadrado negros corresponden a los datos de mitad de temporada. La barra indica una desviación estándar.



tendencia que frutos/flor en cada cerro.

Oxalis patagonica (Fig. IV.6.3). Esta especie triestílica es totalmente autoincompatible, integra el gremio de Hypsochila argyrodice en Cerro Santa Lucía y, en Cerro Diente, el gremio de recurso multiespecífico definido por Noctuoidea spp - Habromyia sp.1. O. patagonica presentó mayor fructificación en Cerro Diente respecto a Cerro Santa Lucía ($t_s = 8,11$, $P < 0,01$), y es independiente de la densidad floral. A pesar de que hay una tendencia hacia una mayor formación de semillas por fruto en Cerro Santa Lucía, ésta no es significativa ($t_s = 1,93$, $P > 0,05$). No se observa una relación entre semillas/flor y densidad floral.

Phaiophleps biflora (Fig. IV.6.4). Es una especie totalmente autoincompatible. En el Cerro Diente integran los gremios de Tatochila theodice (P. b. ssp biflora) y Yramea cytheris (P. b. ssp lyckholmii) (criterio 50% o más de las visitas), y en el Cerro Santa Lucía el de Yramea cytheris (P. b. ssp biflora) (criterio 10% o más de las visitas). Dado que la subespecie más abundante en las dos localidades es P. b. biflora, se establecieron parcelas permanentes sólo con esta última subespecie. En general no se observa correlación entre los tres parámetros considerados con la densidad floral, salvo por la proporción de semillas/fruto en Cerro Diente ($r = 0,71$, $P < 0,05$; modelo: $Y = 1,4 + 0,285X$, $F_{(1,8)} = 7,2$, $P < 0,05$).

Viola spp. (Fig. IV.6.5). V. maculata es una especie autocompatible que habita en Cerro Santa Lucía, mientras que

Figura IV.6.3 Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para Oxalis patagonica en parcelas permanentes de 16 m² ubicadas en Cerro Santa Lucía (a, c, e) y Cerro Diente (b, d, f), Sierra de Los Bañales, Patagonia chilena, 50°S. a-b: Frutos/Flor, c-d: Semillas/Fruto, e-f: Semillas/Flor. Los cuadrado negros corresponden a los datos de mitad de temporada. La barra indica una desviación estándar.

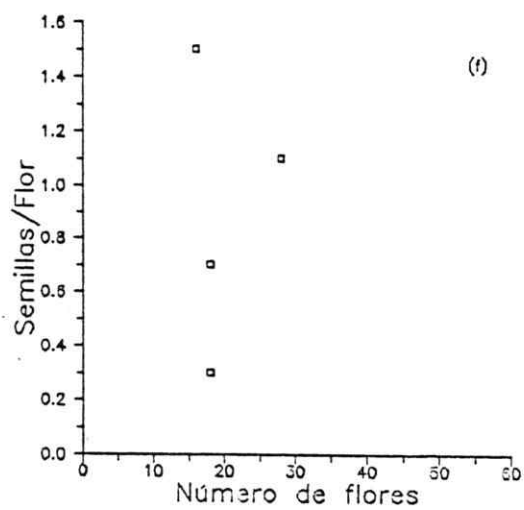
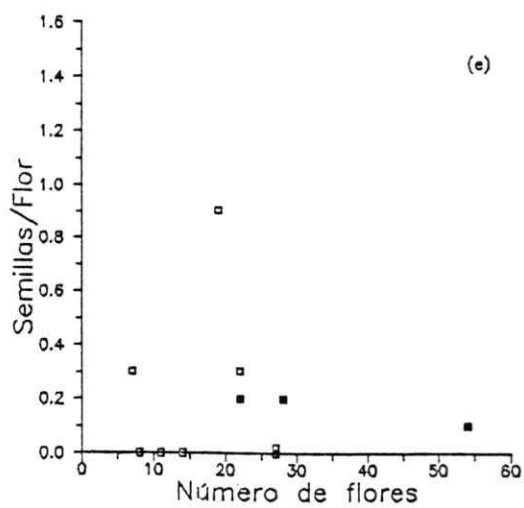
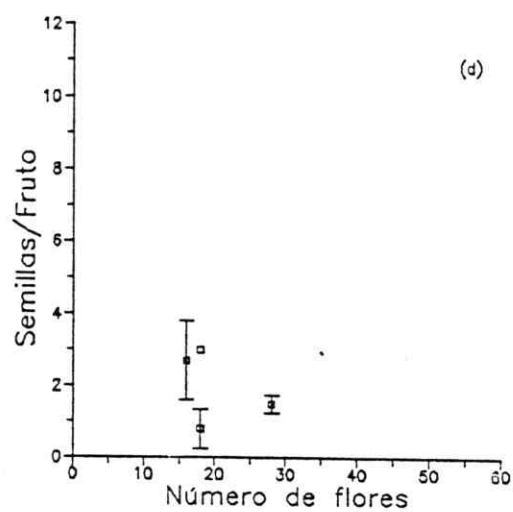
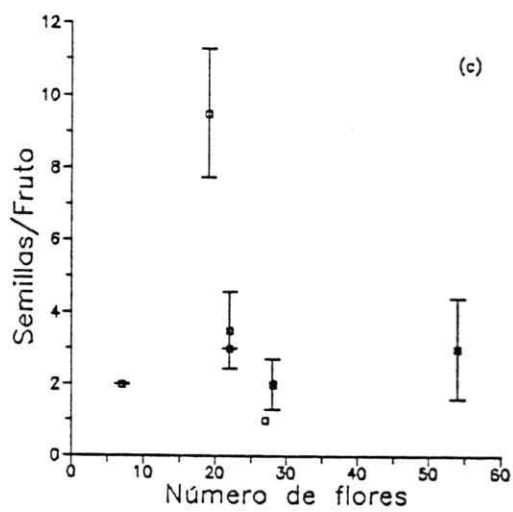
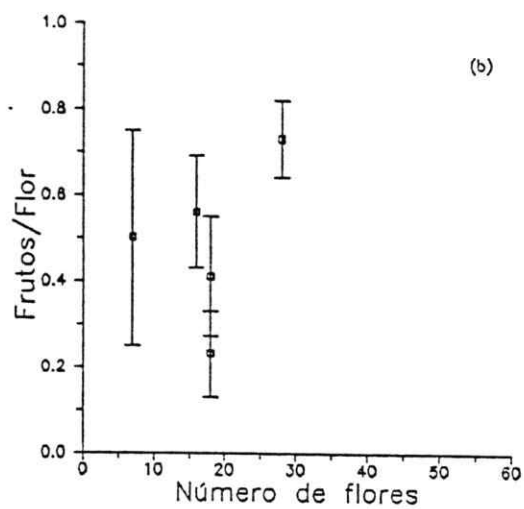
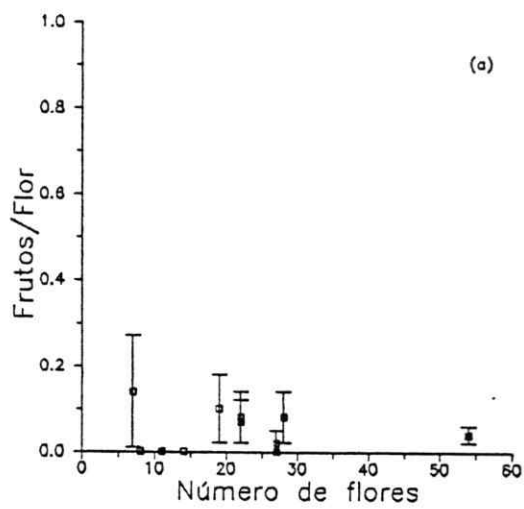


Figura IV.6.4 Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para Phaiophleps biflora en parcelas permanentes de 16 m² ubicadas en Cerro Santa Lucía (a, c, e) y Cerro Diente (b, d, f), Sierra de Los Ba-guales, Patagonia chilena, 50°S. a-b: Frutos/Flor, c-d: Semi-llas/Fruto, e-f: Semillas/Flor. Los cuadrado negros corres-ponden a los datos de mitad de temporada. La barra indica una desviación estándar.

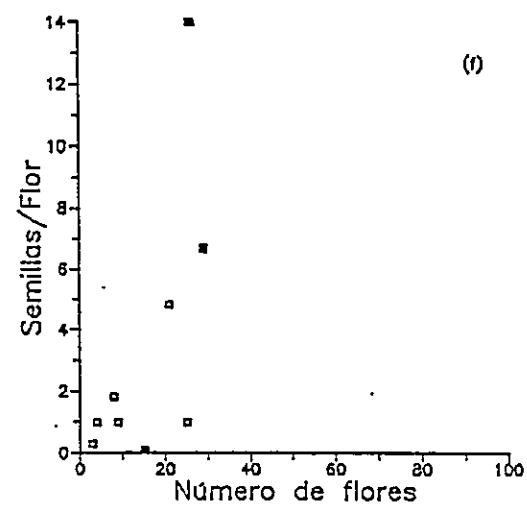
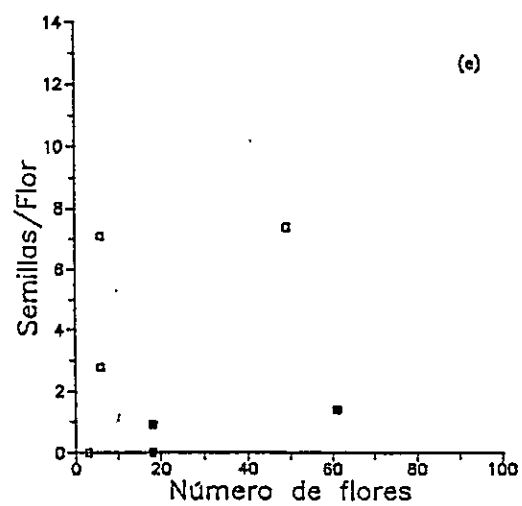
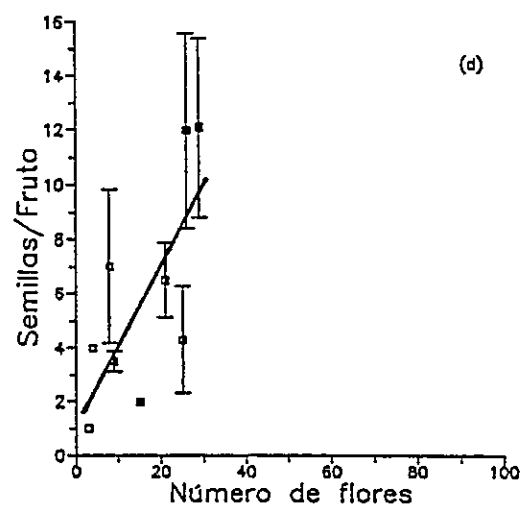
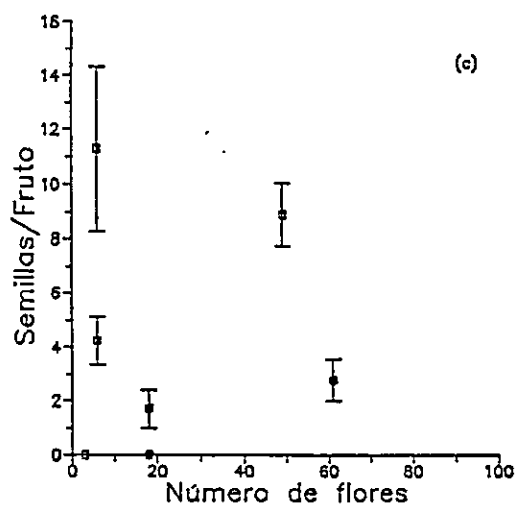
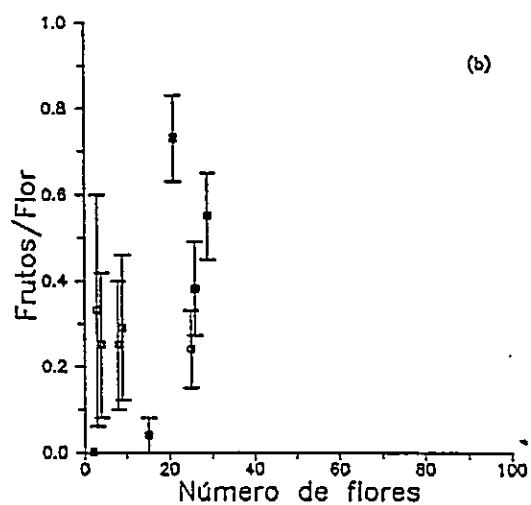
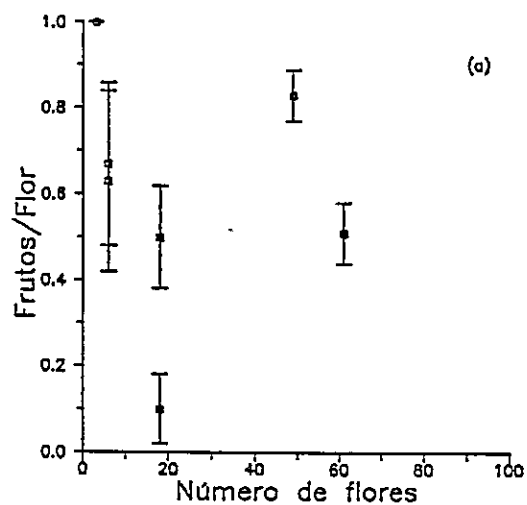
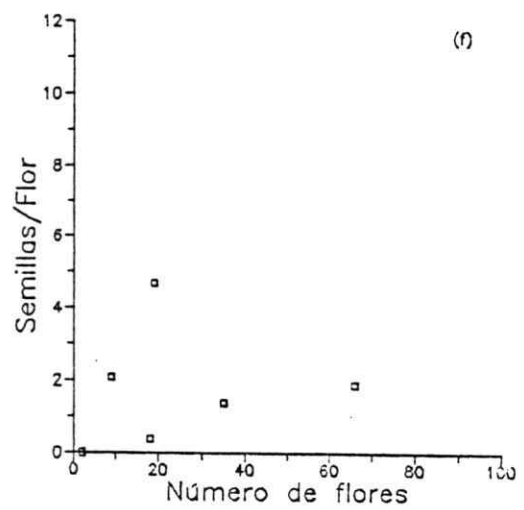
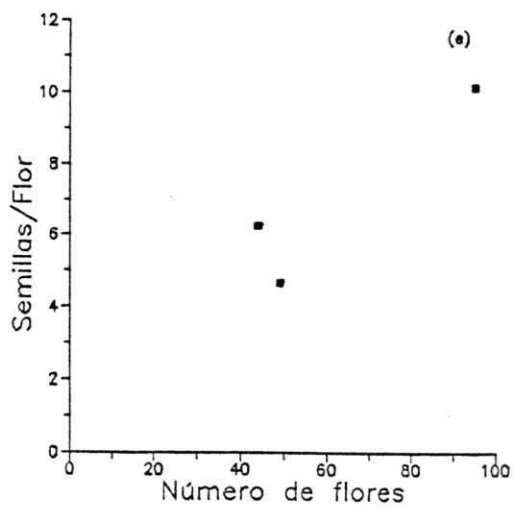
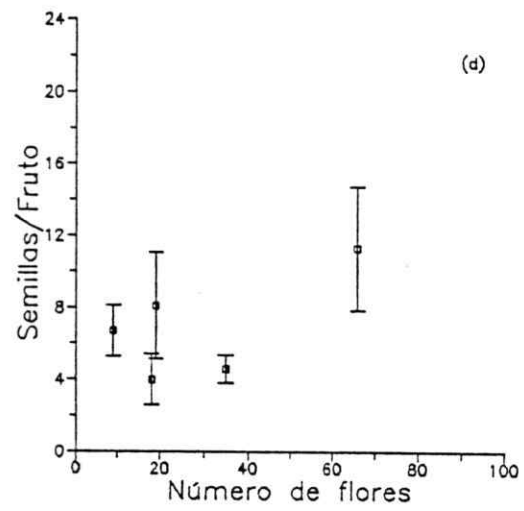
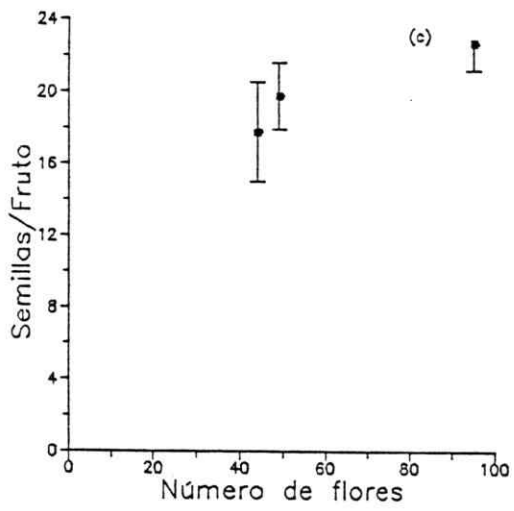
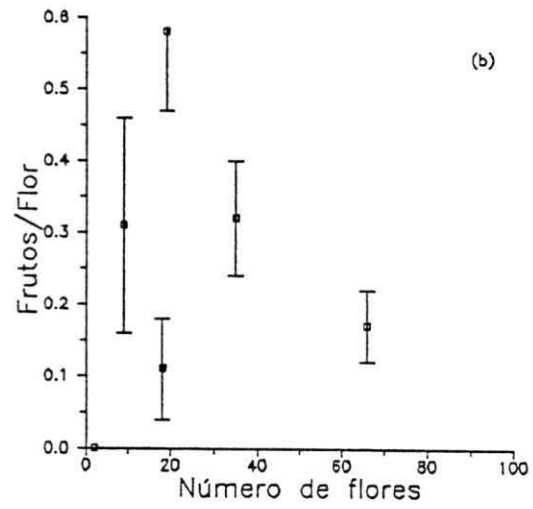
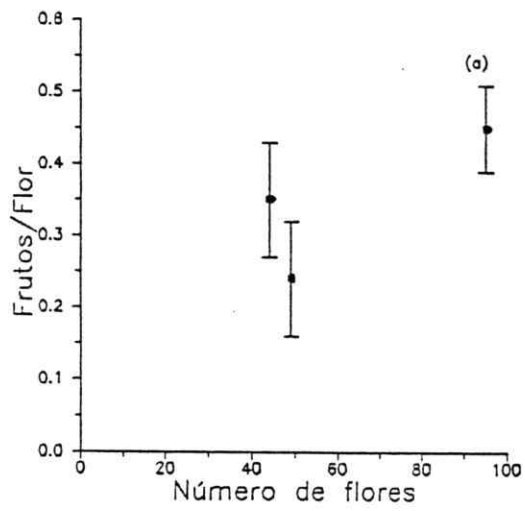


Figura IV.6.5 Relación entre tres parámetros indicadores de fecundidad con la densidad de flores para Viola maculata de Cerro Santa Lucía (a, c, e) y V. reichei de Cerro Diente (b, d, f) en parcelas permanentes de 16 m², Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. a-b: Frutos/Flor, c-d: Semillas/Fruto, e-f: Semillas/Flor. La barra indica una desviación estándar.



V. reichei es parcialmente autocompatible y se encuentra en Cerro Diente. Ambas especies poseen flores cleistógamas y chasmógamas. V. reichei integra el gremio de Yramea cytheris (criterio 50%), mientras que V. maculata no tiene visitantes (Anexo VII.6). No hay correlación entre las tres variables con respecto a la densidad floral (flores chasmógamas en Cerro Diente: fruto/flor $r = -0,34$, semilla/fruto $r = 0,65$, semilla/flor $r = -0,13$; $P > 0,05$ en todos los casos).

IV.6.2.- Fecundidad en cruzamientos con mezclas de polen.

