

Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica* **

Altitudinal and Latitudinal Trends in Pollination Mechanisms
in the Andean Zone of the Temperate Andes of South America

MARY T. KALIN ARROYO¹, JUAN ARMESTO¹ y RICHARD PRIMACK²

1 Sección Botánica, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. 2 Biological Science Center, Boston University, Boston Massachusetts 02215, USA.

RESUMEN

Se presenta una revisión de las tendencias altitudinales y latitudinales en los mecanismos de polinización en la zona andina (alpina) de los Andes templados de Sudamérica en relación con los eventos biogeográficos más importantes que condujeron al desarrollo de las comunidades vegetales sobre el límite arbóreo (límite del bosque).

Para los Andes de Chile central, los principales grupos de polinizadores bióticos son Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera. La riqueza de especies en cada uno de estos grupos de insectos disminuye con la altitud, pero de manera desigual. Consecuentemente, la melitofilia es progresivamente reemplazada por miofilia y psicofilia a mayores alturas en un gradiente altitudinal. La sustitución altitudinal de Hymenoptera por Diptera y Lepidoptera refleja diferencias en las modalidades de termorregulación en los insectos. Como es predecible de las diferencias en la adaptabilidad de los insectos al ambiente de altura, la miofilia y la psicofilia son más frecuentes en los géneros más antiguos de la flora andina.

La similitud en los períodos de floración, en especies de polinizadores y en especies de plantas visitadas por ellos, es mayor en los sectores más altos o históricamente más recientes y ecológicamente menos maduros, de la zona andina. Este fenómeno se mantiene al comparar la zona andina con una comunidad mediterránea más antigua, de edad terciaria, situada bajo el límite arbóreo. Las relaciones de sobreposición determinan que la posibilidad de la transferencia interespecífica de polen aumente con la altitud.

La anemofilia aumenta en importancia en las regiones áridas de la vertiente occidental y oriental de los Andes templados y nuevamente en las latitudes australes. En los sectores áridos, la abundante anemofilia podría ser el resultado de una menor disponibilidad de polinizadores en las formaciones vegetacionales más antiguas que se diferenciaron en el terciario a menores altitudes de la zona andina, como consecuencia de cambios mundiales en el clima y de los efectos locales del levantamiento andino, y las cuales eventualmente aportaron los precursores de la biota andina. En el sector austral de los Andes, al sur del límite glacial, el aumento en anemofilia puede relacionarse con los efectos adversos de un régimen de precipitaciones de verano sobre la actividad de insectos, y a las probables tasas más rápidas de colonización características de especies vegetales adaptadas a vectores abióticos de polinización. La proporción de colores de flores visitada por vectores especializados versus no especializados es similar para el altiplano y los Andes de Chile central. Sin embargo, hay un aumento dramático en la incidencia de colores visitados preferentemente por Diptera y Lepidoptera nocturnos en la flora andina en los Andes australes establecida recientemente a partir del inicio del postglacial.

Palabras claves: Biogeografía, sobreposición en floración y polinizadores, transferencia interespecífica de polen, coloración floral, sucesión.

ABSTRACT

Altitudinal and latitudinal trends in pollination mechanisms in the "andean (alpine) zone" of the high temperate Andes of South America are reviewed with reference to the major biogeographical events that lead to the development of plant communities above tree-line.

* Parte de este trabajo fue presentado en el Simposio "Biogeografía y Evolución de la Flora de los Andes", IV Reunión de la Sección Botánica de la Sociedad de Biología de Chile, Antumapu, Santiago, 7-10 septiembre de 1982.

** Dedicamos este trabajo a nuestra inolvidable amiga Paulina Uslar, como agradecimiento póstumo a su constante y generosa colaboración en nuestras investigaciones en los Andes chilenos.

(Recibido el 28 de julio de 1983. Aceptado el 10 de octubre de 1983).

In central Chile (2200-4100 m) the principal pollinator groups are Hymenoptera, Lepidoptera and Diptera. Species-richness in each of these insects groups decreases with altitude, but in an unequal fashion. Consequently, melittophily is progressively replaced by psychophily and myophily with increasing altitude. The altitudinal replacement of bees by flies and butterflies closely reflects differences in the modes of thermoregulation in these insects groups. As expected from differences in insect adaptability to the high altitude environment, myophily and psychophily are more frequent in older genera of the andean flora.