Se realizó una serie de cruzamientos experimentales en las especies indicadas en la sección anterior. Se realizaron estos cruzamientos a mitad de la temporada 1986-87, suponiendo que se darían las condiciones óptimas para investigar el efecto de mezclas inter-intraespecífica de polen sobre la fecundidad. Lamentablemente, un gran número de yemas previamente excluidas de visitas de insectos abortó luego de fuertes heladas ocurridas en diciembre de 1986 (ver Capítulo IV.1). En la tabla IV.6.1 se muestra un resumen de los cruzamientos en las tres especies en que se logró obtener resultados de polinización con mezclas de polen. El porcentaje de fructificación (frutos/flores) no difiere de la encontrada por fecundación cruzada intraespecífica. El promedio de semillas por fruto es superior en los cruzamientos con polen intraespecífico respecto a las mezclas en los tres casos, sin embargo estas diferencias no son significativas (Lathyrus magellanicus: $t_s = 2,22$, $P > 0,05$; Oxalis patagonica:

Tabla IV.6.1. Efecto sobre la fertilización de mezclas de polen en algunas especies presentes en Cerro Diente y/o Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Para cada tipo de tratamiento se indica el número de flores (#Fl) e individuos (#Ind) utilizados, el porcentaje de frutos formados por flor (Fr/Fl) y, el número de semillas por fruto (S/Fr). A.M.= autopolinización manual, A.A. = autopolinización automática, P.C.= polinización cruzada, P.C.M.= polinización cruzada mixta (polen conoespecífico + polen interespecífico).

Especie	#Fl/#Ind	Fr/Fl(%)	S/Fr
<u>Lathyrus magellanicus</u>			
A.A.	50/4	0,0	0,0
P.C.	18/8	38,9	7,14
P.C.M.	38/10	39,5	5,00
<u>Oxalis patagonica</u>			
A.M.	6/2	0,0	0,0
A.A.	107/11	0,0	0,0
P.C.(intermorfo)	5/2	100,0	13,40
P.C.M.	8/4	100,0	11,00
<u>Phaiophleps biflora</u>			
A.A.	39/9	12,8	1,40
P.C.	8/8	87,5	16,67
P.C.M.	9/5	100,0	13,00

$t_s = 1,76$, $P > 0,05$; Phaiophleps biflora: $t_s = 0,83$, $P > 0,05$). Este resultado podría ser consecuencia del bajo número de réplicas, ya que en los dos primeros casos el valor del estimador está muy cercano al valor crítico. En P. biflora todas las semillas formadas por polinización intraespecífica completaron su desarrollo, mientras que el 29% de las semillas obtenidas con mezclas de polen abortó. Estos resultados sugieren que podría existir interferencia competitiva a nivel de bloqueo de la germinación del polen conoespecífico y/o fecundación interespecífica.

IV.6.3.- **Discusión y Conclusiones de Relación entre Densidad Floral y Producción de Frutos.**

Densidad floral y fecundidad: casos específicos. Las teorías de competencia-facilitación están basadas en el supuesto de que el factor estudiado determina el éxito reproductivo de una especie. Entre otros, la fructificación puede ser definida como un indicador del éxito reproductivo. En esta sección se analizan algunos factores que puede determinar los niveles de fructificación en especies psicofílicas de la Sierra de Los Baguales.

En el Cerro Santa Lucía, bajo condiciones climáticas más estables durante la estación reproductiva comparado con Cerro Diente, dos de las cinco especies presentaron máximos de fructificación (i.e., fruto/flor) a niveles medios de densidad floral, mientras que la fructificación de estas mismas especies en Cerro Diente fue altamente dependiente de las

condiciones climáticas. En las otras tres especies no existe un patrón claro entre fructificación y densidad floral. Esto significa que:

a) para algunas especies en Cerro Santa Lucía a niveles bajos de densidad floral (i.e., atractividad), incrementos en la densidad de flores determina incrementos en la fructificación y por lo tanto de la actividad de polinización. En estas misma especies, a densidades florales mayores el recurso servicio de polinización podría ser limitante.

b) en todas las especies estudiadas en Cerro Diente y algunas de Cerro Santa Lucía, otros factores además de la densidad parecen influir sobre la formación de frutos. La alta dependencia climática en la actividad de visita de los insectos antófilos parece ser el factor más importante.

Dentro de una especie, la formación de semillas por fruto puede ser un mejor indicador del éxito reproductivo. Este parámetro es independiente de la densidad floral en casi todos los casos, salvo para Lathyrus magellanicus en Cerro Santa Lucía (correlación negativa) y por Phaiophleps biflora en Cerro Diente (correlación positiva). Dentro del modelo de forrajeo secuencial (Real 1983), una mayor densidad de flores podría persuadir al polinizador a visitar un número importante de flores antes de continuar buscando otros parches de flores. L. magellanicus forma parches extensos por reproducción vegetativa, por lo tanto el resultado encontrado en Cerro Santa Lucía podría ser consecuencia de la transferencia de polen intraindividuo. Howlett et al. (1975) mostraron que

la producción de semillas se reduce cuando las flores son polinizadas artificialmente con mezclas de granos de polen compatible e incompatible de la misma especie. Esta respuesta sería semejante a la relación teórica plantea por Rathcke (1983) entre visitación de polinizador y densidad floral (de mezclas de especies), pero donde habría interferencia competitiva intra-específica. Por otro lado, Phaiophleps biflora no presenta reproducción vegetativa, y por lo tanto mayor actividad de visita dentro de un parche tendría como consecuencia una mayor transferencia de polen compatible.

Otros factores, que incluyen desde la interferencia competitiva hasta el efecto del clima sobre la actividad de los insectos visitantes y sobre el desarrollo de los óvulos fecundados, parecen ser más importantes que la atractividad. Los resultados del efecto de mezclas de polen sobre la formación de semillas sugieren que podría existir interferencia competitiva. Para algunas especies, los eventos de post-fertilización, como la aborción y depredación, parecen ser más importantes en el Cerro Diente respecto al Cerro Santa Lucía (ver Anexo VII.10).

Finalmente, otro indicador de la adecuación biológica de las especies, como lo es la reproducción vegetativa y la longevidad, podría jugar un papel importante en la mantención de las poblaciones de algunas de las especies estudiadas. En el caso de Adesmia salicornioides, las poblaciones de Cerro Diente tendrían mayor longevidad que las de Cerro Santa Lucía (ver Anexo VII.11).

En resumen, incrementos en la rigurosidad climática afectarían diferencialmente la capacidad de mantención de las poblaciones de las distintas especies de plantas. Este efecto podría ser directo (p.e., sobre los niveles de aborción pre y post-fertilización) e indirecto (p.e., a través de la actividad de los insectos antófilos).

V. DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES

Las consideraciones teóricas en ecología de comunidades sugieren que las interacciones entre las especies pueden ser influidas por muchos factores, que incluyen desde los ambientales a los históricos. Muchos de los estudios de ecología comunitaria han estado orientados a establecer patrones generales, a través de describir y analizar una o unas pocas de las variables que determinan la estructura de comunidades (p.e., Baker et al. 1971; Mosquin 1971; Kevan 1972; Bawa et al. 1985; Moldenke 1979; Moldenke y Lincoln 1979; Parrish y Bazzaz 1979; Arroyo et al. 1982, 1985a, 1987; Baker 1983; Kevan y Baker 1983; Primack 1983; McCall 1986; Ramírez 1989; Riveros 1991).

Utilizando la información disponible para las comunidades de alta montaña de la Sierra de Los Baguales, discutiré los principales factores que determinarían la estructura de comunidades, definidas en términos de interacciones planta-polinizador.

Co-evolución vs encaje. La estructura de un sistema mutualista (sensu Janzen 1985) sería consecuencia de dos fenómenos que podrían operar simultáneamente: a) co-evolución (que implica cambio genético), y b) encaje (proceso de selección ecológica de especies, sin cambio genético) (Jordano

1987). La mayoría de los ecólogos han considerado las interacciones entre las especies dentro de la teoría de co-evolución. Los cambios co-evolutivos son básicamente un proceso difuso que involucra a conglomerados de especies (Thompson 1982; Schemske 1983; Howe 1984; Janzen 1985), y requieren de constancia de las interacciones (Murray et al. 1987). Sin embargo, existen evidencias que en las comunidades operan otros factores que hacen menos probable la existencia de una presión selectiva direccional. Entre estos factores destacan: a) las interacciones facultativas de baja especificidad que generan regímenes de selección variables, b) la existencia de una enorme variación ambiental temporal y espacial (p.e., entre y dentro de las estaciones de crecimiento, entre y dentro de localidades) que incrementa la varianza de las presiones selectivas mutuas (p.e., Jordano 1987) y, c) la existencia de inercia filogenética y otras limitantes que se oponen a la selección direccional (Baker 1983; Kochmer y Handel 1986; Arroyo y Squeo 1990; Squeo et al. 1988, 1991).

La explicación alternativa en que la estructura de una comunidad está determinada por un mecanismo de encaje de especies ha recibido menos atención. En este marco conceptual, el establecimiento de las interacciones en un sistema mutualista dependería de varios factores, entre estos: a) la historia de interacciones previas de las especies (i.e., involucra pre-co-adaptación), b) el grado de especialización de las asociaciones mutualistas en las comunidades fuentes y, c) la diversidad de características ambientales de las comunidades

fuentes (i.e., diversidad de historias de interacciones previas).

Mucha de la evidencia recopilada en esta tesis sugiere que el proceso de encaje habría sido más importante que la co-evolución, en determinar la estructura de las comunidades en la Sierra de Los Baguales. La inestabilidad climática, reforzada por procesos históricos, habría seleccionado conjuntos de taxa con bajos niveles de especificidad en sus interacciones. Esta baja especificidad sería una consecuencia de las bajas tasas de visita y del cambio en los espectros de polinización (a nivel comunitario y dentro de especies de plantas). A su vez, estos dos factores están relacionados, por una parte, con una selección para grupos de insectos con menores requerimientos energéticos (dípteros y lepidópteros) y, por otra parte, con el efecto de las variables climáticas sobre la tasas de visita. Yo propongo que las interacciones difusas y parcialmente facultativas entre los taxa posibilitan la estructuración de nuevos sistemas mutualistas por la vía de la selección ecológica de especies (i.e., encaje), dentro un régimen de co-evolución difusa que favorecería la inespecificidad.

Si consideramos las comunidades de alta montaña de la Sierra de Los Baguales dentro de una sucesión primaria (i.e., altitudinal y este-oeste), los eventos de colonización de las especies dependerán principalmente del tiempo que las nuevas áreas están abiertas a colonización y de la capacidad de dispersión de las especies. Sin embargo, los factores selectivos

que podrían operar como filtros a la estructuración de una nueva comunidad dependen de:

- a) la capacidad de las especies para establecer nuevas interacciones mutualistas, factor que implica favorecer la inespecificidad de las interacciones y,
- b) los gradientes climáticos y las características ecofisiológicas de los distintos organismos presentes en las comunidades fuente (p.e., capacidad de reproducción vegetativa y/o longevidad en las plantas, capacidad de los insectos de actuar a bajas temperaturas).

Estos puntos son importantes si consideramos que existe un incremento en los requerimientos de fecundación cruzada para la producción de semillas con aumentos de rigurosidad ambiental hacia mayores alturas (Arroyo y Squeo 1990). A continuación discutó los siguientes tres factores relacionados con las interacciones entre taxa, y que influirían sobre la estructura de las comunidades en la Sierra de Los Baguales: i) la inespecificidad de las interacciones, ii) la historia de establecimiento de las interacciones y, iii) la competencia - facilitación.

i) **inespecificidad.** La falta de especialización de las estructuras florales en las especies de plantas que habitan en ambientes de alta montaña del Hemisferio Sur (i.e., América del Sur y Australia), posibilitaría el establecimiento de interacciones menos especializadas que las señaladas para el Hemisferio Norte (p.e., Inouye y Pyke 1988). Esto sugiere que históricamente se han seleccionado sistemas planta - po-

linizador poco específicos. Sin embargo, existen buenas correlaciones entre la morfología floral y los modos de polinización. Estas son: a) que las especies psicofílicas poseen corolas más largas que las miofílicas y, b) que las flores blancas y amarillas son dominantes en los ambientes de alta montaña (Arroyo et al. 1983; Inouye y Pyke 1988). Sin embargo, las especies con flores azules, que son preferidas por himenópteros (Kevan 1978; Arroyo et al. 1983), tienen mayor incidencia en las comunidades estudiadas en comparación con otras localidades de los Andes chilenos, en donde la melitofilia es más importante. Asociado a este patrón de morfología floral poco especializado, los valores de conectancia entre los lepidópteros diurnos y las plantas que visitan, aumentan en Cerro Diente, indicando una interacción mutualista más difusa. El mayor número de interacciones entre estos taxa implicaría también una menor presión selectiva hacia la especialización. La inespecificidad de las interacciones bióticas sería favorecida en aquellos sistemas mutualistas caracterizados por tener bajos niveles de interacciones bióticas estables (Parrish y Bazzaz 1979). El número y la estabilidad de las interacciones parecen ser factores importantes en determinar la estructura de una comunidad a través de su efecto sobre los niveles de especificidad.

ii) historia de colonización y establecimiento. En un mutualismo difuso, -tal como sería la relación entre las plantas y sus polinizadores en la Sierra de Los Baquales-, la incorporación de una o más especies mutualistas podría tener

un efecto a largo plazo sobre los restantes miembros de la cofradía (Janzen 1985). El establecimiento de nuevas interacciones en una comunidad ocurre necesariamente en el tiempo; así, a medida que se incorporan nuevas especies de plantas y polinizadores, se iría produciendo el autoensamblaje del sistema mutualista. Las dos localidades estudiadas en la Sierra de Los Baguales poseen un importante número de especies de plantas e insectos antófilos comunes, sin embargo esta similitud en las especies que componen cada comunidad no asegura: a) la repetibilidad de las interacciones, tal como se mostró al nivel de gremio de recurso multiespecífico y de recurso uniespecífico (Capítulo IV.5) y, b) una constancia de las especies de plantas en sus mecanismos de polinización, evaluados al nivel de orden de insecto (Capítulo IV.4).

La composición de especies en los gremios de polinización definidos varía entre localidades, lo que sugiere una alta capacidad de las especies para establecer nuevas cofradías mutualistas, y también que las interacciones entre las especies son difusas y parcialmente facultativas. Sin embargo, la estructura de una comunidad también puede estar influenciada por la historia de interacciones entre los taxa en tiempos evolutivos (Crepet 1983; Crepet y Friis 1987; Thien 1980; Friis y Crepet 1987; Willemstein 1987). Esto explicaría la presencia de melitofilia sólo en las especies de géneros no endémicos a la Patagonia.

Los espectros de polinización desplazados hacia miofilia y psicofilia en la Sierra de Los Baguales, tanto en las espe-

cies de géneros endémicos como no endémicos a la Patagonia, podrían ser explicados por un proceso de selección ecológica de especies potencialmente miofílicas y psicofílicas (i.e., encaje), proceso que no implica especialización. Este último punto se reafirma al considerar que las especies de plantas no mantienen necesariamente su mecanismo de polinización. Por lo tanto, es probable que en la estructuración de las comunidades de la Sierra de Los Baguales opere simultáneamente al encaje, el cambio de modo de polinización biótica. Un claro ejemplo de lo anterior se presenta en Papilionaceae, una familia asociada evolutivamente a la polinización por himenópteros. En la Sierra de Los Baguales, la mayoría de las especies de esta familia son psicofílicas. Sin embargo, el polen de las especies de Papilionaceae está menos representado en la carga polínica de los lepidópteros que las visitan en comparación con familias con una relación evolutiva más antigua con lepidópteros (p.e., Compositae).

iii) competencia - facilitación. En la Sierra de los Baguales hay evidencias que apoyan la hipótesis de incremento de la facilitación (i.e., mayor sobreposición en los períodos de floración) con la altitud y hacia el oeste dentro de gremios de polinización, lo que concuerda con lo sugerido en otros estudios de sucesión (p.e., Parrish y Bazzaz 1979; Pleasants 1980). Sin embargo, al menos en la Sierra de Los Baguales, i) no hay evidencia de modificación de los patrones de floración a consecuencia de co-evolución y, ii) la estructura (i.e., sobreposiciones en las dimensiones temporal, es-

pacial y morfológica) de pares de especies no se correlaciona directamente con la intensidad de sus interacciones, lo que no apoya la teoría de competencia - facilitación (sensu Connell 1980). Por otra parte, si bien las especies de insectos visitan un gran número de especies de plantas, la diversidad de carga polínica al nivel de individuo de mariposa es tres veces menor que a nivel de la especie. Esto significa que el efecto directo (i.e., transferencia de polen interespecífico) podría tener menor importancia frente a los efectos indirectos (i.e., competencia por explotación). Los efectos indirectos son una presión selectiva menos direccional que los efectos directos y dan sus resultados a más largo plazo (Strauss 1991).

En la Sierra de Los Baguales existe un régimen variable de presiones selectivas co-evolutivas como consecuencia de la baja especificidad de las interacciones y por las características climáticas e históricas de estas localidades. Sumado a lo anterior, se demostró que los períodos de floración de cada especie están limitados por las otras fenofases reproductivas (Capítulo IV.3) y por su pertenencia a una familia (Capítulo IV.5). Estas limitaciones y las presiones selectivas variables permiten concluir que la estructura encontrada en las comunidades de alta-montaña estudiadas estaría más determinada por un proceso de encaje que por co-evolución.

Gradiente de rigurosidad climática. Tal como lo plantea Tilman (1982), la estructura de una comunidad estaría también determinada por la interacción de las especies con el medio

abiótico. Junto con representar un filtro en el proceso de colonización (Arroyo et al. 1985a; 1987), la rigurosidad climática afectaría diferencialmente la capacidad de mantención de las poblaciones de especies a través su efecto sobre: a) los niveles de aborto pre y postfertilización, b) los niveles de actividad de los insectos antófilos, c) los grupos de insectos antófilos presentes, d) la duración de la floración y otras fenofases reproductivas y, e) la longevidad de las flores individuales (Downes 1965; Heinrich 1975; Kevan y Baker 1983; Arroyo et al. 1985a; Primack 1985; Rozzi et al. 1989; Rozzi 1990). Del mismo modo, la rigurosidad climática influiría sobre la estructura de una comunidad al seleccionar caracteres de historia de vida como longevidad y/o capacidad de reproducción vegetativa (Grime 1979; Kershaw y Looney 1985), que a su vez pueden estar correlacionados con otros caracteres importantes en las relaciones mutualistas (p.e., las formas de vida y los sistemas de cruzamiento, Arroyo y Squeo 1990).

La influencia de las condiciones climáticas sobre el espectro de polinizadores presente en una comunidad se evidencia por ejemplo, en que los grupos de insectos antófilos que habitan bajo las condiciones climáticas más extremas de Cerro Santa Lucía, son más tolerantes a las bajas que a las altas temperaturas, en comparación con los que habitan en los niveles inferiores. McCall (1986) demostró que la temperatura y la radiación solar son las variables más importantes para predecir la ausencia o presencia de visitas en un sistema de

tundra alpina. Estas dos variables, más la velocidad del viento, afectan significativamente las tasas de visita y por lo tanto la probabilidad de polinización en las Snowy Mountains (Inouye y Pyke 1988) y en la Sierra de Los Baguales. Sin embargo, en la Sierra de Los Baguales, la disminución de las tasas de visita con la altitud no son explicadas completamente por la disminución de la temperatura, indicando que otros factores adicionales están involucrados (p.e., las características de los taxa involucrados en la interacción).

Conclusiones.

La estructuración de las comunidades estudiadas estaría determinada más por un proceso de encaje que por co-evolución. Los factores más importantes que determinarían la estructura de las comunidades de la Sierra de Los Baguales serían:

a) la historia de interacciones previas de los taxa colonizadores.

b) la capacidad de las especies de establecer interacciones con nuevas especies sin una modificación gruesa de sus características reproductivas.

c) la baja especificidad de las interacciones bióticas, que sería favorecida en los sistemas de especies mutualistas con mayores valores de conectancia y menor estabilidad.

d) la selección para una mayor longevidad floral y floración más larga.

e) la existencia de limitaciones filogenéticas y la

correlación entre la floración y las demás fenofases, factores que se oponen a la selección direccional derivada de la competencia o facilitación.

f) las características climáticas que constituyen un filtro a la colonización y establecimiento de nuevas especies, e influyen sobre la mayoría de los factores antes mencionados.

Un comentario final sobre los experimentos naturales. Mac Nally (1983) plantea que en los estudios de gremios se han colectado dos tipos de información empírica: a) información relativa a la organización funcional que se obtiene por manipulación en el campo y, b) datos descriptivos que se han usado para caracterizar gremios. Según este autor, sólo los datos funcionales podrían ser usados para probar hipótesis. Sin embargo, y tal como lo plantean Diamond (1986) y Arroyo et al. (1988), la interpretación de los resultados de 'experimentos naturales' es esencial para entender la influencia de los eventos históricos que habrían llevado a los 'resultados observados'.

En la mayoría de los casos, es relativamente fácil diseñar experimentos de campo puntuales. Sin embargo, dada la complejidad histórica, espacial y temporal en que se desarrollan la mayoría de las comunidades naturales, y dado que los experimentos puntuales se desarrollan por un corto período de tiempo (i.e., el tiempo de un experimento de campo está limitado por la duración de un proyecto o programa de investiga-

ción), las conclusiones de estos experimentos deben ser contrastadas con el análisis de los experimentos naturales. Finalmente, la verificación de los supuestos involucrados en el 'diseño' de un experimento natural permite disminuir la posibilidad de falsificación de hipótesis y, por lo tanto, posibilitaría demostrar que los datos descriptivos son consistentes con las predicciones de las hipótesis, así como verificar modelos teóricos.

VI. REFERENCIAS

- ACKERMAN JD 1983 Specificity and mutual dependence of orchid-euglossine bee interaction. *Biol. J. Linn. Soc.* 20: 301-314
- AGREN GI, T FAGERSTROM 1980 Increased or decreased separation of flowering times? the joint effect of competition for space and pollination in plants. *Oikos* 35: 161-164
- ARROYO MTK, J ARMESTO, C VILLAGRAN 1981 Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *J. Ecol.* 61: 205-233
- ARROYO MTK, R PRIMACK, J ARMESTO 1982 Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69: 82-97
- ARROYO MTK, J ARMESTO, R PRIMACK 1983 Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en los Andes templados de Sudamérica. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 56: 159-180
- ARROYO MTK, J ARMESTO, R PRIMACK 1985a Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* 149: 187-203
- ARROYO MTK, C MARTICORENA, O DOLLENZ 1985b Nuevos hallazgos para la flora de Chile basados en una expedición a la Sierra de los Baguales, Última Esperanza, Patagonia. *Gayana Bot.* 42: 41-45
- ARROYO MTK, FA SQUEO, D LANFRANCO 1987 Polinización biótica en los Andes de Chile: avances hacia una síntesis. *Anales IV Congr. Lat. Bot.* 2: 55-76
- ARROYO MTK, FA SQUEO, JJ ARMESTO, C VILLAGRAN 1988 Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 55-78

- ARROYO MTK, C MARTICORENA, P MIRANDA, O MATTHEI, A LANDERO, FA SQUEO 1989 Contribution to the high elevation flora of the Chilean Patagonia: a checklist of species on mountains on an east-west transect at latitude 50°S. *Gayana Bot.* 46: 121-151
- ARROYO MTK, FA SQUEO 1990 Relationship between plant breeding systems and pollination. En: S Kawano (ed.). *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. Academic Press. London
- BAKER HG, RW CRUDEN, I BAKER 1971 Minor parasitism in pollination biology and its community function. The case of Ceiba acuminata. *BioScience* 21:1127-1129.
- BAKER HG 1983 An outline of the history of anthecology, or pollination biology. En: L Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press. London. 7-28
- BANNISTER P 1986 Water relations and stress. En: PD Moore, SB Chapman (eds.). *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford. 73-143
- BAUER PJ 1983 Bumblebee pollination relationships on the Beartooth plateau tundra of southern Montana. *Am. J. Bot.* 70: 134-144
- BAWA KS, SH BULLOCK, DR PERRY, RE COVILLE, MH GRAYUM 1985 Reproductive biology of tropical lowland rain forest. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72: 346-356
- BIERZYCHUDEK P 1981 Pollination limitation of plant reproductive effort. *Amer. Nat.* 117: 838-840
- BONHAM CD 1989 *Measurements for Terrestrial Vegetation*. John Wiley & Sons. New York
- BOUCHER DH 1985 The idea of mutualism, past and future. En: DH Boucher (ed.). *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. Oxford Univ. Press. New York. 1-28
- BROWN JH, AK BROWN 1979 Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60: 1022-1035
- CAMPBELL DR 1986 Predicting plant reproductive success from models of competition for pollination. *Oikos* 47: 257-266
- CAMPBELL DR, AF MOTTEN 1985 Mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563
- CONNELL JH 1980 Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138

- COLWELL RK, DJ FUTUYMA 1971 On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576
- COURTNEY SP, CJ HILL, A WESTERMAN 1982 Pollen carried for long periods by butterflies. *Oikos* 38: 260-263
- CREPET WL 1983 The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. En: L Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press. London. 29-50
- CREPET WL, EM FRIIS 1987 The evolution of insect pollination in angiosperms. En: EM Friis, WG Chaloner, PR Crane (eds.). *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge Univ. Press. 181-201
- CROWLEY JA 1983 The geological record of climatic change. *Revs. Geohys. Space Phys.* 21: 828-877
- DAVIDSON DW, JH BROWN, RS INOUE 1980 Competition and the structure of granivore communities. *Bioscience* 30: 233-238
- DIAMOND J 1986 Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. En J Diamond, TJ Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row. New York. 3-22
- DI CASTRI F, ER HAJEK 1976 *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile. Santiago
- DOWNES JA 1965 Adaptations of insects in the arctic. *Ann. Rev. Entomol.* 10: 257-274
- DUMAS C, AE CLARKE, RB KNOX 1985 La fecundación de las flores. *Mundo Científico* 55: 188-197
- FAEGRI K, L VAN DER PIJL 1979 *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press. Oxford
- FEINSINGER P 1983 Coevolution and pollination. En: DJ Futuyma, M Slatkin (eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates Ins. Sunderland
- FEINSINGER P 1987 Effects of plant species on each others pollination: Its community structure influenced? *TREE* 2: 123-126
- FRIIS EM, WL CREPET 1987 Time of appearance of floral features. En: EM Friis, WG Chaloner, PR Crane (eds.). *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge Univ. Press. 145-179
- GAUCH HGJ 1982 *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge

- GILBERT FS 1984 Thermoregulation and the structure of swarms in *Syrphus ribesii* (Syrphidae). *Oikos* 42: 249-255
- GOLDSMITH FB, CM HARRISON, AJ MORTON 1986 Description and analysis of vegetation. En: PD Moore, SB Chapman (eds.). *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford
- GRIME JP 1979 *Plant Strategies & Vegetation Processes*. John Wiley & Sons Ltd.
- HEINRICH B 1975 Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 139-170
- HEINRICH B, C PANTLE 1975 Thermoregulation in small flies (*Syrphus* sp.) basking and shivering. *J. Exp. Biology* 62: 599-610
- HEUSSER CL 1983 Late quaternary climates of Chile. *Proc. SASQUA Swaziland*.
- HEUSSER CJ 1990 Late-glacial and Holocene vegetation and climate of Subantartic South America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65: 9-15
- HOLLIN JT, DH SCHILLING 1981 En: GH Denton, TJ Hughes (eds). *The Last Great Ice*. 179-206
- HOWE HF, J SMALLWOOD 1982 Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228
- HOWE HF 1984 Constraints on the evolution of mutualism. *Amer. Nat.* 123: 764-777
- HOWLETT BJ, RB KNOX, JD PAXTON 1975 Pollen wall proteins: physiochemical characterization and role in self-incompatibility in *Cosmos bipinnatus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 188: 167-182
- INOUE DW, GH PYKE 1988 Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, USA. *Aust. J. Ecol.* 13: 191-210
- JAKSIC FM 1981 Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37: 397-400
- JAKSIC FM, R MEDEL 1989 Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82: 87-92
- JANZEN DH 1985 The natural history of mutualisms. En: DH Boucher (ed.). *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. Oxford Univ. Press. New York. 40-99

- JORDANO P 1987 Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: conectance, dependence asymmetries, and coevolution. Amer. Nat. 129: 657-677
- KERSHAW KA, JHH LOONEY 1985 Quantitative and Dynamic Plant Ecology. Edward Arnold. Baltimore
- KEVAN PG 1972 Insect pollination of High Arctic flowers. J. Ecol. 60: 831-867
- KEVAN PG 1978 Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. En: AJ Richards (ed.). The Pollination of Flowers by Insects. Linnean Society Simposium Series 6: 51-78
- KEVAN PG, HG BAKER 1983 Insects as flower visitors and pollinators. Ann. Rev. Entomol. 28:407-453
- KINGSOLVER JG 1983 Thermoregulation and flight in Colias butterflies: elevational patterns and mechanistic limitations. Ecology 64: 534-545
- KINGSOLVER JG 1985 Thermal ecology of Pieris butterflies (Lepidoptera: Pieridae): a new machanism of behavioral thermoregulation. Oecologia 66: 540-545
- KOCHMER JP, SN HANDEL 1986 Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. Ecological Monographs 56: 303-325
- MAC NALLY RC 1983 On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. Ecology 64: 1646-1652
- MANI MS 1962 Introduction to High Altitude Entomology: Insect Life above timberline in the North Western Himalayas. Methuen. London
- MARTICORENA C, M QUEZADA 1985 Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana (Botánica) 42: 5-157
- MCCALL CM 1986 Plant reproductive ecology at comunity and population levels: a comparative study in three communities. Tesis de PhD. Boston University. Boston. USA.
- MERCER JH 1967 Southern Hemisphere Glacier Atlas. U.S. Army Natick Laboratories. Earth Science Laboratory (Mimco).
- MERCER JH 1983 Late ceinozoic glacial variations in South America south of the equator. Proc. SASQUA Swaziland

- MINATO M, T NISHIMURA 1982 The earliest stage of glaciation in Patagonia. Stockholm Contributions in Geology, XXXVII: 13, Acta Universitatis Stockholmiensis 161-166.
- MOHLER CL 1987 Cornell Ecology Programs. Microcomputer Power. Ithaca
- MOLDENKE AR 1979 Pollination ecology within the Sierra Nevada. Phytologia 42: 223-281
- MOLDENKE AR, PG LINCOLN 1979 Pollination ecology in montane Colorado. Phytologia 42: 349-379
- MONTENEGRO G 1984 Atlas de anatomía de especies vegetales autóctonas de la Zona Central. Universidad Católica de Chile. Santiago
- MOSQUIN T 1971 Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos. 22: 398-402
- MUELLER-DOMBOIS D, H ELLENBERG 1974 Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley. New York.
- MURRAY KG, P FEINSINGER, WH BUSBY, YB LINHART, JH BEACH, S KINSMAN 1987 Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. Ecology 68: 1283-1293
- PARRISH JAD, FA BAZZAZ 1979 Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. Ecology 60: 597-610
- PICKETT STA, FA BAZZAZ 1978 Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. Ecology 59: 1248-1255
- PISANO E, MJ DIMITRI 1973 Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica. I. Contribución a la fitosociología de comunidades arbóreas y herbáceas al sur-este del Ventisquero Moreno, Parque Nacional "Los Glaciares", Santa Cruz, Argentina. Ans. Inst. Pat. 4: 207-271
- PISANO E 1974 Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica. II Contribución a la fitogeografía de la zona del Parque Nacional "Torres del Paine". Ans. Inst. Pat. 5: 60-104
- PLEASANTS JM 1980 Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. Ecology 61: 1446-1459
- PRIMACK RB 1983 Insect pollination in the New Zealand mountain flora. New Zealand J. Bot. 21: 317-333

- PRIMACK RB 1985 Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. En: J WHITE (ed.). The Population Structure of Vegetation. W. Junk Publ. Dordrecht. 571-593
- RAMIREZ N 1989 Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana venezolana. Biotropica 21: 319-330
- RATHCKE B 1983 Competition and facilitation among plants for pollination. En: L Real (ed.). Pollination Biology. Academic Press. London. 305-329
- RATHCKE B, EP LACEY 1985 Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 179-214
- RAVENTOS J, JF SILVA 1988 Architecture seasonal growth and interference in three grass species with different flowering phenologies in a tropical savanna. Vegetatio 75: 115-123
- READER RJ 1975 Competitive relationships of some bog ericads for major pollinators. Can. J. Bot. 53: 1300-1305
- REAL L 1983 Microbehavior and macrostructure in pollination-plant interactions. En: L Real (ed.). Pollination Biology. Academic Press. London. 287-304
- RIVEROS M 1991 Biología reproductiva en especies vegetales de dos comunidades de la zona templada del sur de Chile, 40°S. Tesis de Doctorado. Universidad de Chile. Santiago. Chile
- ROBERTSON C 1895 The philosophy of flower seasons and the phenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. Amer. Nat. 29: 97-117
- ROOT RB 1967 The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350
- ROZZI R, JD MOLINA, P MIRANDA 1989 Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central. Rev. Chilena Hist. Nat. 62: 74-85
- ROZZI R 1990 Períodos de floración y especies de polinizadores en poblaciones de Anarthrophyllum cumingii y Chuquiraga oppositifolia que crecen sobre laderas de exposición norte y sur. Tesis de Magister. Universidad de Chile. Santiago. Chile
- SCHEMSKE DW 1981 Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. Ecology 62: 946-954

- SCHEMSKE DW 1983 Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. En: MH Nitecki (ed.). Coevolution. Univ. Chicago Press. Chicago. 66-109
- SCHROTER C, O KIRCHNER 1896-1902 Die Vegetation der Bodensees, Kommissionverlag der Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees u. Seiner Umgebung (von T.J.Stettner). Lindair. 2 Vol.
- SOKAL RR, FJ ROHLF 1981 Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco
- SQUEO FA, MTK ARROYO, M RIVEROS, N OLIVARES 1988 Inercia filogenética vs competencia: ¿Qué determina el período de floración en los Andes chilenos?. Programa y Resúmenes de la VII Reunión Nacional de Botánica. Vaparaíso. 53
- SQUEO FA, J CEPEDA-PIZARRO, JE NOVOA 1989 Estudio del impacto minero sobre la flora y fauna andina: Ejemplo de la relación empresa-universidad. Anales III Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente (Concepción). 405-413
- SQUEO FA, F RADA, A AZOCAR, G GOLDSTEIN 1991 Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. Oecologia 86: 378-382
- STILES FG 1975 Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia species. Ecology 56: 285-301
- STINE S, M STINE 1990 A record from Cardiel of climate change in southern South America. Nature 345: 705-708
- STRAUSS SY 1991 Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. TREE 6: 206-210
- SUKHADA K, JAYACHANDRA 1980 Pollen allelopathy a new phenomenon. New Phytol. 84: 739-746
- THIEN LB 1980 Patterns of pollination in the primitive angiosperms. Biotropica 12: 1-13
- THOMPSON JN, BJ ANDREWS, RC PLOWRIGHT 1981 The effect of a foreign pollen on ovule development in Diervilla lonicera (Caprifoliaceae). New Phytol. 90: 777-783
- THOMPSON JN 1982 Interaction and Coevolution. John Wiley and Sons Inc. New York
- TILMAN D 1982 Resource Competition and Community Structure. Princeton Univ. Press. Princeton.

- VALENTINE DH 1975 The taxonomic treatment of polymorphic variation. *Watsonia*. 10: 385-390
- VILLAGRAN C 1980 Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). *Disertationes Botanicae*. Band 54.
- VILLAGRAN C, MTK ARROYO, C MARTICORENA 1983 Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 56: 137-157
- VUILLEUMIER F, M MONASTERIO 1986 High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press. New York
- WASER NM 1978a Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236
- WASER NM 1978b Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wild flowers. *Ecology* 59: 934-944
- WATT WB 1968 Adaptative significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22: 437-458
- WHITTAKER RH 1975 *Communities and Ecosystems*. MacMillan. New York
- WILLEMSTEIN SC 1987 *An Evolutionary Basis for Pollination Ecology*. Leiden Univ. Press. Leiden
- WILLIAMS NH, CD DODSON 1972 Selective attraction of male euglossine bees to orchid fragrances and its importance in long distance pollen flow. *Evolution* 26: 84-95
- WOLF LL, FG STILES, FR HAINSWORTH 1976 Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349-379
- YODZIS P 1980 The connectance of real ecosystems. *Nature* 284: 544-545

VII. ANEXOS

VII.1.- Cálculo del déficit de saturación atmosférica (DSA).

Basado en Banister (1986).

Sabiendo que:

$$DSA = P_t - P^{\circ}_t \quad \text{Ec. VII.1.1}$$

donde: P_t es la presión de vapor atmosférica a la temperatura t y P°_t es la presión en atmósfera saturada y a la temperatura t . Y que la humedad relativa a la temperatura t (HR_t) está relacionada con P_t y P°_t por:

$$HR_t = (P^{\circ}_t / P_t) * 100 \quad \text{Ec. VII.1.2}$$

Los valores de P°_t se pueden calcular directamente a través de la ecuación VII.1.3:

$$\text{Log } P^{\circ}_t = ((7,5 * t) / (237,3 + t)) + 0,6609 \quad \text{Ec. VII.1.3}$$

donde: t es la temperatura del aire. Las unidades de P°_t en la ecuación VII.1.3 están en mm de mercurio (mm Hg) y para transformarlas a Pascal (Pa) se multiplicó por 133,3224. Conociendo el valor de P°_t y HR_t , P_t se calculó utilizando la ecuación VII.1.2 y el DSA con la ecuación VII.1.1.

VII.2.- Metodología para la preparación de muestras y cuantificación de la carga polínica

a.- Observación por microscopia de barrido: El cuerpo de cada individuo de mariposa, a la cual previamente se le extrajieron alas y abdomen, se monto en un portamuestra para SEM, pegado con carbón por el dorso. Como las muestras estaban secas no fue necesario hacer punto crítico. Estas fueron sombreadas con una capa de oro de aproximadamente 300 Å de espesor y observadas en un microscopio de barrido (cf. Courney et al. 1982; Montenegro 1984). Los granos de polen observados en las mariposas fueron contados e identificados, comparando con una palinoteca de referencia. La palinoteca de referencia montó con idéntica metodología utilizando polen fue proveniente de muestras de herbario.

b.- Observación por microscopia óptica: Cada mariposa se sacó del sobre con una pinza limpia (lavada con acetona), se le cortaron las alas y se le introdujo en un tubo Eppendorf (1,5 ml). Se lavó el sobre con 1 ml de acetona, vaciando la acetona al mismo tubo Eppendorf donde estaba el cuerpo de la mariposa. En tubo Eppendorf se puso en un agitador (Deluxe Mixer, Scientific products, USA, con un adaptador para 12 tubos) por 1 minuto (regular), luego se centrifugó (Centrifuga Eppendorf, 5414) por 2 minutos a 2000 g. El cuerpo de la mariposa fue sacado con mucho cuidado del tubo Eppendorf con una pinza muy limpia y se centrifugó nuevamente a 2000 g por 3 minutos, se eliminó el sobrenadante, y se puso a una estufa por 30 minutos para evaporar el resto de acetona. A continuación se hizo una acetólisis clásica (cf. Villagrán 1980). Se agregó una gota de una mezcla pura de ácido sulfúrico (PA, Merck) y anhídrido acético glaciar (PA, Merck) (1:10) y se puso el tubo en el agitador durante 1 minuto (suave). Se le agregó cuidadosamente 1,5 ml de agua y se puso en el agitador por 2 minutos, se centrifugó a 2000 g durante 4 minutos, y se eliminó el sobrenadante. Se colocaron 3 μ -litro de acetona en el tubo Eppendorf con una μ -pipeta (Glison, 0-20 μ -litros), se agitó el precipitado con la punta desechable nueva de la μ -pipeta y se recogió 3 μ -litros de la solución; estos fueron agregados revolviendo continuamente sobre un porta-objeto que tenía una gota de gelatina glicerizada tibia, y se le puso un cubreobjeto. Luego de terminada de montar cada muestra se desechó la punta de la μ -pipeta. Para afinar la técnica, los tiempos de agitación, centrifugado y acetólisis fueron probados con polen proveniente de flores frescas y de algunas mariposas. Las muestras fueron observadas en un microscopio estereoscópico, los granos de polen fueron contados e identificados, comparando contra una palinoteca de referencia.