Overlap in flowering periods, pollinator species and in plant species visited by pollinators is greater in the higher, or historically younger and ecologically less mature sectors of the andean zone. This tendency is maintained when the andean zone is compared against an older tertiary mediterranean community below tree-line. As a consequence of these overlap relationships, the possibility for interspecific pollen-transfer increases with altitude.

Anemophily increases in importance in arid regions on both the western and eastern slopes of the temperate Andes, and again at austral latitudes. In arid sectors, abundant anemophily may be due to lower pollinator availability in the older plant formations that differentiated in the tertiary below the andean zone as a result of world climatic trends and the local effects of the Andean upheaval and which eventually provided precursors of the andean biota.

In the austral Andes, south of the pleistocene glacial limit, increase in anemophily can be related to the adverse effect of summer rainfall on insect activity and to the probable higher colonizing ability of abiotically-pollinated plant species. The distribution of flower colours pollinated by specialized versus unspecialized pollinator groups is similar in the altiplano and central Chilean Andes. However, colours preferentially visited by Diptera and nocturnal Lepidoptera increase dramatically in importance in the younger andean flora established in post-glacial times in the austral Andes.

Key words: Biogeography, flowering and pollinator overlap, interspecific pollen transfer, flower colours, succession.

INTRODUCCION

El límite altitudinal alcanzado por los elementos arbóreos en las altas montañas, o el llamado "límite arbóreo", constituye un borde muy definido entre dos ecosistemas que son fundamentalmente distintos. Al nivel del límite arbóreo, las comunidades de bosques, con su fauna característica, son reemplazadas abruptamente por la vegetación alpina abierta, con una fauna especializada, la cual está adaptada a las condiciones climáticas muy particulares del ambiente de altura, incluyendo una disminución en temperatura de aproximadamente 6.5°C por cada 1.000 m de elevación (Barry & Van Wie 1974). La altitud precisa del límite arbóreo está sujeta a considerable variación debido a diferencias en continentalidad, la exposición de valles y laderas, y la dirección de los vientos predominantes. En general, en las diferentes partes del mundo, corresponde a la isoterma de 10°-12°C de los meses de verano (Wardle 1971, 1974) y/o a temperaturas que determinan que el suelo se mantenga permanentemente congelado al nivel del sistema radical. En climas hiperáridos, en los que la aridez del suelo es un factor más limitante para el crecimiento del árbol que las bajas temperaturas, el límite arbóreo es una abstracción, que está determinado, en la práctica, por

criterios florísticos. Los factores que inciden en el límite altitudinal superior de la vegetación alpina incluyen la duración del período de crecimiento vegetativo condicionado por el número de meses del año en que el ambiente permanece libre de nieve, la disponibilidad de temperaturas diurnas dentro de los límites fisiológicos para la fotosíntesis —cerca de 0°C para las plantas vasculares (Billings 1974) hasta -10°C para algunos líquenes (Lange 1965)— y el grado de congelamiento o aridez efectiva del suelo. La importancia relativa de cada uno de estos factores es distinta al comparar climas áridos con climas de altas precipitaciones.

Los Andes de Sudamérica se ubican en el margen occidental del continente y se extienden desde la latitud 11°N en Venezuela hasta los 55°S en Tierra del Fuego, sobre una distancia de 7.000 kilómetros. Consecuentemente, la zona alpina (andina)¹ de los Andes es la única en el hemisferio sur que se desarrolla casi ininterrumpidamente desde las latitudes tropicales hasta las polares. La evolución de la flora andina ha estado íntimamente ligada a los complejos eventos geológicos que generaron el levantamiento andino y a la historia de las antiguas comunidades de angiospermas que