VII.3.- Variación de la temperatura media diaria ($T^{\circ}d$) y humedad relativa media diaria (HRd) en Cerro Santa Lucía (temporadas 1984-85 y 1986-87) y Cerro Diente (1985-86 y 1986-87).

Figura VII.3.1. Valores de T^d y HRd de Cerro Santa Lucía durante el verano de 1984-85. Las estaciones meteorológicas estaban ubicadas en el piso subandino (700 msm) y en el límite entre el piso andino inferior y andino superior de vegetación (1150 msm).

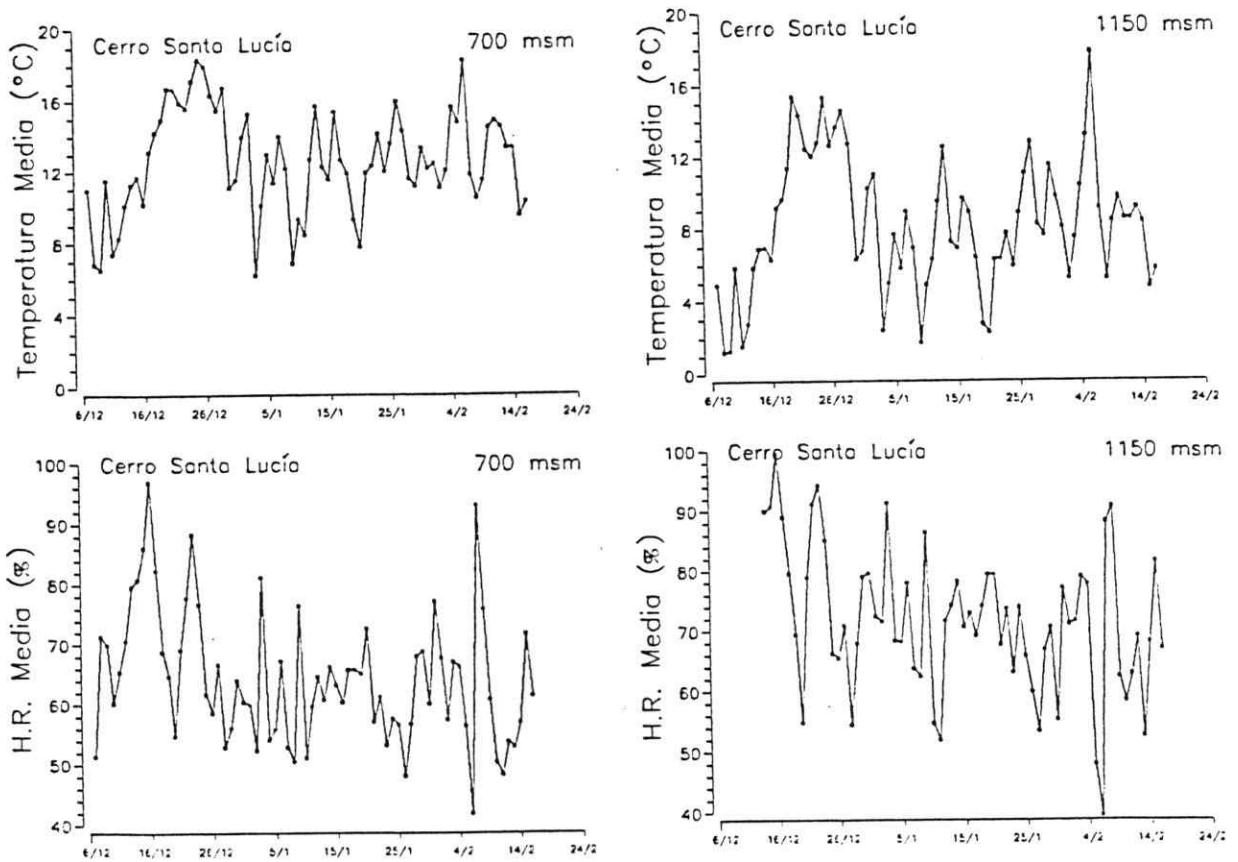


Figura VII.3.2. Valores de T^d y HRd de Cerro Diente durante el verano de 1985-86. Las estaciones meteorológicas estaban ubicada en el piso subandino (450 msm) y en el límite entre el piso andino inferior y andino superior de vegetación (900 msm).

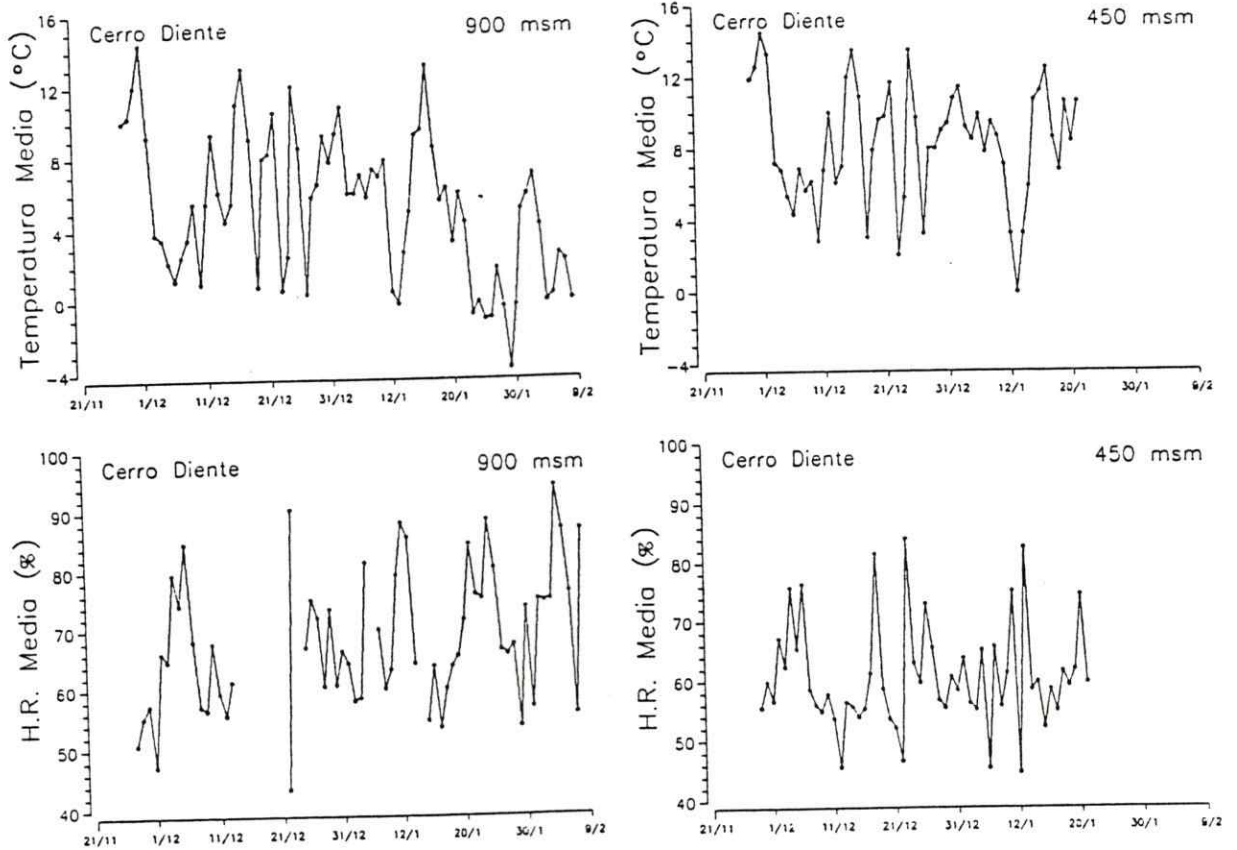
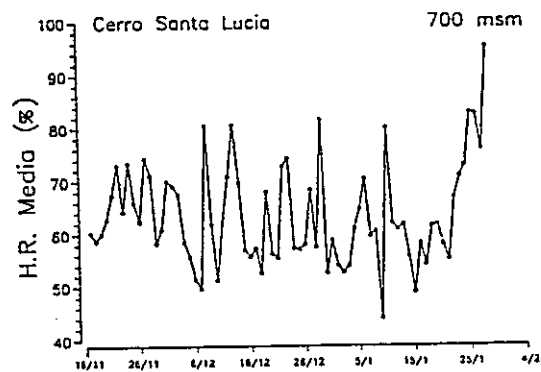
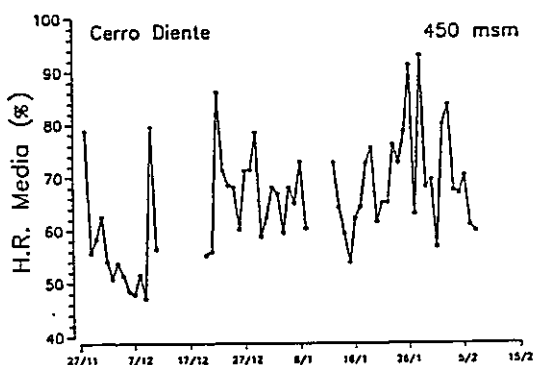
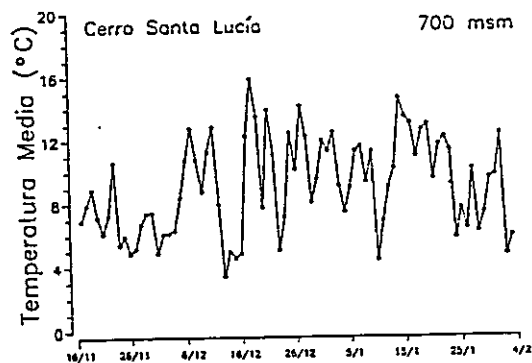
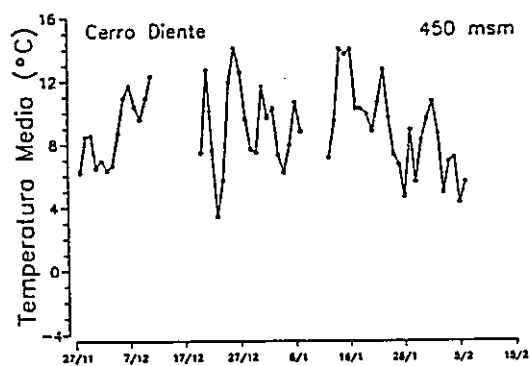


Figura VII.3.3. Valores de T^d y HRd en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía durante el verano de 1986-87. Durante esta temporada se registró en las estaciones meteorológicas ubicadas dentro del piso subandino de vegetación de cada cerro (Cerro Diente: 450 msm, Cerro Santa Lucía: 700 msm).



VII.4.- Patrones fenológicos de especies presentes en los tres pisos superiores de vegetación en Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena.

Figura VII.4.1. Presencia de yemación floral (----) y fructificación (—), y abundancia relativa de flores (curva) en 26 especies durante la temporada 1985-1986 en el Nivel I de Cerro Diente, Sierra de Los Baquales, Patagonia chilena. 1= Primula magellanica, 2= Azorella fuegiana, 3= Berberis empetrifolia, 4= Phaiophleps biflora ssp biflora, 5= Antennaria chilensis, 6= Berberis buxifolia, 7= Erigeron myosotis, 8= Ranunculus peduncularis, 9= Cerastium arvense, 10= Leucheria hahnii, 11= Vicia magellanica, 12= Calceolaria uniflora, 13= Viola magellanica, 14= Armeria maritima, 15= Acaena pinnatifida, 16= Escallonia alpina, 17= Calceolaria biflora, 18= Sisyrinchium pearcei, 19= Geranium sessiliflorum, 20= Chiliotrichum diffusum, 21= Pernettya mucronata, 22= Hypochaeris incana, 23= Lathyrus magellanicus var. magellanicus, 24= Taraxacum gilliesii, 25= Perezia recurvata, 26= Nassauvia aculeata.

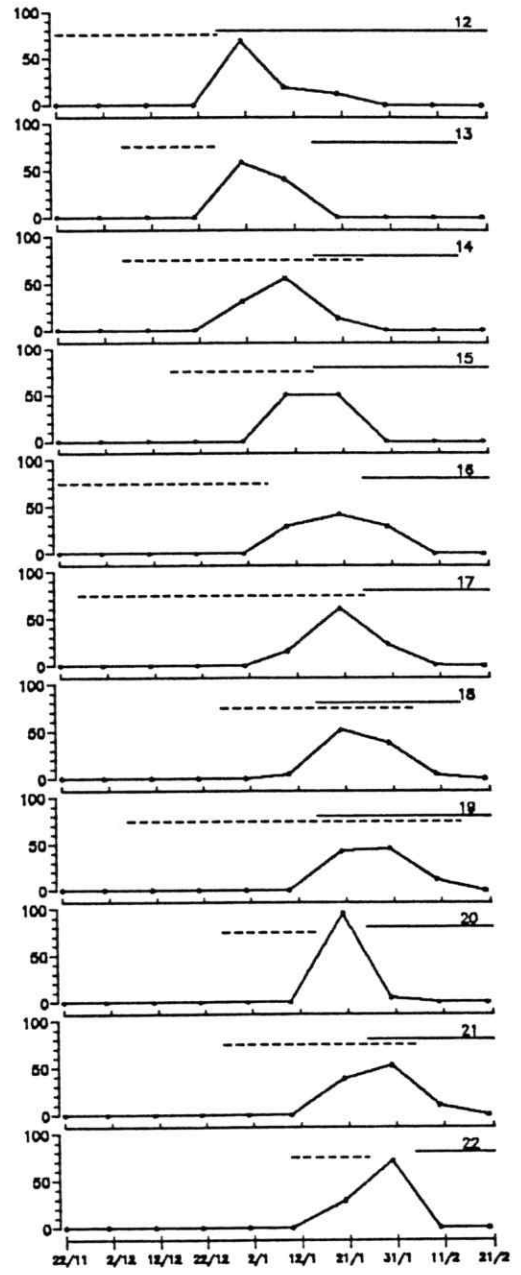
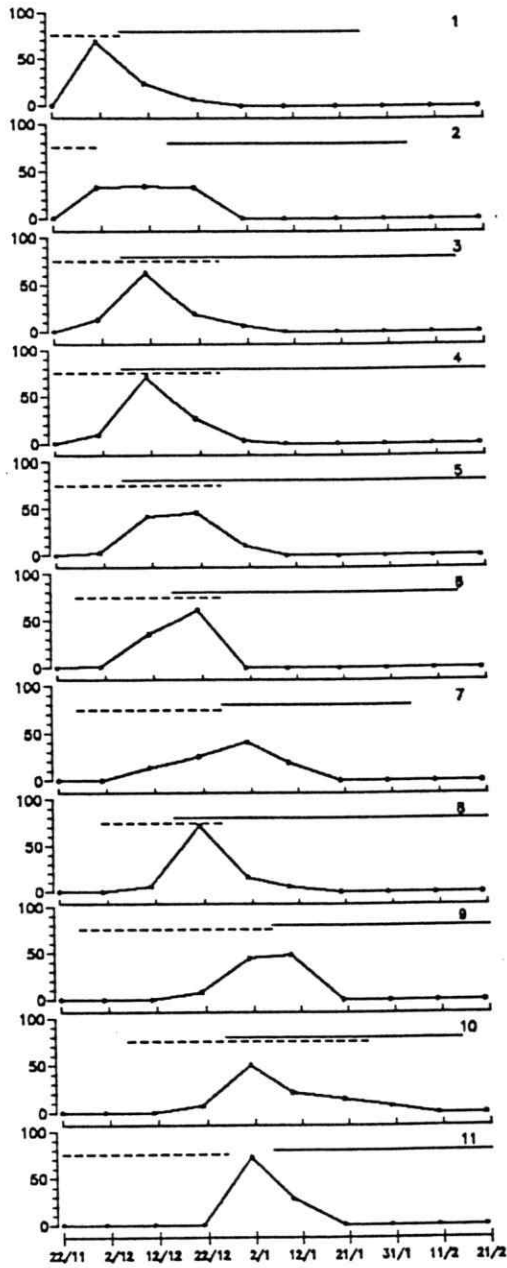


Figura VII.4.2. Presencia de yemación floral (----) y fructificación (———), y abundancia relativa de flores (curva) en 10 especies durante la temporada 1985-1986 en el Nivel II de Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. 1= Tristagma nivale, 2= Adesmia salicornioides, 3= Saxifraga magellanica, 4= Oxalis patagonica, 5= Erigeron myosotis, 6= Arjona patagonica, 7= Adesmia villosa, 8= Plantago uniglumis, 9= Colobanthus subulatus, 10= Adesmia pumila.

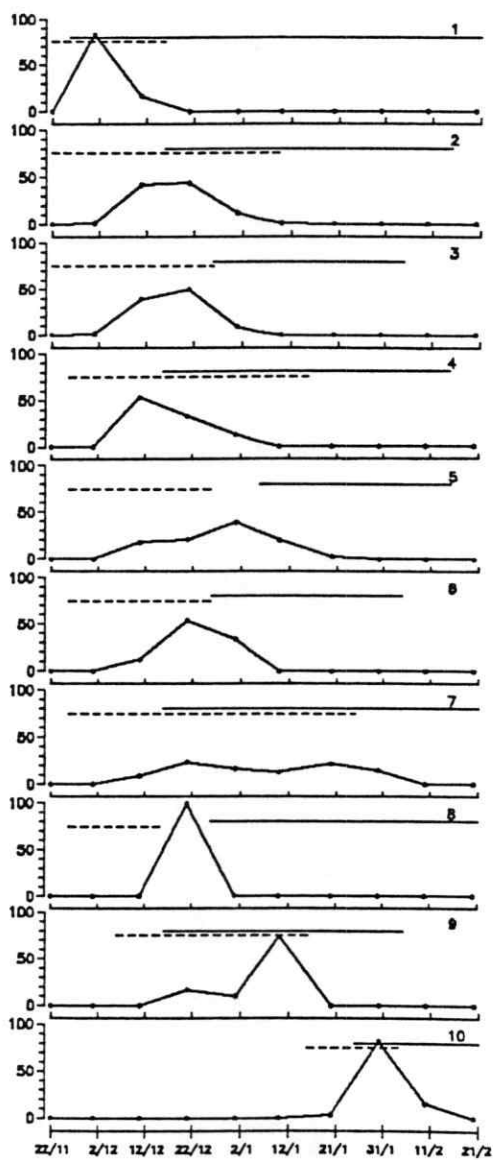


Figura VII.4.3. Presencia de yemación floral (----) y fructificación (—), y abundancia relativa de flores (curva) en 22 especies durante la temporada 1985-1986 en el Nivel III de Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. 1= Hamadryas kingii, 2= Moschopsis rosulata, 3= Oxalis enneaphylla, 4= Draba magellanica, 5= Oreopolus glacialis, 6= Vicia bijuga, 7= Nassauvia pygmaea, 8= Bolax gummifera, 9= Nassauvia lagascae, 10= Calceolaria uniflora, 11= Nassauvia revoluta, 12= Astragalus nivicola, 13= Acaena magellanica, 14= Senecio magellanicus, 15= Gamochaeta nivalis, 16= Perezia megalantha, 17= Nassauvia magellanica, 18= Hypochaeris incana, 19= Phacelia secunda, 20= Perezia pilifera, 21= Azorella caespitosa, 22= Adesmia parvifolia.

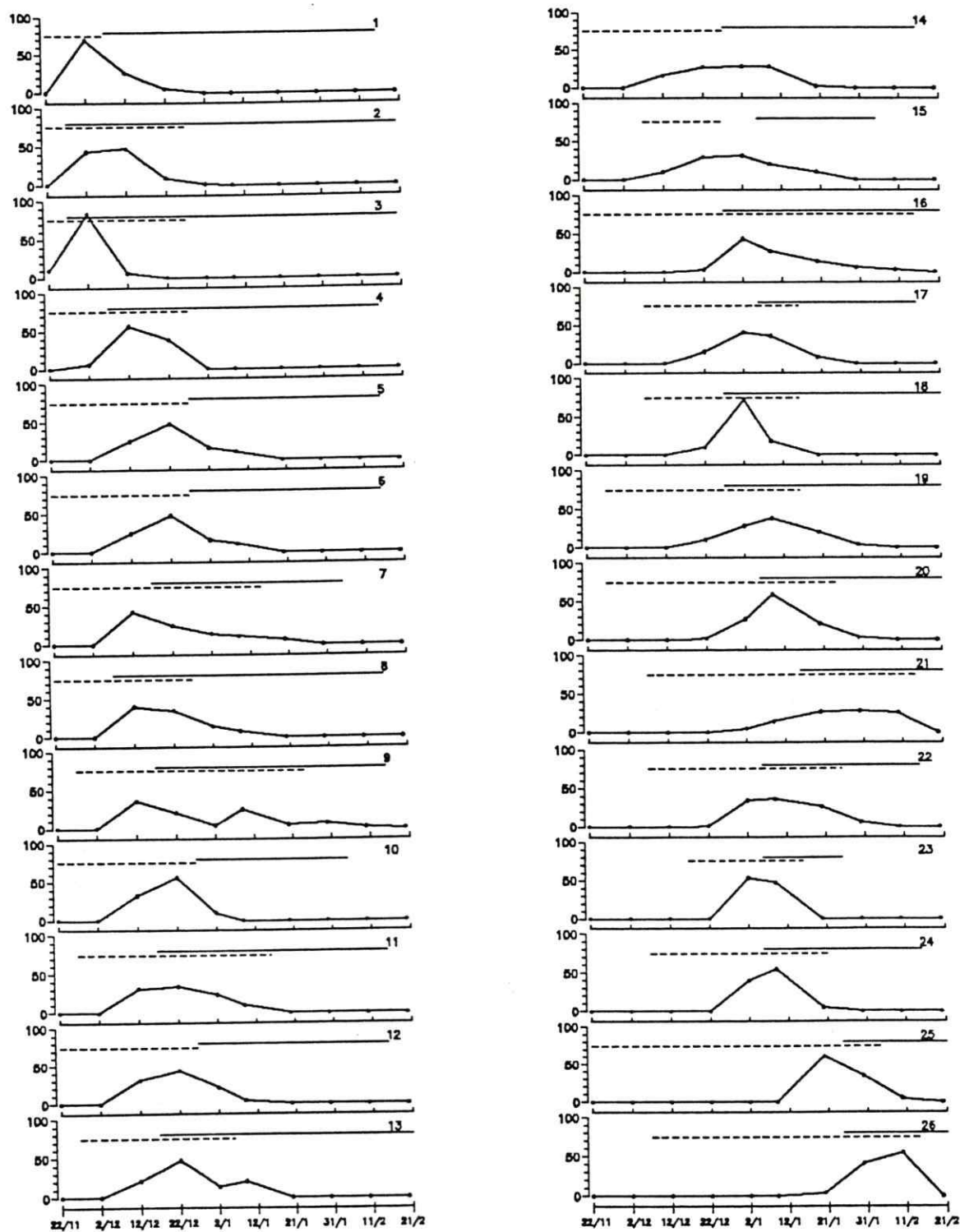


Figura VII.4.4. Presencia de yemación floral (----) y fructificación (—), y abundancia relativa de flores (curva) en 38 especies durante la temporada 1985-1986 en el Nivel I de Cerro Santa Lucía (550-900 msm), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. 1= Anarthrophyllum desideratum, 2= Draba subglabrata, 3= Thlapsi magellanicum, 4= Sisyrinchium junceum, 5= Oxalis enneaphylla, 6= Satureja darwinii, 7= Astragalus nivicola, 8= Myosotis stricta, 9= Phacelia secunda, 10= Cerastium arvense, 11= Vicia bijuga, 12= Acaena pinnatifida, 13= Plagiobothrys calandrinoides, 14= Oxalis squamoso-radicosa, 15= Colobanthus lycopodioides, 16= Valeriana carnosa, 17= Nardophyllum bryoides, 18= Leucheria purpurea, 19= Hypochaeris incana, 20= Armeria maritima, 21= Vicia magellanica, 22= Alstroemeria patagonica, 23= Adesmia villosa, 24= Loasa bergii, 25= Erigeron myosotis, 26= Senecio miser, 27= Adesmia pumila, 28= Perezia recurvata, 29= Adesmia aurantiaca, 30= Senecio argyreus, 31= Calceolaria biflora, 32= Lathyrus magellanicus var. glaucescens, 33= Calandrinia carnosa, 34= Arjona patagonica, 35= Azorella monantha, 36= Gentianella magellanica, 37= Nassauvia aculeata, 38= Senecio patagonicus.

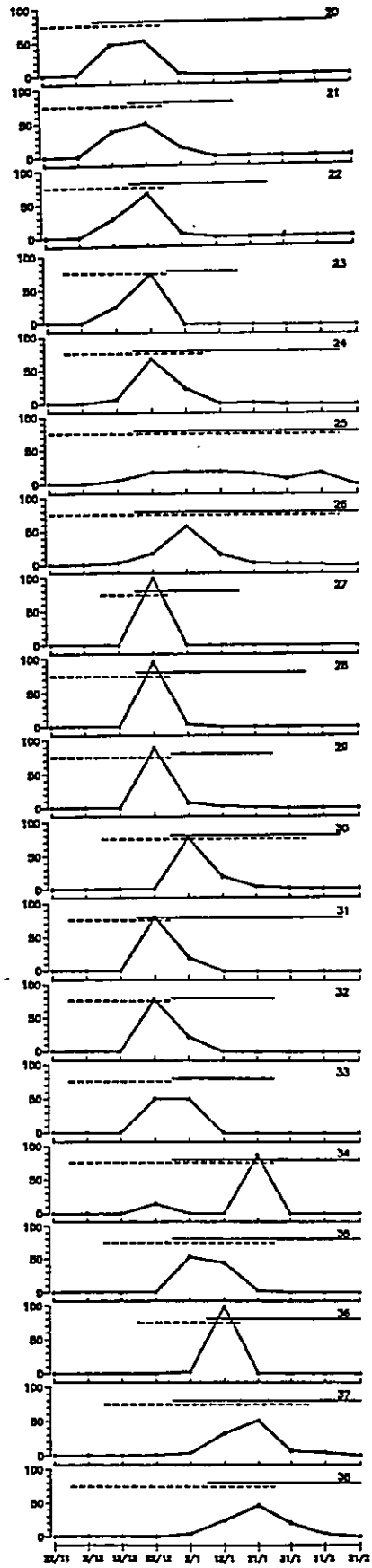
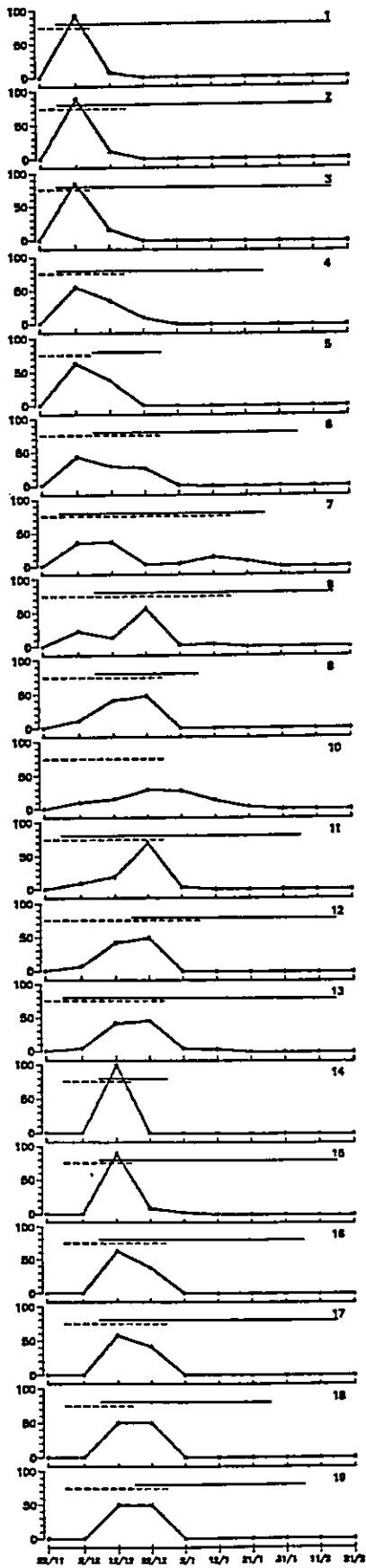


Figura VII.4.5. Presencia de yemación floral (----) y fructificación (—), y abundancia relativa de flores (curva) en 38 especies durante la temporada 1985-1986 en el Nivel II de Cerro Santa Lucía (900-1150 msm), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. 1= Primula magellanica, 2= Xerodraba pectinata, 3= Draba magellanica, 4= Berberis empetifolia, 5= Adesmia burkartii, 6= Oxalis patagonicus, 7= Mulinum valentinii, 8= Astragalus nivicola, 9= Oreopolus glacialis, 10= Nassauvia lagascae, 11= Colobanthus lycopodioides, 12= Caltha sagittata, 13= Cerastium arvense, 14= Sisymbrium magellanicum, 15= Junellia sp., 16= Satureja darwinii, 17= Adesmia salicornioides, 18= Tristagma nivale, 19= Oxalis enneaphylla, 20= Vicia bijuga, 21= Phaiophleps biflora spp. lyckolmii, 22= Leucheria purpurea, 23= Azorella lycopodioides, 24= Calceolaria biflora, 25= Erigeron myosotis, 26= Geranium sessiliflorum, 27= Calceolaria uniflora, 28= Perezia recurvata, 29= Leucheria hahnii, 30= Silene chilensis, 31= Phacelia secunda, 32= Sisyrinchium junceum, 33= Senecio magellanicus, 34= Senecio alloeophyllus, 35= Azorella monantha, 36= Nardophyllum bryoides, 37= Chiliotrichum diffusum, 38= Nassauvia darwinii.

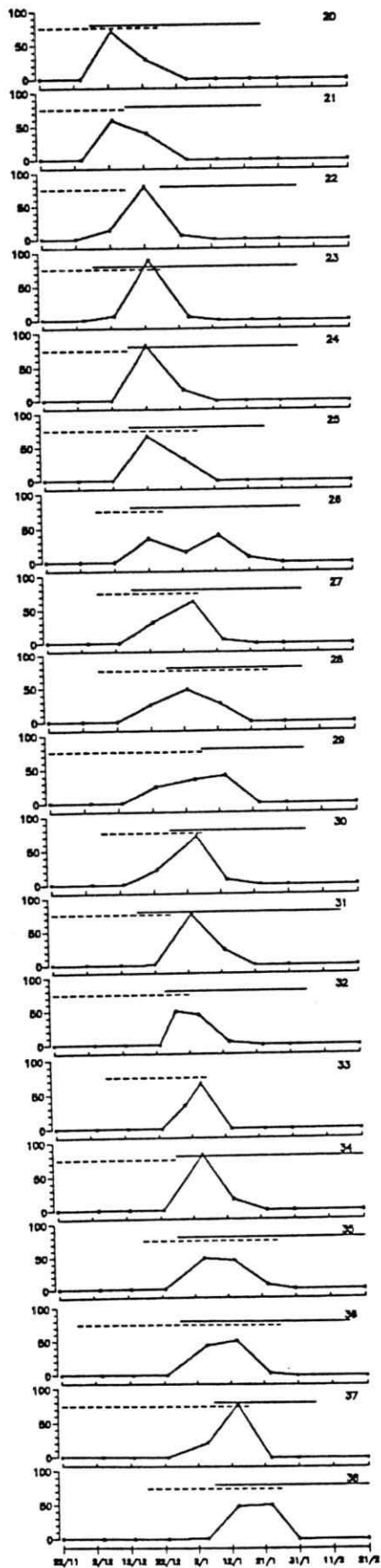
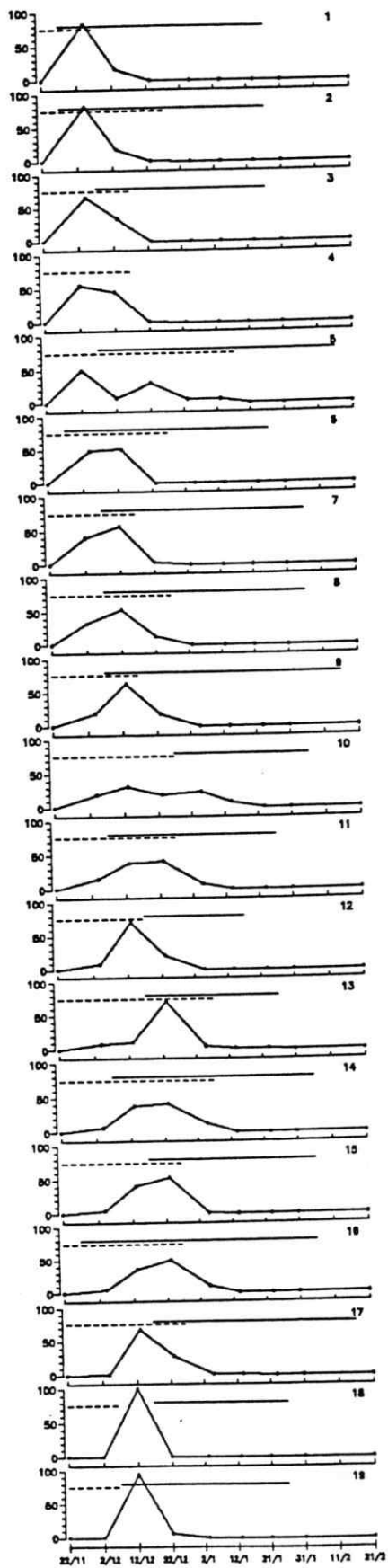
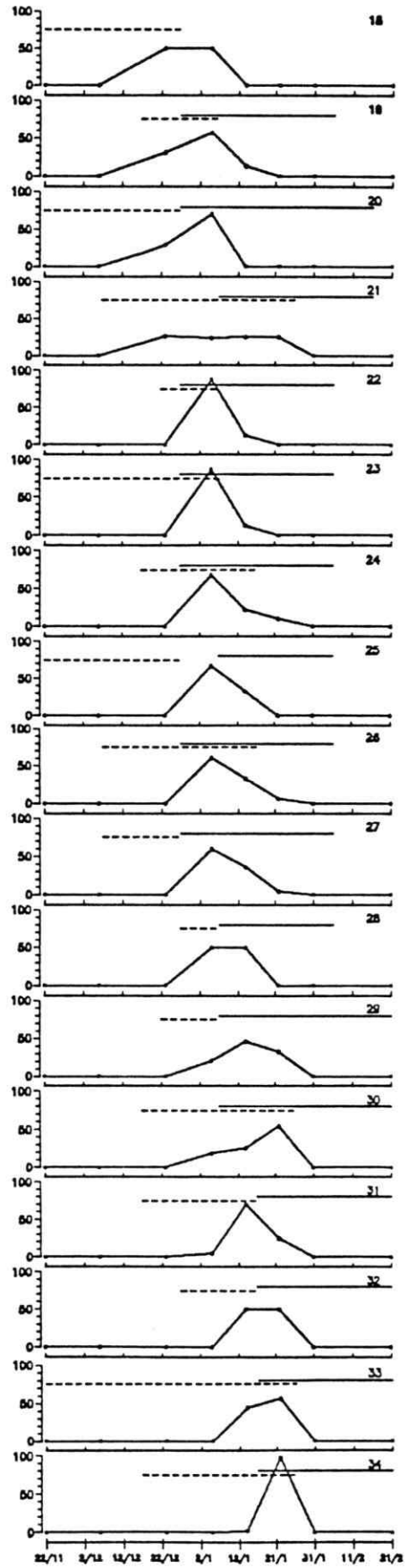
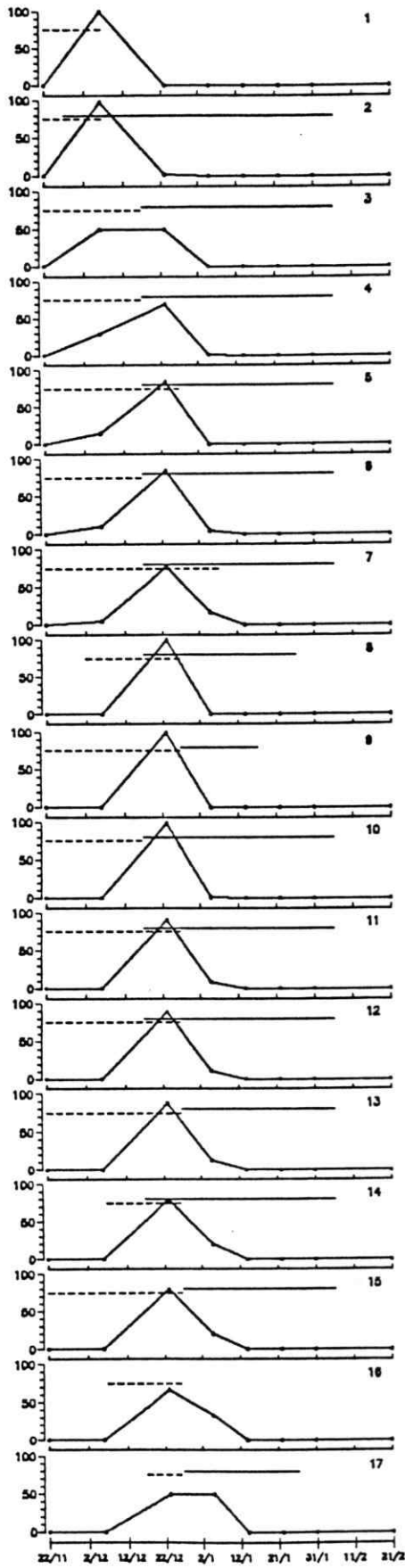


Figura VII.4.6. Presencia de yemación floral (----) y fructificación (—), y abundancia relativa de flores (curva) en 34 especies durante la temporada 1985-1986 en el Nivel III de Cerro Santa Lucía (1150-1300 msm), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. 1= Hamadryas delfinii, 2= Benthamiella nordenskjoeldii, 3= Hamadryas kingii, 4= Bolax gummifera, 5= Xerodraba pectinata, 6= Draba magellanica, 7= Valeriana magellanica, 8= Oxalis enneaphylla, 9= Azorella fuegiana, 10= Oreopolus glacialis, 11= Menonvillea nordenskjoldii, 12= Benthamiella azorella, 13= Senecio lasequei, 14= Colobanthus subulatus, 15= Armeria maritima, 16= Leucheria hahnii, 17= Vicia bijuga, 18= Empetrum rubrum, 19= Calandrinia caespitosa, 20= Acaena antarctica, 21= Senecio magellanicus, 22= Silene chilensis, 23= Leucheria leontopodioides, 24= Cerastium arvense, 25= Perezia megalantha, 26= Senecio alloephyllus, 27= Nassauvia lagascae, 28= Calceolaria uniflora, 29= Erigeron myosotis, 30= Nassauvia pygmaea, 31= Azorella lycopodioides, 32= Hypochaeris incana, 33= Nassauvia magellanica, 34= Nassauvia aculeata.



VII.5.- Catálogo de la entomofauna antófila colectada en Cerro Diente entre los 450 y 1350 msm (Di) y Cerro Santa Lucía entre los 550 y 1700 msm (SL), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. (* = especie posiblemente antófila).