1 El término *zona andina* es el equivalente de *zona alpina* para los Andes.

poblaron el continente sudamericano en el cretácico y terciario. El levantamiento inicial de los Andes en el cretácico superior (Simpson 1979) fue contemporáneo con la radiación adaptativa masiva que experimentaron las angiospermas facilitada por las posibilidades de migración directa entre los continentes de Gondwana (Beck 1976). La composición de las paleofloras del cretácico superior y terciario inferior de distintas partes del mundo como el sur de Sudamérica (Romero 1978), Nueva Zelandia (Mildenhall 1980), Australia (Kemp 1978), Norteamérica (Wolfe 1980) y simulaciones climáticas efectuadas por Barron et al. (1981), indican que el clima de esta época fue más cálido que el actual, que el gradiente térmico desde las latitudes tropicales hasta las templadas fue menos pronunciado, y que el grado de estacionalidad climática habría sido relativamente bajo. Las mejores evidencias sobre la época de aparición de la zona andina propiamente tal en los Andes de Sudamérica provienen de estudios palinológicos efectuados en los Andes de Colombia (Van der Hammen et al. 1973). Estos autores datan el inicio de la flora andina a partir de los precursores de los bosques adyacentes hacia fines del plioceno y principios del cuaternario, hace unos 3-5 millones de años. Las curvas de temperatura para el terciario (en Kemp 1978) y la naturaleza de las paleofloras de la misma época demuestran que en el lapso de tiempo desde el cretácico superior hasta el plioceno, el mundo presentó una tendencia de enfriamiento. En Sudamérica este cambio de clima produjo un retroceso latitudinal en las antiguas comunidades de carácter tropical y una extensión septentrional de los bosques antárticos previamente restringidos al continente antártico y al extremo sur de Sudamérica (Arroyo et al. 1981)², resultando una marcada diferenciación latitudinal entre los potenciales precursores que eventualmente dieron origen a la biota andina templada. En el terciario superior, a partir del mioceno, el escenario para el desarrollo de las comunidades andinas en las latitudes templadas de los Andes se complicó por dos factores adicionales que

magnificaron el grado de diferenciación latitudinal de la vegetación en los sectores basales. Al sur del área de influencia de la zona de convergencia intertropical, el efecto de pantalla causado por los emergentes Andes que interceptaron las masas de aire del Pacífico provocó el desarrollo de un clima árido en la vertiente oriental de la cordillera y gradualmente los antiguos bosques tropicales fueron reemplazados por el monte (Sarmiento 1975; Solbrig 1976). En el área de influencia de la zona de convergencia intertropical, los Andes interceptan las precipitaciones provenientes del noreste. Esto, conjuntamente con el enfriamiento de las masas de aire del Pacífico por la corriente fría de Humboldt, condicionó el desarrollo de un clima desértico a lo largo de la costa del norte de Chile y sur de Perú y trajo como consecuencia la paulatina sustitución de las antiguas comunidades tropicales de las latitudes correspondientes en la vertiente occidental de la cordillera, por un matorral semidesértico pobre en especies, o por el desierto absoluto (Villagrán et al. 1981; Arroyo et al. 1982a; Villagrán et al. 1982). Las diferentes formaciones vegetacionales que habrían poblado las vertientes orientales y occidentales de los Andes templados en la época correspondiente al desarrollo de la zona andina y que habrían contribuido directamente a la evolución de la biota andina se muestran esquemáticamente en la Fig. 1.

Cada grupo de plantas que ha ocupado la tierra presenta un conjunto de atributos que le ha permitido explotar una zona ecológica previamente no ocupada por otros grupos o bien le ha conferido mayor éxito que su antecesor. Una de las características asociadas al éxito de las angiospermas es su posesión de sistemas bióticos de polinización altamente eficientes (Baker & Hurd 1968, Regal 1977) que se desarrollaron en coevolución con distintos grupos de animales. La adaptabilidad de los sistemas bióticos de polinización depende, en primera instancia, de la disponibilidad de vectores de polinización en el medio. En lo referente al desarrollo histórico de la flora andina en las diferentes latitudes de los Andes, la evolución de las comunidades andinas de polinizadores debería haber estado afectada directamente por la composición y abundancia de las entomofaunas de las distintas formaciones vegetacionales que se muestran en la Fig. 1, determinadas

2 Arroyo, MT Kalin, C. Villagrán, A. Troncoso & E. Romero (1981). A historical prospective on biological interchange between New Zealand and Chile. XIII International Botanical Congress, Sydney, Australia, Abstracts: 198.

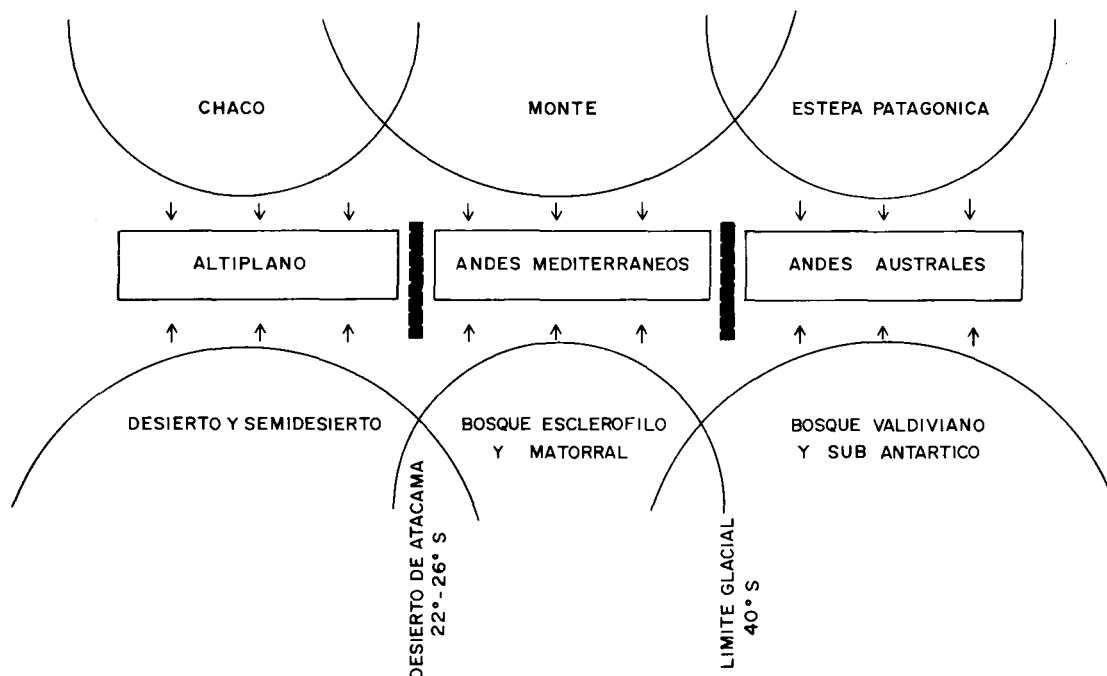


Fig. 1: Esquema simplificado de las principales formaciones vegetacionales (círculos) adyacentes a la zona andina (rectángulos) a lo largo de la cordillera de los Andes, desde la latitud 17°S hasta 55°S. Las barras negras corresponden a las barreras biogeográficas señaladas por Simpson (1979).

Simplified scheme of the principal vegetation types subtending the andean zone along the Andes from latitude 17°S to 55°S. The black bars refer to biogeographical barriers given in Simpson (1979).

por las posibilidades de migración a lo largo de la zona andina y por las condiciones climáticas particulares a cada latitud. Un primer objetivo de este trabajo es evaluar el efecto de los factores históricos en los sistemas de polinización a diferentes latitudes de la zona andina de los Andes templados. El funcionamiento de un sistema biótico de polinización, por otra parte, está sujeto a la existencia de acoplamiento entre los períodos de floración de las plantas y de los de la actividad de los polinizadores, y a la disponibilidad de recursos florales suficientes para mantener las poblaciones de ellos (Heinrich 1974). La magnitud de los requerimientos energéticos de muchos polinizadores es directamente afectada por la temperatura ambiental (Heinrich 1975a). Tomando en cuenta la disminución térmica de 6.5° C por cada 1.000 m en las montañas templadas (Barry & Van Wie 1974), es predecible que, además de variación latitudinal, también existiría variación altitudinal en los mecanismos de polinización empleados por las especies vegetales de la flora andina.

Más específicamente, en este trabajo resumimos nuestros conocimientos, hasta la fecha, de los sistemas de polinización que están presentes en diferentes niveles altitudinales en la zona andina en Chile central. Se discuten tendencias latitudinales en la incidencia de anemofilia y en la coloración floral dentro del marco biogeográfico que ha sido planteado. Finalmente, comparamos niveles de sobreposición de los períodos de floración y del uso de los vectores de polinización a lo largo de un gradiente altitudinal. Los datos referentes a cambios altitudinales en los mecanismos de polinización han sido publicados in extenso en Arroyo et al (1982b), no así la información sobre diferencias altitudinales en los niveles de sobreposición y de variación latitudinal en la anemofilia y coloración floral. Las localidades consideradas en el trabajo están señaladas en la Fig. 2.