COLEOPTERA

- Coccinellidae (Coccinellidae sp.1 (Di), * Coccinellidae sp.2 (Di)).
- Curculionidae (Cylydrorhinus angulatus angulatus (SL), * Cylydrorhinus angulatus clathratus (SL), * Cylydrorhinus sp.1 (Di)).
- Mordellidae (Mordellidae sp.1 (Di)).
- Tenebrionidae (Nyctelia corrugata (SL), Nyctelia multicristata (SL)).

DIPTERA

- Anthomyiidae (Anthomyiidae sp.1 (Di), Anthomyiidae sp.2 (SL)).
- Bibionidae (Bibionidae sp.1 (Di), Dilophus nigripes (SL)).
- Bombyliidae (Bombylius valdivianus (SL) Sericosoma pubipes (SL), Villa discolor (SL), Villa flavicrura (SL), Villa gayi (SL)).
- Calliphoridae (Calliphoridae sp.1 (SL)).
- Chloropidae (Chloropidae sp.1 (SL)).
- Canaceidae (Canaceidae sp.1 (Di)).
- Dolichopodidae (Dolichopodidae sp.1 (Di, SL))
- Empididae (Atrichopleura sp.1 (SL), Empididae sp.1 (Di), Empidinae sp.1 (SL), Empidinae sp.2 (SL), Empidinae sp.4 (SL), Empidinae sp.5 (SL), Empidinae sp.6 (SL)).
- Ephydriidae (Ephydriidae sp.1 (SL), Ephydriidae sp.2 (SL)).
- Heleomyzidae (Heleomyzidae sp.1 (SL) Heleomyzidae sp.2 (SL), Heleomyzidae sp.3 (SL)).
- Muscidae (Muscidae sp.1 (Di), Muscidae sp.2 (Di), Muscidae sp.3 (Di), Phaoniinae sp.1 (SL), Phaoniinae sp.2 (SL), * Phaoniinae sp.3 (SL), Phaoniinae sp.4 (SL), Phaoniinae sp.5 (SL), Phaoniinae sp.6 (SL) Phaoniinae sp.7 (SL)).
- Nemestrinidae (Trichophthalma amaena (Di), Trichophthalma sp.2 (Di)).
- Sarcophagidae (Sarcophaginae sp.1 (SL)).
- Stratiomyidae (Nemotelus sp.1 (SL)).
- Syrphidae (Dolichogyna picta (SL) Dolichogyna reynoldsi (SL), Dolichogyna sp.3 (SL), Eristalis assimilis (SL), * Eristalis tenax (SL), Habromyia sp.1 (Di), Melanostoma sp.1 (Di), Melanostoma sp.2 (SL), Mesograpta sp.1 (Di), Mesograpta sp.2 (SL), Mesograpta sp.3 (SL), Myiolepta luctuosa (Di), * Syrphidae sp.1 (Di), Tropidia notata (SL)).
- Tabanidae (* Comops ruficornis (Di), * Dasybasis canipilis (SL), * Dasybasis gagatina (SL), * Dasybasis pruinivitta (Di), * Dasybasis sp.2 (Di)).
- Tachinidae (Ateloglutus lanfrancoides (SL), Clastoneuriopsis sp.1 (SL), Comopsis regale (SL), Dasyuromyia sarcophagidea (Di), Dolichostoma puntarenensis (SL), * Enchomyia erythrocea (SL), Incamyia charlini (SL), Incamyia chilensis (Di), Notoderus maculatus (SL), Philocorus montanum (SL), Proseninae sp.1 (Di), * Proseninae sp.2 (SL), Proseninae sp.3 (SL), Spanipalpus sp.1 (SL), Spathipalpus philippi (SL), Steatosoma nigriventris (SL), Steatosoma rufiventris (SL), * Tachinidae sp.1 (SL),

Trichoceronia latifrons (SL), *Vibrissomyia notata* (SL), * *Xanthobasis angustiformis* (Di), *Xanthobasis* sp.1 (SL)).

- *Tephritidae* (*Tephritidae* sp.1 (SL)).

HYMENOPTERA

- *Anthophoridae* (*Anthophoridae* sp.1 (SL)).

- *Apidae* (*Bombus dahlbomii* (Di)).

- *Braconidae* (*Cheloninae* sp.1 (SL), * *Microgastrinae* sp.1 (Di)).

- *Colletidae* (*Colletes patagonicus* (SL), *Colletinae* sp.1 (Di), *Leioproctus cyaneus* (SL)).

- *Halictidae* (*Dialictus* sp.1 (SL), *Halictidae* sp.1 (Di)).

- *Ichneumonidae* (* *Trachysphyrus cyanipennis* (Di), *Trachysphyrus penai* (SL)).

- *Megachilidae* (*Anthidium chubuti patagonicum* (SL), *Magachile* sp.1 (SL), *Megachile* sp.2 (SL)).

- *Pompilidae* (*Chirodamus kingii* (SL), * *Pompilidae* sp.1 (Di), *Pompilidae* sp.2 (SL)).

- *Vespididae* (*Hypodynerus* sp.1 (Di), *Hypodynerus* sp.2 (Di), *Hypodynerus* sp.3 (Sl), *Hypodynerus* sp.4 (Sl)).

LEPIDOPTERA

- *Heliozelidae* (* *Heliozelidae* sp.1 (SL), *Heliozelidae* sp.2 (SL)).

- *Hesperiidae* (* *Hylephila fasciolata* (SL), *Hylephila* sp.2 (SL)).

- *Noctuoidea* (* *Agrotis* sp.1 (SL), * *Agrotis* sp.2 (SL), * *Copitarsia* sp.1 (SL), * *Heliothis* sp.1 (SL) *Noctuoidea* sp.1 (SL), *Noctuoidea* sp.2 (SL), *Noctuoidea* sp.3 (SL), *Noctuoidea* sp.4 (SL), * *Noctuoidea* sp.5 (SL), *Noctuoidea* sp.6 (SL), * *Noctuoidea* sp.7 (SL), * *Noctuoidea* sp.8 (Di), * *Noctuoidea* sp.9 (Di), *Noctuoidea* sp.10 (Di), * *Pseudoleucania ferruginescens* (SL)).

- *Nymphalidae* (*Yramea cytheris* (Di, SL), * *Yramea lathonioides* (SL)).

- *Pieridae* (*Colias cunninghamii* (SL), *Colias vauthieri* (Di, SL), *Hypsochila argyrodice* (SL), * *Tatochila microdice* (Di), *Tatochila theodice* (Di)).

- *Satyridae* (*Argyrophorus* sp.1 (SL), *Cosmosatyrus chilensis* (SL), *Satyridae* sp.1 (SL), *Satyridae* sp.2 (SL), *Tetraphloebia stelligera* (SL)).

VII.6.- Lista de las especies en que se estudió el mecanismo de polinización en Cerro Diente (Di) y Cerro Santa Lucía (SL), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena.

Para cada especie de planta y para localidad se indica: el número de observaciones de 10 minutos, el orden de insecto visitante (COLEOPT = Coleoptera, DIPT = Diptera, HIM = Hymenoptera, LEPID = Lepidoptera), la proporción de visitas realizadas (en paréntesis luego de cada Orden), y la lista de especies de insectos visitantes del respectivo Orden. Las especies de insectos colocadas entre paréntesis fueron observadas visitando flores fuera de los períodos de 10 minutos.

AMARYLLIDACEAE

Alstroemeria sp. SL(12): DIPT (1,000): Muscidae spp.

BERBERIDACEAE

Berberis buxifolia Lam. Di(25): LEPID (1,000): Noctuoidea-10, (Tatochila theodice, Yramea cytheris).- Berberis empetrifolia Lam. Di(37): LEPID (0,660): (Colias vauthieri), Yramea cytheris; DIPT (0,054): no identificado; No identificado (0,286). SL(13): HIM (0,143): Hypodinerus-4; DIPT (0,857): Dolichogyna reynoldsi.

BORAGINACEAE

Myosotis stricta Link ex Roem. et Schult. SL(25): sin visitantes.- Plagiobothrys calandrinioides (Phil.) Johnst. SL(5): sin visitantes.

CALYCERACEAE

Moschopsis rosulata (N.E. Br.) Dusén Di(2): sin visitantes. SL(2): (LEPID: Noctuoidea-3); DIPT (1,000): Muscidae spp.

CAMPANULACEAE

Pratia longiflora Hook.f. SL(31): HIM (0,426): Chirodamus kingii; LEPID (0,519): Noctuoidea-3.; DIPT (0,056): Muscidae spp.

CARYOPHYLLACEAE

Arenaria serpyllifolia L. SL(5): sin visitantes.- Cerastium arvense L. Di(240): LEPID (0,436): Tatochila theodice, Yramea cytheris; DIPT (0,564): (Muscidae-1), Syrphidae spp., Trichophthalma-2; SL(45): LEPID (0,072): Argyrophorus-1, Hypsochila argyrodice, Yramea cytheris; DIPT (0,928): Anthomyiidae-2, Atrichopleura-1, Clastoneuriopsis-1, Dolichogyna-3, Eristalis assimilis, Heleomyzidae-2, Heleomyzidae-3, Mesograpta-3, Muscidae spp., Phaoniinae-1, Phaoniinae-2.- Colobanthus lycopodioides Griseb. SL(10): LEPID (0,170): Noctuoidea spp.; DIPT (0,830): Sarcophaginae-1.- Colobanthus quitensis (H.B.K.) Bartl. SL(4): sin visitantes.- Colobanthus subulatus (D'Urv.) Hook. f. SL(1): sin

visitantes.- Silene chilensis (Naud.) Bocq. SL(45): (LEP: Hypsochila argyrodice).- Stellaria debilis D'Urv. SL(11): DIPT (1,000): Empidinae-2, Heleomyzidae-2, Muscidae spp.-

COMPOSITAE

Antennaria chilensis Remy Di(6): sin visitantes. SL(1): DIPT (1,000): Muscidae spp.- Baccharis magellanica (Lam.) Pers. Di(2): DIPT (1,000): Dasyuromyia sarcophagidea.- Baccharis sp. Di(4): sin visitantes.- Chilotrimum diffusum (G. Forster) O.K. Di(17): LEPID (1,000): Tatochila theodice. SL(19): DIPT (1,000): Dilophus nigripes, Muscidae spp.- Eriqeron myosotis Pers. Di(69): LEPID (0,594): Tatochila theodice, (Yramea cytheris); DIPT (0,406): Muscidae spp., Trichophthalma-2. SL(104): LEPID (0,235): (Hypsochila argyrodice), Yramea cytheris; DIPT (0,765): Clastoneuriopsis-1, Comopsis regale, Heleomyzidae-3, Muscidae spp., Phaoniinae-1, Sericosoma pubipes.- Gamochaeta spiciformis (Sch. Bip.) Cabr. Di(13): (LEPID: Yramea cytheris).- Hieracium antarcticum D'Urv. Di(25): LEPID (1,000): Tatochila theodice, Yramea cytheris.- Hypochaeris arenaria Gaud. Di(48): LEPID (0,973): Tatochila theodice, Yramea cytheris; DIPT (0,027): Trichophthalma-2.- Hypochaeris incana (H. et A.) Maclosk. Di(30): (HIM: Bombus dahlbomii); LEPID (0,550): Colias vauthieri, (Tatochila theodice), Yramea cytheris; DIPT (0,450): Melanostoma-1, Spathipalpus philippi, Trichophthalma-2. SL(85): LEPID (0,756): Argyrophorus-1, (Colias vauthieri), Hylephila-2, Hypsochila argyrodice, Yramea cytheris; DIPT (0,244): Phaoniinae-4, (Sericosoma pubipes).- Hypochaeris sp. SL(12): LEPID (1,000): (Colias vauthieri), Hypsochila argyrodice, Yramea cytheris; (DIPT: Mesograpta-1).- Leucheria hahnii Franchet Di(64): LEPID (0,472): Tatochila theodice, Yramea cytheris; DIPT (0,528): Muscidae-1, Muscidae spp.; (COLEOPT: Mordellidae-1). SL(21): (LEPID: Colias vauthieri, Yramea cytheris); DIPT (1,000): (Melanostoma-1), Phaoniinae-4, Phaoniinae-5, Spanipalpus-1.- Leucheria leontopodioides (O.K.) Schum. Di(38): HIM (0,098): no identificado; (LEPID: Yramea cytheris); DIPT (0,902): (Myiolepta luctuosa), Syrphidae spp., Trichophthalma-2. SL(37): LEPID (0,203): Hypsochila argyrodice; DIPT (0,797): Muscidae spp., (Mesograpta-2).- Leucheria purpurea x hahnii SL(1): (HIM: Anthidium chubuti patagonicum, Chirodamus kingii, Hypodynerus-1, Megachile-2); DIPT (1,000): Muscidae spp., (Dolichogyna-3, Steatosoma rufiventris).- Leucheria purpurea (Vahl) H. et A. SL(11): sin visitantes.- Nardophyllum bryoides (Lam.) Cabr. SL(40): LEPID (0,633): Hypsochila argyrodice, Noctuoidea-3, Noctuoidea spp., Yramea cytheris; DIPT (0,309): Heleomyzidae-2, Muscidae spp., (Phaoniinae-2), Sericosoma pubipes; COLEOPT (0,040): Nyctelia spp.- Nassauvia aculeata (Less.) P. et E. Di(18): sin visitantes. SL(132): LEPID (0,271): (Argyrophorus-1, Hypsochila argyrodice, Satyridae-1), Tetraphloebia stelligera, Yramea cytheris; DIPT (0,630): Empidinae-5, Muscidae spp., Sericosoma pubipes; COLEOPT (0,099): Nyctelia multicristata.- Nassauvia laqascae (D. Don) Meigen Di(2): (LEPID: Colias vauthieri, Noctuoidea spp., Yramea cytheris). SL(24): LEPID (0,314): Hypsochila argyrodice, Noctuoidea-3; DIPT (0,686): (Empidinae-4, Mesograpta-2), Muscidae spp.- Nassauvia maeviae Cabr. SL(1): HIM (0,757): Pompilidae-2; DIPT (0,243): Phaoniinae-4.- Nassauvia magellanica J.F. Gmel. Di(22): (HIM: Bombus dahlbomii); LEPID (0,187): Yramea cytheris; DIPT (0,813): Canaceidae-1, Syrphidae spp., Trichophthalma-2.- SL(34): LEPID (0,676): Argyrophorus-1, Hypsochila argyrodice, Noctuoidea-3: DIPT (0,324): Anthomyiidae-2, Mesograpta-3, Muscidae spp.- Nassauvia pyqmaea (Cass.) Hook. f. Di(7): (DIPT: Proseninae-1). SL(40): DIPT (1,000): Muscidae spp., Phaoniinae-2.-

Nassauvia revoluta D. Don Di(49): LEPID (0,560): Noctuoidea-10, Noctuoidea spp., Yramea cytheris; DIPT (0,440): Habromyia-1.- Perezia megalantha Speg. Di(11): sin visitantes.- Perezia pilifera (D. Don) H. et A. Di(14): sin visitantes. SL(45): LEPID (1,000): (Colias vauthieri), Hypsochila argyrodice.- Perezia recurvata (Vahl) Less. Di(2): sin visitantes. SL(90): HIM (0,022): Anthophoridae-1; LEPID (0,884): Hypsochila argyrodice, Yramea cytheris; DIPT (0,084): Muscidae spp.; COLEOPT (0,009): Nyctelia spp., (Nyctelia corrugata).- Senecio alloephyllus O. Hoffm. SL(38): LEPID (0,019): Yramea cytheris; DIPT (0,981): Heleomyzidae-2, Muscidae spp., Notoderus maculatus, Phaoniinae-2, Phaoniinae-4.- Senecio argyreus Phil. Di(11): DIPT (1,000): no identificado. SL(8): (LEPID: Cosmotyrus chilensis, Satyridae-2, Tatochila theodice, Yramea cytheris).- Senecio beaufilsii O.K. SL(4): LEPID (1,000): Colias vauthieri, Hypsochila argyrodice, Yramea cytheris.- Senecio kingii Hook. f. SL(7): sin visitantes.- Senecio lasequei Hombr. et Jacq. SL(14): LEPID (1,000): Yramea cytheris.- Senecio magellanicus H. et A. Di(24): (HIM: Bombus dahlbomii); LEPID (0,229): Colias vauthieri, Yramea cytheris; DIPT (0,771): Canaceidae-1. SL(84): LEPID (0,658): (Colias vauthieri), Noctuoidea spp., Noctuoidea-1, Noctuoidea-3, (Noctuoidea-6), Yramea cytheris; DIPT (0,342): Empidinae-1, Muscidae spp., Spanipalpus-1, Steatosoma nigriventris.- Senecio martiniensis Dusén SL(5): LEPID (0,298): Yramea cytheris, Noctuoidea spp.; DIPT (0,702): Muscidae spp.- Senecio miser Hook. f. SL(85): LEPID (0,458): Argyrophorus-1, (Colias vauthieri), Hypsochila argyrodice, Noctuoidea spp., Yramea cytheris; DIPT (0,542): Comopsis regale, Empidinae-6, Muscidae spp., Phaoniinae-4, Sarcophaginae-1.- Senecio patagonicus H. et A. Di(3): HIM (1,000): Bombus dahlbomii. SL(84): HIM (0,056): Pompilidae-2; LEPID (0,178): Colias vauthieri, (Hypsochila argyrodice, Noctuoidea-3), Yramea cytheris; DIPT (0,767): Comopsis regale, Dolichostoma puntarenensis, Heleomyzidae-2, (Heleomyzidae-3), Muscidae spp., Steatosoma rufiventris; (COLEOPT: Cylydrorhinus argulatus argulatus).- Senecio sericeonitens Speg. SL(84): LEPID (0,718): Colias vauthieri, Hypsochila argyrodice, Yramea cytheris; DIPT (0,282): Dolichogyna-3, Heleomyzidae-1, Steatosoma rufiventris.

CRUCIFERACEAE

Cardamine glacialis (G. Forster) DC. SL(7): sin visitantes.- Draba magellanica Lam. Di(15): sin visitantes. SL(22): sin visitantes.- Eudema hauthalii Gilg. et Muschl. Di(15): (LEPID: Colias vauthieri).- Menonvillea nordenskjoeldii (Dusén) Rollins SL(25): LEPID (0,097): Hypsochila argyrodice; DIPT (0,903): Heleomyzidae-2, Muscidae spp., Sarcophaginae-1.- Onuris hatcheriana (Gilg) Gilg et Muschl. SL(7): sin visitantes.- Sisymbrium magellanicum (A.L. Juss. ex Pers.) Hook. f. SL(6): sin visitantes.- Thlaspi magellanicum Comm. ex Poir. Di(7): sin visitantes. SL(9): sin visitantes.- Xerodraba pectinata (Speg.) Skotts. SL(21): LEPID (1,000): (Noctuoidea-1), Noctuoidea-4.

ERICACEAE

Pernettya pumilla (L. f.) Hook. var pumilla Di(32): (HIM: Hypodynerus-2); LEPID (0,556): Noctuoidea-10; DIPT (0,444): Muscidae-1, Muscidae-3.

GENTIANACEAE

Gentiana prostrata Haenke SL(14): DIPT (1,000): Muscidae spp.- Gentianella magellanica (Gaud.) Fabris ex D.M. Moore SL(49): (LEPID: Colias vauthieri, Yramea cytheris); DIPT (1,000): Steatosoma rufiventris.

GERANIACEAE

Geranium sessiliflorum Cav. Di(17): sin visitantes. SL(26): LEPID

(1,000): *Yramea cytheris*.

HYDROPHYLLACEAE

Phacelia secunda J.F. Gmel. Di(18): HIM (0,064): *Bombus dahlbomii*; LEPID (0,602): *Colias vauthieri*, *Yramea cytheris*; DIPT (0,334): *Mesograpta*-1, *Syrphidae* spp. SL(49): HIM (0,053): *Dialictus*-1, *Hypodynerus*-3, *Hypodynerus*-4; LEPID (0,033): *Cosmosatyrus chilensis*, *Hypsochila argyrodice*, (Noctuoidea-1, *Yramea cytheris*); DIPT (0,913): (*Clastoneuriopsis*-1); *Comopsis regale*, *Dolichogyna picta*, *Dolichogyna reynoldsi*, *Dolichogyna*-3, *Ephydridae*-2, *Heleomyzidae*-3, *Melanostoma*-2, *Mesograpta*-3, *Muscidae* spp., *Phaoniinae*-2, *Phaoniinae*-6, *Proseninae*-3, *Sericosoma pubipes*, (*Spathipalpus philippi*), *Vibrissomyia notata*, (*Villa flavicrura*).

IRIDACEAE

Phaiophleps biflora (Thunb.) R.C. Foster ssp *biflora* Di(98): LEPID (1,000): Noctuoidea-10, *Tatochila theodice*. SL(46): LEPID (1,000): *Hylephila*-2, *Hypsochila argyrodice*.- *Phaiophleps biflora* (Thunb.) R.C. Foster ssp *lyckholmii* (Dusén) D.M. Moore Di(11): LEPID (1,000): *Yramea cytheris*. SL(16): sin visitantes.- *Sisyrrinchium nanum* Phil. SL(51): HIM (0,301): *Leioproctus cyaneus*; LEPID (0,699): (*Colias vauthieri*), *Hypsochila argyrodice*, (*Yramea cytheris*); (DIPT: *Tephritidae*-1).- *Sisyrrinchium patagonicum* Phil. ex Baker Di(37): LEPID (1,000): *Tatochila theodice*. SL(22): DIPT (1,000): *Muscidae* spp.

LABIATAE

Satureja darwinii (Benth.) Briq. SL(19): LEPID (0,215): *Yramea cytheris*; DIPT (0,785): no identificado.

LILIACEAE

Tristagma nivale Poepp. SL(4): sin visitantes.

LOASACEAE

Loasa berquii Hieron. SL(25): HIM (0,675): *Anthidium chubuti patagonicum*, *Anthophoridae*-1, *Chirodamus kingii*, (*Hypodynerus*-1); DIPT (0,325): *Dolichogyna*-3, *Heleomyzidae*-2, *Steatosoma rufiventris*.

ONAGRACEAE

Epilobium australe Poepp. et Hausskn. ex Hausskn. Di(15): sin visitantes. SL(11): sin visitantes.- *Epilobium* sp. Di(20): HIM (0,016): no identificado; LEPID (0,093): *Colias vauthieri*, *Yramea cytheris*; DIPT (0,891): *Syrphidae* spp., *Trichophthalma*-2.

ORCHIDACEAE

Gavilea lutea (Pers.) Correa Di(15): (HIM: *Hypodynerus* spp.).

OXALIDACEAE

Oxalis patagonica Speg. Di(43): LEPID (0,294): (*Colias vauthieri*), Noctuoidea-10, (*Yramea cytheris*); DIPT (0,706): *Habromyia*-1. SL(62): LEPID (1,000): *Hypsochila argyrodice*, Noctuoidea spp., *Yramea cytheris*; (DIPT: *Sericosoma pubipes*).- *Oxalis loricata* Dusén Di(4): sin visitantes.- *Oxalis squamoso-radicosa* Steud. SL(3): sin visitantes.

PAPILIONACEAE

Adesmia aurantiaca (Dusén) Burk. Di(4): sin visitantes. SL(44): HIM (0,531): *Anthidium chubuti patagonicum*, *Chirodamus kingii*, *Colletes patagonicus*, *Hypodynerus*-3, *Hypodynerus*-4, *Megachile*-1, *Pompilidae*-2; LEPID (0,321): *Colias vauthieri*, *Hylephila*-2, *Hypsochila argyrodice*; DIPT (0,149): *Bombylius valdivianus*, *Muscidae* spp.- *Adesmia burkartii* Correa SL(2): sin visitantes.- *Adesmia lotoides* Hook.f. SL(19): HIM (0,361): *Chirodamus kingii*; LEPID (0,639): *Yramea cytheris*.- *Adesmia parvifolia* Phil. Di(2): sin visitantes. SL(6): DIPT (1,000): *Clastoneuriopsis*-1.- *Adesmia pumila* Hook. f. Di(46): HIM (0,455): *Bombus dahlbomii*,

Colletinae-1; LEPID (0,545): *Colias vauthieri*, *Yramea cytheris*. SL(54): HIM (0,522): Anthophoridae-1, (*Chirodamus kingii*), *Hypodinerus*-3, *Hypodinerus*-4, (Pompilidae-2); LEPID (0,454): *Argyrophorus*-1, *Colias vauthieri*, *Hypsochila argyrodice*, (*Yramea cytheris*); DIPT (0,024): Ephydriidae-1.- *Adesmia salicornioides* Speg. Di(30): LEPID (1,000): *Colias vauthieri*. SL(27): HIM (0,142): Anthophoridae-1, (*Chirodamus kingii*); LEPID (0,858): *Hypsochila argyrodice*, *Yramea cytheris*.- *Adesmia suffocata* Hook. f. Di(4): sin visitantes.- *Adesmia villosa* Hook. f. Di(20): LEPID (1,000): *Colias vauthieri*, *Yramea cytheris*. SL(19): DIPT (1,000): Muscidae spp., no identificado.- *Anarthrophyllum desideratum* (DC.) Benth. SL(4): sin visitantes.- *Astragalus nivicola* Gómez-Sosa Di(11): (LEPID: *Colias vauthieri*). SL(36): HIM (0,875): *Hypodynerus*-3, *Hypodynerus*-4; LEPID (0,125): *Hypsochila argyrodice*.- *Lathyrus magellanicus* Lam. var. *magellanicus* Di(37): HIM (0,189): *Bombus dahlbomii*, *Hypodynerus*-2; LEPID (0,778): *Tatochila theodice*, *Yramea cytheris*; DIPT (0,033): Anthomyiidae-1.- *Lathyrus magellanicus* Lam. var. *glaucescens* Speg. SL(89): HIM (0,108): *Anthidium chubuti patagonicum*, Anthophoridae-1, *Chirodamus kingii*, (*Hypodynerus*-3, *Hypodynerus*-4), *Megachile*-1, *Megachile*-2, Pompilidae-2; LEPID (0,837): *Colias cunninghamii*, *Colias vauthieri*, *Hypsochila argyrodice*, *Yramea cytheris*; DIPT (0,055): Muscidae spp., *Sericosoma pubipes*.- *Vicia bijuga* Gill. ex H. et A. Di(29): HIM (1,000): *Hypodynerus*-1, *Hypodynerus*-2. SL(55): HIM (0,366): *Chirodamus kingii*, *Hypodynerus*-1; LEPID (0,239): (*Colias vauthieri*), Heliozelidae-2, (*Hylephila*-2), *Hypsochila argyrodice*; DIPT (0,394): Muscidae spp., no identificado.- *Vicia magellanica* Hook. f. Di(210): HIM (0,075): *Bombus dahlbomii*, *Hypodynerus*-1; LEPID (0,925): Noctuoidea-10, *Tatochila theodice*, *Yramea cytheris*. SL(50): HIM (0,412): *Hypodynerus*-4; LEPID (0,558): (*Argyrophorus*-1), *Hypsochila argyrodice*; DIPT (0,030): Muscidae spp.

PLUMBAGINACEAE

Armeria maritima (Mill.) Willd. ssp. *andina* (Poepp. ex Boiss.) D.M. Moore et Yates Di(29): LEPID (0,909): *Yramea cytheris*; No identificado (0,091). SL(47): HIM (0,124): no identificado; LEPID (0,079): *Argyrophorus*-1, (*Colias vauthieri*), *Hypsochila argyrodice*; DIPT (0,797): *Comopsis regale*, (*Dolichogyna*-3), Muscidae spp., Phaoniinae-2, Spanipalpus-1.

POLEMONIACEAE

Microsteris gracilis (Dougl. ex Hook.) Greene Di(15): sin visitantes. SL(16): DIPT (1,000): Muscidae spp.

PORTULACACEAE

Calandrinia caespitosa Gill. ex Arn. SL(8): DIPT (1,000): Dolichopodidae-1.

PRIMULACEAE

Primula magellanica Lehm. Di(23): LEPID (1,000): *Yramea cytheris*.

RANUNCULACEAE

Anemone multifida Poir. Di(45): LEPID (0,184): *Yramea cytheris*; DIPT (0,816): Muscidae spp. SL(11): sin visitantes.- *Caltha appendiculata* Pers. Di(1): sin visitantes. SL(1): sin visitantes.- *Hamadryas kingii* Hook. f. Di(2): sin visitantes. SL(17): DIPT (1,000): Muscidae spp.- *Hamadryas magellanica* Lam. Di(4): sin visitantes.- *Hamadryas sempervivoides* Sprague Di(2): sin visitantes.- *Ranunculus fuegianus* Speg. SL(1): DIPT (1,000): Muscidae spp.- *Ranunculus peduncularis* J.E. Sm. Di(77): (HIM: Halictidae-1); LEPID (0,803): *Tatochyla theodice*, *Yramea cytheris*; DIPT (0,197): (Empedidae-1), *Incamiya chilensis*, (*Trichophthalma amaena*). SL(12): HIM (0,491): no identificado; DIPT

(0,509): Muscidae spp.- Ranunculus uniflorus Phil. ex Reiche SL(4): LEPID (1,000): Yramea cytheris.

ROSACEAE

Geum macellanicum Pers. Di(3): (HIM: Halictidae-1); LEPID (1,000): Tatochila theodice, Yramea cytheris. SL(15): HIM (0,118): no identificado; (LEPID: Yramea cytheris); DIPT (0,882): Muscidae spp., Spanipalpus-1.

RUBIACEAE

Oreopolus glacialis (P. et E.) Ricardi Di(59): LEPID (1,000): (Colias vauthieri), Yramea cytheris; (DIPT: no identificado). SL(80): HIM (0,253): Hypodynerus-4; DIPT (0,747): Muscidae spp.

SANTALACEAE

Arjona patagonica Hombr. et Jacq. Di(6): (LEPID: Colias vauthieri). SL(44): LEPID (1,000): Hypsochila argyrodice.- Arjona pusilla Hook.f. SL(25): HIM (0,417): Chirodamus kingii; LEPID (0,583): Hypsochila argyrodice.

SAXIFRAGACEAE

Escallonia alpina Poepp. ex DC. Di(110): HIM (0,079): (Bombus dalbomii), Colletinae-1, Hypodynerus spp.; LEPID (0,806): Colias vauthieri, Tatochila theodice, Yramea cytheris; DIPT (0,114): (Muscidae-1), Trichophthalma-2.- Saxifraga magellanica Poir. Di(7): sin visitantes. SL(5): sin visitantes.

SCROPHULARIACEAE

Calceolaria biflora Lam. Di(28): LEPID (1,000): Tatochila theodice, Yramea cytheris. SL(96): HIM (0,289): no identificado; LEPID (0,209): Hypsochila argyrodice; DIPT (0,502): Melanostoma-2.- Calceolaria uniflora Lam. Di(68): LEPID (1,000): Yramea cytheris. SL(45): DIPT (1,000): Muscidae spp.- Euphrasia antarctica Benth. SL(15): HIM (1,000): Hypodynerus-4.- Ourisia poeppigii Benth. Di(4): sin visitantes.- Veronica peregrina L. SL(5): sin visitantes.

SOLANACEAE

Benthamiella azurella (Skottsbo.) Soriano SL(4): DIPT (1,000): Muscidae spp.- Benthamiella nordenskiöldii Dusén ex N.E.Br. SL(17): (LEPID: Hypsochila argyrodice, Noctuoidea-1, Noctuoidea-2, Noctuoidea-4).

UMBELLIFERAE

Azorella monantha Clos Di(52): LEPID (0,073): Yramea cytheris; DIPT (0,927): Bibionidae-1, (Dasyuromyia sarcophagidae), Muscidae-2, Muscidae-3, Muscidae spp., Syrphidae spp. SL(43): HIM (0,081): Chiloninae-1, Chirodamus kingii, Trachysphyrus peñai; DIPT (0,919): (Ateloglutus lanfrancoides), Atrichopleura-1, (Calliphoridae-1), Comopsis regale, Dolichopodidae-1, Heleomyzidae-2, (Heleomyzidae-3), Incamiya charlini, Muscidae spp., (Nemotelus-1), Phaoniinae-2, Phaoniinae-4, Phaoniinae-7, Proseninae-3, Trichoceronia latifrons, (Tropidia notata), Villa discolor; (COLEOPT: Cylydrorhinus angulatus angulatus).- Azorella fuegiana Speg. Di(3): (DIPT: Muscidae-1). SL(4): DIPT (1,000): Phaoniinae-4.- Azorella lycopodioides Gaud. Di(18): DIPT (1,000): Empedidae-1, Muscidae spp., Syrphidae spp. SL(1): sin visitantes.- Azorella trifurcata (Gaertr.) Hook. SL(18): HIM (0,128): Chirodamus kingii; DIPT (0,872): Atrichopleura-1, Chloropidae-1, Dolichostoma puntarenensis, Heleomyzidae-2, (Phaoniinae-4, Philocorus montanum), Sarcophaginae-1, Trichoceronia latifrons, (Villa gayi).- Bolax gummifera (Lam.) Spreng. Di(8): DIPT (1,000): (DIPT: Muscidae-1, Muscidae-3); (COLEOPT: Coccinellidae-1). SL(4): DIPT (1,000): Heleomyzidae-2, Phaoniinae-2, Muscidae spp., Sarcophaginae-1, (Xanthobasis-1).- Mulinum patagonicum

Speg. SL(7): DIPT (1,000): Heleomyzidae-2, Muscidae spp., Phaoniinae-2, (Phaoniinae-4).- Schizeilema ranunculus (D'Urv.) Domin SL: (DIPT: no identificado).

VALERIANACEAE

Valeriana sedifolia D'Urv. SL(18): (HIM: Cheloninae-1); (LEPID: Noctuoidea-4); DIPT (1,000): Phaoniinae-2.

VERBENACEAE

Junellia sp. SL(6): sin visitantes.

VIOLACEAE

Viola maculata Cav. SL(38): sin visitantes.- Viola reichei Skotts. ex Macloskie et Dusén Di(178): LEPID (0,991): Tatochila theodice, Yramea cytheris DIPT (0,009): no identificado.

VII.7.- **Morfología floral.** Características florales en 64 especies de plantas de la Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena. Se indica el color de la flor, la existencia de ornamentación (Orn) (p.e., color contrastante secundario, guías nectaríferas, etc.), la profundidad de la corola (Cor), altura de las anteras (Ant) y del o los estigmas (Est) desde la base de la corola, el grado de apertura de la corola (Ap), y de organización de las flores (In). Cor, Ant y Est están en mm. C= Cerrada, PC= Parcialmente cerrada, A= Abierta, S= Flor solitaria, IL= Inflorescencia laxa, IC= Inflorescencia compacta.

Nombre especie	Color	Orn	Cor	Ant	Est	Ap	In
<i>Adesmia auriantiacca</i>	Amarilla	si	5,0	4,0	5,0	C	S
<i>Adesmia lotoides</i>	Amarilla	si	7,0	7,0	9,0	C	S
<i>Adesmia parvifolia</i>	Amarilla	si	3,5	3,0	3,5	C	IL
<i>Adesmia pumila</i>	Amarilla	si	7,0	6,0	7,0	C	S
<i>Adesmia salicornioides</i>	Amarilla	si	6,0	6,0	6,0	C	S
<i>Adesmia villosa</i>	Amarilla	si	10,0	9,0	9,0	C	S
<i>Anemone multifida</i>	Amarilla	no	3,0	6,0	5,0	A	S
<i>Arjona patagonica</i>	Rozada	no	9,0	7,0	7,0	C	IL
<i>Armeria maritima</i>	Rozada	no	4,0	3,0	2,5	C	IC
<i>Astragalus nivicola</i>	Azul	si	4,5	4,5	4,5	C	IL
<i>Azorella monantha</i>	Amarilla	no	2,0	1,0	1,0	A	IL
<i>Azorella trifurcata</i>	Amarilla	no	2,0	1,0	1,0	A	IL

Continuación Anexo VII.7

Nombre especie	Color	Orn	Cor	Ant	Est	Ap	In
Benthamiella nordenskjoeldii	Blanca	no	6,0	5,0	5,0	C	IL
Benthamiella patagonica	Blanca	no	10,5	10,0	10,0	C	IL
Benthaniella azorella	Amarilla	no	1,0	2,0	2,0	PC	IL
Bolax gummifera	Verde	no	1,5	1,0	1,0	A	IL
Calceolaria biflora	Amarilla	si	4,0	1,5	2,0	A	IL
Calceolaria uniflora	Naranja	si	4,0	4,0	4,0	A	S
Cerastium arvense	Blanca	no	4,0	4,0	3,0	A	S
Colobanthus quitensis	Verde	no	2,0	1,5	1,5	A	IL
Colobanthus subulatus	Verde	no	2,0	1,5	1,5	PC	IL
Draba magellanica	Blanca	no	2,0	1,5	2,0	A	IC
Erigeron myosotis	Blanca	no	8,0	6,0	7,0	C	IC
Gentianella magellanica	Azul	no	9,0	6,5	8,5	PC	S
Geranium sessiliflorum	Rozada	no	5,0	2,0	4,0	A	S
Hamadryas kingii	Azul	si	2,0	4,0	3,0	A	S
Hypochaeris incana	Blanca	si	11,0	9,0	12,0	C	IC
Hypochaeris sp.1	Amarilla	no	8,0	7,0	9,0	C	IC
Junellia sp.	Rozada	no	8,0	7,0	7,0	C	IL
Lathyrus magellanicus	Rozada	si	10,0	9,0	10,0	C	IL
Leucheria hahnii	Blanca	no	8,0	6,0	6,0	C	IC
Leucheria leontopodioides	Blanca	no	8,5	7,0	8,0	C	IC
Leucheria purpurea	Purpura	no	9,0	7,0	8,0	C	IC
Microsteris gracilis	Azul	no	6,0	5,0	5,0	C	IC
Moschopsis rosulata	Verde	no	1,5	1,0	1,0	A	IC

Continuación Anexo VII.7

Nombre especie	Color	Orn	Cor	Ant	Est	Ap	In
<i>Myosotis stricta</i>	Azul	no	2,0	1,5	1,5	A	IL
<i>Nardophyllum brioides</i>	Amarilla	no	9,0	9,0	9,0	C	IC
<i>Nassauvia darwinii</i>	Blanca	no	4,0	3,5	4,0	C	IC
<i>Nassauvia lagascae</i>	Blanca	no	3,0	3,0	3,5	C	IC
<i>Nassauvia pygmaea</i>	Blanca	no	4,5	4,5	5,0	C	IC
<i>Oreopolus glacialis</i>	Amarilla	no	13,0	12,0	15,0	C	IL
<i>Oxalis enneaphylla</i>	Rozada	no	14,0	10-7-5	10-7-5	A	S
<i>Oxalis squamoso-radicosa</i>	Rozada	no	11,0	7-6-5	7-6-5	A	S
<i>Perezia megalantha</i>	Rozada	no	10,0	10,0	11,0	C	IC
<i>Perezia recurvata</i>	Azul	no	11,0	12,0	13,0	C	IC
<i>Phacelia secunda</i>	Crema	no	4,0	2,5	3,0	A	IL
<i>Phaiophleps biflora</i> var. <i>biflora</i>	Blanca	si	16,0	12,0	11,0	PC	IL
<i>Phaiophleps biflora</i> var. <i>lyckholmii</i>	Amarilla	no	13,0	10,0	9,0	PC	IL
<i>Primula magellanica</i>	Rozada	no	7,5	5,0	5,0	PC	IL
<i>Satureja darwinii</i>	Rozada	no	3,0	1,5	1,5	C	IL
<i>Saxifraga magellanica</i>	Blanca	no	4,0	3,0	3,0	PC	S
<i>Senecio magellanicus</i>	Amarilla	no	5,0	5,0	5,0	C	IC
<i>Senecio miser</i>	Amarilla	no	5,5	6,5	6,5	C	IC
<i>Senecio patagonicus</i>	Amarilla	no	3,0	3,0	3,0	C	IC
<i>Silene chilensis</i>	Blanca	no	9,0	6,0	5,0	PC	S
<i>Sisyrinchium junceum</i>	Rozada	si	6,0	4,0	5,0	A	IL
<i>Sisyrinchium patagonicum</i>	Amarilla	no	4,0	3,0	3,0	A	S

Continuación Anexo VII.7

Nombre especie	Color	Orn	Cor	Ant	Est	Ap	In
<i>Thlapsi megellanicum</i>	Blanca	no	2,0	2,0	2,0	A	IC
<i>Tristagma nivale</i>	Café/verde	no	9,0	6,0	5,5	C	S
<i>Valeriana magellanica</i>	Blanca	no	2,0	1,5	1,5	A	IL
<i>Vicia bijuga</i>	Azul	si	4,0	3,0	3,5	C	S
<i>Vicia magellanica</i>	Azul	si	8,0	6,0	7,0	C	IL
<i>Viola maculata</i>	Amarilla	si	6,0	3,0	3,0	A	S
<i>Xerodraba pectinata</i>	Crema	no	3,0	3,0	3,0	C	IL

VII.8.- Longevidad floral a tres niveles altitudinales en Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Las medias para cada nivel altitudinal y localidad fueron calculadas incluyendo y excluyendo a las especies miembros de Compositae.