Mecanismos de polinización en la zona andina en Chile central

Los mecanismos de polinización que caracterizan la flora andina del sector

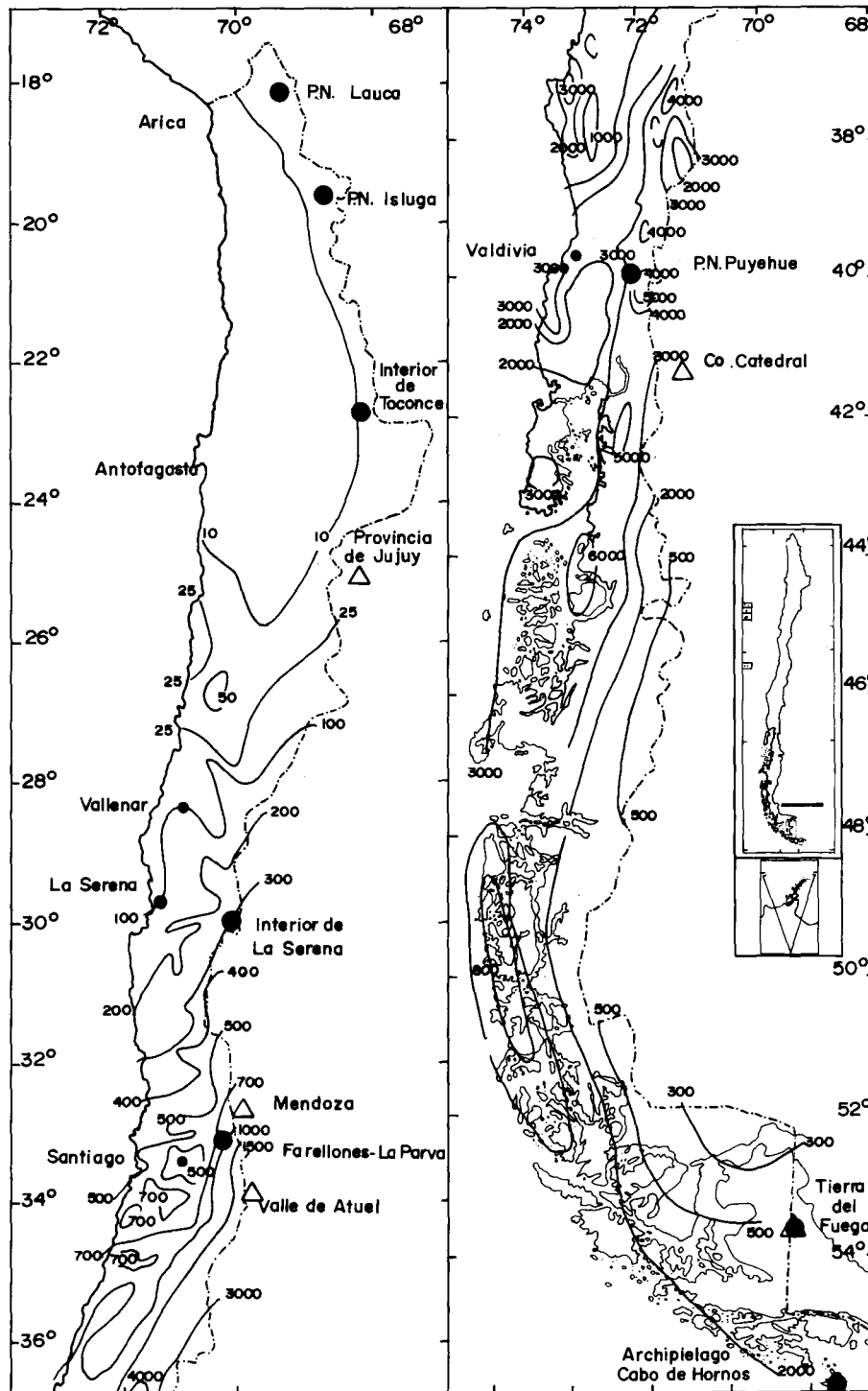


Fig. 2: Ubicación de las localidades consideradas en este trabajo. Se muestra la distribución de las precipitaciones medias anuales (tomado de Huber 1975). Vertiente occidental (círculos); vertiente oriental (triángulos).