Cerro Santa Lucía

Especies	Longevidad Floral (días)	
	Media	Rango

<u>NIVEL I (550 - 900 m).</u>		
<i>Plagiobothrys calandrinioides</i> (Phil.) Johnst. (BORAGINACEAE)	1,0	1
<i>Pratia longiflora</i> Hook. f. (CAMPANULACEAE)	5,6	5-6
<i>Cerastium arvense</i> L. (CARYOPHYLLACEAE)	2,3	2-3
<i>Erigeron leptopetalous</i> Phil. (COMPOSITAE)	2,2	2-3
<i>Leucheria hahnii</i> Franchet var. <i>lanata</i> (COMPOSITAE)	4,0	4
<i>Nardophyllum bryoides</i> (Lam.) Cabr. (COMPOSITAE)	4,4	4-5
<i>Perezia recurvata</i> (Vahl) Less. (COMPOSITAE)	9,4	6-12
<i>Senecio miser</i> Hook. f. (COMPOSITAE)	5,2	4-7
<i>Senecio patagonicus</i> H. et A. (COMPOSITAE)	3,8	3-5
<i>Eudema hauthalii</i> Gilg. et Muschl. (CRUCIFERAE)	3,0	2-4
<i>Sisymbrium magellanicum</i> (A. L. Juss. ex Pers.) Hook. f. (CRUCIFERAE)	5,0	5
<i>Sisyrinchium junceum</i> E. Mey. ex Presl. (IRIDACEAE)	1,9	1-4

<i>Sisyrinchium nanum</i> Phil. (IRIDACEAE)	1,0	1
<i>Loasa bergii</i> Hieron. (LOASACEAE)	3,6	3-5
<i>Adesmia parvifolia</i> Phil. (PAPILIONACEAE)	1,0	1
<i>Adesmia villosa</i> Hook. f. (PAPILIONACEAE)	1,3	1-2
<i>Lathyrus magellanicus</i> Lam. var. <i>glaucescens</i> Speg. (PAPILIONACEAE)	3,4	3-5
<i>Ranunculus uniflorus</i> Phil. ex Reiche RANUNCULACEAE	5,4	4-6
<i>Viola maculata</i> Cav. (VIOLACEAE)	4,4	3-5

Media \pm DE (incluyendo Compositae)	4,13 \pm 0,56	
Media \pm DE (excluyendo Compositae)	3,34 \pm 0,34	

NIVEL II (900-1150 m).

<i>Senecio alloephyllus</i> O.Hoffm. (COMPOSITAE)	10,6	10-12
<i>Geranium sessiliflorum</i> Cav. (GERANIACEAE)	2,0	2
<i>Phacelia secunda</i> J. F. Gmel. (HYDROPHYLACEAE)	1,7	1-4
<i>Phaiophleps biflora</i> (Thunb.) R. C. Foster ssp. <i>biflora</i> (IRIDACEAE)	3,2	2-5
<i>Sisyrinchium nanum</i> Phil. (IRIDACEAE)	1,4	1-3
<i>Adesmia burkartii</i> Correa (PAPILIONACEAE)	1,0	1
<i>Adesmia parvifolia</i> Phil. (PAPILIONACEAE)	1,5	1-2
<i>Adesmia salicornioides</i> Speg. (PAPILIONACEAE)	2,4	2-4
<i>Adesmia villosa</i> Hook. f. (PAPILIONACEAE)	5,5	1-8
<i>Astragalus nivicola</i> Gomez-Sosa (PAPILIONACEAE)	2,4	1-3
<i>Vicia bijuga</i> Gill. ex H. et A. (PAPILIONACEAE)	2,0	2
<i>Calceolaria biflora</i> Lam. (SCROPHULARIACEAE)	4,2	4-5

Azorella monantha Clos. (UMBELLIFERAE)	4,4	4-5
Junellia sp. indet. (VERBENACEAE)	4,6	4-5

Media \pm DE (incluyendo Compositae)	3,35 \pm 0,67	
Media \pm DE (excluyendo Compositae)	2,79 \pm 0,40	

NIVEL III (1150-1300 m).

Cerastium arvense L. (CARYOPHYLLACEAE)	4,2	3-6
Leucheria leontopodioides (O.K.) Schum. (COMPOSITAE)	11,5	10-13
Senecio alloeophyllus O. Hoffm. (COMPOSITAE)	9,2	9-10
Senecio kingii Hook. f. (COMPOSITAE)	4,8	4-5
Senecio laseguei Hombr. et Jacq. (COMPOSITAE)	3,6	3-4
Draba magellanica Lam. (CRUCIFERAE)	4,3	3-5
Menonvillea nordenskjoeldii (Dusen) Rollins (CRUCIFERAE)	3,8	3-4
Xerodraba pectinata (Speg.) Skottsbo. (CRUCIFERAE)	5,7	5-6
Phaiophleps biflora (Thunb.) R. C. Foster ssp. biflora (IRIDACEAE)	1,4	1-2
Satureja darwinii (Benth.) Bricq. (IRIDACEAE)	2,0	1-3
Oxalis patagonica Speg. (OXALIDACEAE)	2,7	2-4
Armeria maritima (Mill.) Willd. ssp. andina (Poepp. ex Boiss.) D. M. Moore et Yates (PLUMBAGINACEAE)	3,8	3-4
Calandrinia caespitosa Gill ex Arn. var. caespitosa (PORTULACEAE)	1,0	1
Hamadryas kingii Hook. f. (RANUNCULACEAE)	3,2	1-5
Oreopolus glacialis (P. et E.) Ricardi var. glacialis (RUBIACEAE)	5,6	5-6

<i>Calceolaria uniflora</i> Lam. (SCROPHULARIACEAE)	4,0	3-5
<i>Azorella lycopodioides</i> Gaud. (UMBELLIFERAE)	3,8	3-5
<i>Bolax gummifera</i> (Lam.) Spreng. (UMBELLIFERAE)	1,7	1-3
<i>Mulinum valentinii</i> Speg. (UMBELLIFERAE)	2,8	2-3
<i>Valeriana magellanica</i> Hombr. et Jacq. (VALERIANACEAE)	3,5	2-5

Media \pm DE (incluyendo Compositae)	3,57 \pm 0,48
Media \pm DE (excluyendo Compositae)	2,99 \pm 0,48

Cerro Diente

Especies	Longevidad Floral (días)	
	Media	Rango

NIVEL I (450 - 700 m).

<i>Chiliotrichum diffusum</i> (G.Forster) O.K. (COMPOSITAE)	14,7	14-16
<i>Senecio patagonicus</i> H. et A. (COMPOSITAE)	11,0	8-17
<i>Lathyrus magellanicus</i> Lam. var. <i>magellanicus</i> (PAPILIONACEAE)	7,5	6-9
<i>Vicia magellanica</i> Hook. f. (PAPILIONACEAE)	4,8	4-6
<i>Anemone multifida</i> Poir. (RANUNCULACEAE)	9,1	8-10
<i>Ranunculus peduncularis</i> J.E.Sm. var. <i>peduncularis</i> (RANUNCULACEAE)	9,8	6-12
<i>Geum magellanicum</i> Pers. (ROSACEAE)	8,1	7-9
<i>Escalonia alpina</i> Poepp. ex DC. (SAXIFRAGACEAE)	9,4	8-10
<i>Calceolaria biflora</i> Lam. (SCROPHULARIACEAE)	5,1	3-7

Media \pm DE (incluyendo Compositae)	7,69 \pm 2,03
Media \pm DE (excluyendo Compositae)	8,83 \pm 3,02

NIVEL II (700-900 m).

<i>Berberis empetrifolia</i> Lam. (BERBERIDACEAE)	7,3	7-8
<i>Hypochaeris incana</i> (H. et A.) Maclosk. (COMPOSITAE)	10,6	8-12
<i>Senecio magellanicus</i> H. et A. (COMPOSITAE)	14,3	14-15
<i>Adesmia lotoides</i> Hook. f. (PAPILIONACEAE)	4,5	3-6
<i>Adesmia salicornioides</i> Speg. (PAPILIONACEAE)	4,0	3-5
<i>Anemone multifida</i> Poir. (RANUNCULACEAE)	8,0	7-9
<i>Escalonia alpina</i> Poepp. ex DC. (SAXIFRAGACEAE)	7,5	7-8
<i>Azorella monantha</i> Clos (UMBELLIFERAE)	7,0	5-10

Media \pm DE (incluyendo Compositae)	6,38 \pm 1,69
Media \pm DE (excluyendo Compositae)	7,90 \pm 3,30

VII.9.- Carga polínica en lepidopteros de Cerro Santa Lucía y Cerro Diente, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena.

Tabla VII.9.1 Número de granos de polen totales encontrados en el cuerpo de Colias vauthieri (C.v.), Hypsochila argyrodice (H.a.), Tatochila theodice (T.t.) e Yramea cytheris (Y.c.), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S.

Granos tipo	Cerro Diente			Cerro Sta. Lucía		
	C.v.	T.t.	Y.c.	C.v.	H.a.	Y.c.
Arjona patagonica	-	2	-	-	31	50
Caryophyllaceae	5	-	-	-	3	-
Erigeron myosotis	-	-	3	-	-	-
Gramineae spp.	-	27	-	-	-	-
Hypochaeris spp.	12	-	-	-	45	184
Lathyrus magellanicus	-	-	180	5	5	1
Leucheria spp.	279	18	6	31	671	117
Nothophagus pumilio	-	3	-	-	-	-
Oxalis spp.	1	-	7	-	17	-
Perezia spp.	-	-	-	-	7	-
Phacelia secunda	188	-	75	-	-	-
Podocarpus sp.	2	-	-	1	1	-
Primula magellanica (?)	-	-	-	-	-	139
Senecio spp.	12	19	7	23	168	291
Taraxacum spp.	8	12	61	56	614	147
Viola spp.	-	-	3	-	-	-
Indet. spp.	5	-	1	6	6	1
Total	512	81	343	122	1568	930

Tabla VII.9.2. Porcentaje de granos de polen totales encontrados en el cuerpo de Colias vauthieri (C.v.), Hypsochila argyrodice (H.a.), Tatochila theodice (T.t.) e Yramea cytheris (Y.c.), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S.

	Cerro Diente			Cerro Sta. Lucía		
	C.v. %	T.t. %	Y.c. %	C.v. %	H.a. %	Y.c. %
Arjona patagonica	-	2,47	-	-	1,98	5,38
Caryophyllaceae	0,98	-	-	-	0,19	-
Erigeron myosotis	-	-	0,87	-	-	-
Gramineae spp.	-	33,33	-	-	-	-
Hypochaeris spp.	2,34	-	-	-	2,87	19,78
Lathyrus magellanicus	-	-	52,48	4,10	0,32	0,11
Leucheria spp.	54,49	22,22	1,75	25,41	42,79	12,58
Nothofagus pumilio	-	3,70	-	-	-	-
Oxalis spp.	0,20	-	2,04	-	1,08	-
Perezia spp.	-	-	-	-	0,45	-
Phacelia secunda	36,72	-	21,87	-	-	-
Podocarpus sp.	0,39	-	-	0,82	0,06	-
Primula magellanica (?)	-	-	-	-	-	14,95
Senecio spp.	2,34	23,46	2,04	18,85	10,71	31,29
Taraxacum spp.	1,56	14,81	17,78	45,90	39,16	15,81
Viola spp.	-	-	0,87	-	-	-
Indet. spp.	0,98	-	0,29	4,92	0,38	0,11

Tabla VII.9.3. Proporción de visitas efectuadas a especies de plantas por Colias vauthieri (C.v.), Hypsochila argyrodice (H.a.), Tatochila theodice (T.t.) e Yramea cytheris (Y.c.), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. Sólo se indican los valores mayores o iguales al 10%. La ausencia de guiones en una localidad indica que no se tiene información de sus mecanismos de polinización en la localidad o que no se encuentra en ella. * = registro fuera de los períodos de observación. @ = evidencia de polen en mariposa.

	Cerro Diente			Cerro Sta. Lucía		
	C.v. %	T.t. %	Y.c. %	C.v. %	H.a. %	Y.c. %
Adesmia lotoides				-	-	0,64
Adesmia pumila	0,15	-	0,40	0,14	0,27	-
Adesmia salicornioides	1,00	-	-	-	0,21	0,57
Adesmia villosa	0,58	-	0,42	-	-	-
Anemone multifida	-	-	0,16	-	-	-
Arjona patagonica	*	@	-	-	1,00@	@
Arjona pusilla				-	1,00	-
Astragalus nivicola	*	-	-	-	0,13	-
Berberis empetrifolia	-	-	0,66	-	-	-
Calceolaria biflora	-	0,50	0,50	-	0,21	-
Calceolaria uniflora	-	-	1,00	-	-	-
Cerastium arvense	@	0,12	0,31	-	@	-
Chiliotrichum diffusum	-	1,00	-	-	-	-
Erigeron myosotis	-	0,59	@	-	-	0,24

Continuación Tabla VII.9.3)

	Cerro Diente			Cerro Sta. Lucía		
	C.v. %	T.t. %	Y.c. %	C.v. %	H.a. %	Y.c. %
<i>Escalonia alpina</i>	0,02	0,53	0,27			
<i>Geranium sessiliflorum</i>	-	-	-	-	-	1,00
<i>Geum magellanicum</i>	-	0,43	0,57	-	-	-
<i>Hieracium antarcticum</i>	-	0,19	0,81			
<i>Hypochaeris arenaria</i>	-	0,31	0,66			
<i>Hypochaeris incana</i>	0,32@	-	0,23	-	0,27@	@
<i>Hypochaeris sp.</i>				-	0,86@	0,14@
<i>Lathyrus magellanicus</i>	-	0,35	0,38@	@	0,50@	@
<i>Leucheria hahnii</i>	@	0,35@	0,12@	@	@	@
<i>Leucheria leontopodioides</i>	@	-	-	@	0,20@	@
<i>Menonvillea nordenskjoeldii</i>				-	-	0,10
<i>Nardophyllum bryoides</i>				-	0,45	0,15
<i>Nassauvia magellanica</i>	-	-	0,19	-	-	-
<i>Nassauvia revoluta</i>	-	-	0,34	-	-	-
<i>Oreopolus glacialis</i>	-	-	1,00	-	-	-
<i>Oxalis patagonica</i>	@	-	@	-	0,43@	0,18
<i>Perezia pilifera</i>	-	-	-	-	1,00@	-
<i>Perezia recurvata</i>	-	-	-	-	0,87@	-
<i>Phacelia secunda</i>	0,38@	-	0,22@	-	-	-
<i>Phaiophleps biflora biflora</i>	-	0,61	-	-	0,86	-
<i>Phaiophleps biflora lychkolmii</i>	-	-	1,00	-	-	-

Continuación Tabla VII.9.3

	Cerro Diente			Cerro Sta. Lucía		
	C.v. %	T.t. %	Y.c. %	C.v. %	H.a. %	Y.c. %
<i>Primula magellanica</i>	-	-	1,00			¿@?
<i>Ranunculus peduncularis</i>	-	0,23	0,57	-	-	-
<i>Ranunculus uniflorus</i>				-	-	1,00
<i>Satureja darwinii</i>				-	-	0,22
<i>Senecio laseguei</i>				-	@	1,00@
<i>Senecio magellanicus</i>	0,12@	@	0,12@	@	@	@
<i>Senecio miser</i>				-	@	0,35@
<i>Senecio patagonicus</i>	-	-	-	-	@	0,14@
<i>Senecio sericeonitens</i>				0,10@	0,36@	0,26@
<i>Silene chilensis</i>					@	
<i>Sisyrinchium junceum</i>				-	0,70	-
<i>Sisyrinchium pearcei</i>	-	1,00	-			
<i>Vicia bijuga</i>	-	-	-	-	0,15	-
<i>Vicia magellanica</i>	-	0,52	0,40	-	0,56	-
<i>Viola reichei</i>	-	0,15	0,84@			
<hr/>						
# Especies con criterio:						
50% o más de las visitas	4	7	11	0	9	5
10% o más de las visitas	13	17	26	6	26	21

VII.10. Valores medios de densidad floral (#FL), producción de semillas (S_{TOTAL}), porcentaje de predación (%PRED.) y aborción (%ABOR.) de semillas registrados para algunas especies durante la temporada 1986-87 en 33 parcelas permanentes de 16 m² ubicadas en Cerro Santa Lucía (SL) y Cerro Diente (DI), Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. #Dat.= Número de datos.

Especie	#Dat.	#Fl	S _{TOTAL}	%PRED.	%ABOR.
<i>Adesmia salicornioides</i>					
(SL)	8	179	226	7,1	8,5
(DI)	10	148	201	(*)	40,1
<i>Lathyrus magellanicus</i>					
(SL)	6	145	132	0,9	10,6
(DI)	8	122	372	0,9	25,9
<i>Oxalis patagonica</i>					
(SL)	11	22	4	0,0	(**)
(DI)	5	17	18	0,0	(**)
<i>Phaiophleps biflora</i>					
(SL)	7	23	75	2,2	8,9
(DI)	10	14	47	2,9	7,9
<i>Viola maculata</i>					
(SL)(***)	3	63	491	1,3	17,8
<i>Viola reichei</i>					
(DI)(***)	6	25	49	0,0	16,3

(*) La predación fue cercana al 100% de los frutos e imposible de cuantificar a nivel de semillas.

(**) No detectable.

(***) Se consideraron sólo las flores chasmógamas.

Comparación:

- Aborción en *Adesmia salicornioides*: $t_s = 7,98$, $P < 0,05$
- Aborción en *Lathyrus magellanicus*: $t_s = 2,13$, $P < 0,05$

VII.11. Frecuencia relativa (Frec.) de clases de tamaño de Adesmia salicornioides de Cerro Diente y Cerro Santa Lucía, Sierra de Los Baguales, Patagonia chilena, 50°S. #Ind.= número de individuos.

Rango (cm ²)	Cerro Diente		Cerro Santa Lucía	
	#Ind	Frec.	#Ind	Frec.
0- 500	67	0,838	50	0,833
500-1000	6	0,075	9	0,150
1000-1500	3	0,036	0	0,0
1500-2000	2	0,025	0	0,0
2000-2500	1	0,013	1	0,017
2500-3000	0	0,0	0	0,0
3000-3500	1	0,013	0	0,0
TOTAL	80		60	
Promedio (*)	369,94 cm ²		309,68 cm ²	
d.e. (*)	503,61		364,35	

(*) = Tamaño promedio y desviación estandar (d.e.) de los individuos.

Comparación:

- tamaño promedio: $t_s = 0,79$, $P > 0,05$
- distribución de clases de tamaño: Chi-cuadrado= 12,11, $P < 0,05$