Localities considered in this study. Mean annual precipitation (from Huber 1975) is also shown. Western side of the Andes (circles); eastern side (triangles).

mediterráneo de los Andes de Chile han sido detectados a partir de observaciones efectuadas en una sucesión altitudinal de cuatro pisos de vegetación en el área de Farellones - Cerro La Parva (33°S) entre 2.000-4.100 m (matorral subandino, 2.200-2.600 m; comunidades de cojines, 2.700-3.100 m; subnival inferior, 3.200-3.600 m; subnival superior, 3.700-4.100 m). Al considerar todo el conjunto de la flora andina de la latitud 33°S, independiente de su ubicación en los pisos individuales de la vegetación, se estima que un 17% es polinizado por medio del viento. Las especies anemofílicas incluyen Gramineae, Juncaceae, Cyperaceae, Chenopodiaceae, dos especies de *Senecio* (Compositae), dos especies de *Nastanthus* (Calyceraceae) y algunas especies de Rosaceae. No hay evidencia de la evolución de anemofilia en géneros que primitivamente son entomofílicos, excepto en *Senecio*. Un porcentaje muy alto en la flora (Tabla 1) depende para su polinización de agentes bióticos, principalmente insectos. De 131 especies observadas, Hymenoptera (melitofilia) poliniza un 50%, Diptera (miofilia) un 46% y Lepidoptera (psicofilia) un 27%. Coleoptera y Trochilidae tienen poca importancia como polinizadores en la zona andina de Chile central. Las relaciones establecidas entre planta y polinizador son de naturaleza diversa. Por un lado existen géneros, tales como *Adesmia*, *Astragalus* (Leguminosae), *Calceolaria* (Scrophulariaceae), *Loasa*, *Scyphanthus* (Loasaceae), *Phacelia* (Hydrophyllaceae), *Schizanthus*, *Salpiglossis*, *Solanum* (Solanaceae), *Malesherbia* (Malesherbiaceae), *Sisyrinchium*

(Iridaceae), *Stachys* (Labiatae), *Valeriana* (Valerianaceae), *Azorella*, *Asteriscium*, *Bowlesia*, *Laretia*, *Mulinum*, *Pozoa*, *Sanicula* (Umbelliferae), *Cerastium* (Caryophyllaceae), *Junellia* (Verbenaceae), *Oreopolus* (Rubiaceae) y *Viola* (Violaceae) en que todas las especies son visitadas por una clase de vector. Por otra parte, en muchos otros géneros, varias clases de polinizadores intervienen en la polinización, tales como en *Nassauvia*, *Chaetanthera*, *Senecio* (Compositae), *Anarthrophyllum* (Leguminosae), *Oxalis* (Oxalidaceae), *Tropaeolum* (Tropaeolaceae). Finalmente se encuentra en un alto porcentaje de la flora andina la utilización de más de una clase de vector de polinización al nivel de la especie (Arroyo et al. 1982b). Las únicas especies polinizadas por Trochilidae en la zona andina en Chile central son *Hippeastrum bicolor* (R. et P.) Baker (Amaryllidaceae) y *Caio-phora coronata* (Gill. ex Arn.) H. et A. (Loasaceae). En general, el número de órdenes de especies de polinizadores que visitan las plantas disminuye al subir el gradiente altitudinal (Fig. 3).

En lo que respecta a los grupos de polinizadores, la presencia de 57 especies de Hymenoptera derivadas de 30 géneros y distribuidas en un total de 9 familias es especialmente notoria. Esta alta diversidad de Hymenoptera estaría, por un lado, relacionada con las condiciones climáticas particulares de la zona mediterránea, que por lo general son ideales para la actividad de esos insectos (Michener 1979) y por otro, con la riqueza de este grupo en las comunidades mediterráneas adyacentes a la zona andina que habrían sido fuentes de colonización a partir de la emergencia de

TABLA 1

Mecanismos de polinización de 131 especies de la zona andina (2.200-4.100 m. s.n.m.) en la cordillera de los Andes, latitud 33°S en Chile. No se incluyen especies anemofílicas y autógamas no visitadas por vectores bióticos (tomado de Arroyo et al. 1982b).

Pollination mechanisms in 131 andean species (2200-4100 m) in the Chilean Andes, latitude 33°S. Anemophilous and autogamous species not visited by biotic pollinators are excluded (from Arroyo et al. 1982b).

Vector de Polinización	Nº especies	Porcentaje*
Hymenoptera	66	50.38
Diptera	60	45.80
Lepidoptera (diurnos)	31	23.66
Coleoptera	5	3.82
Lepidoptera (nocturnos)	4	3.05
Trochilidae	2	1.53

* La suma de los porcentajes excede 100, dado que algunas especies son polinizadas por más de una clase de vector.

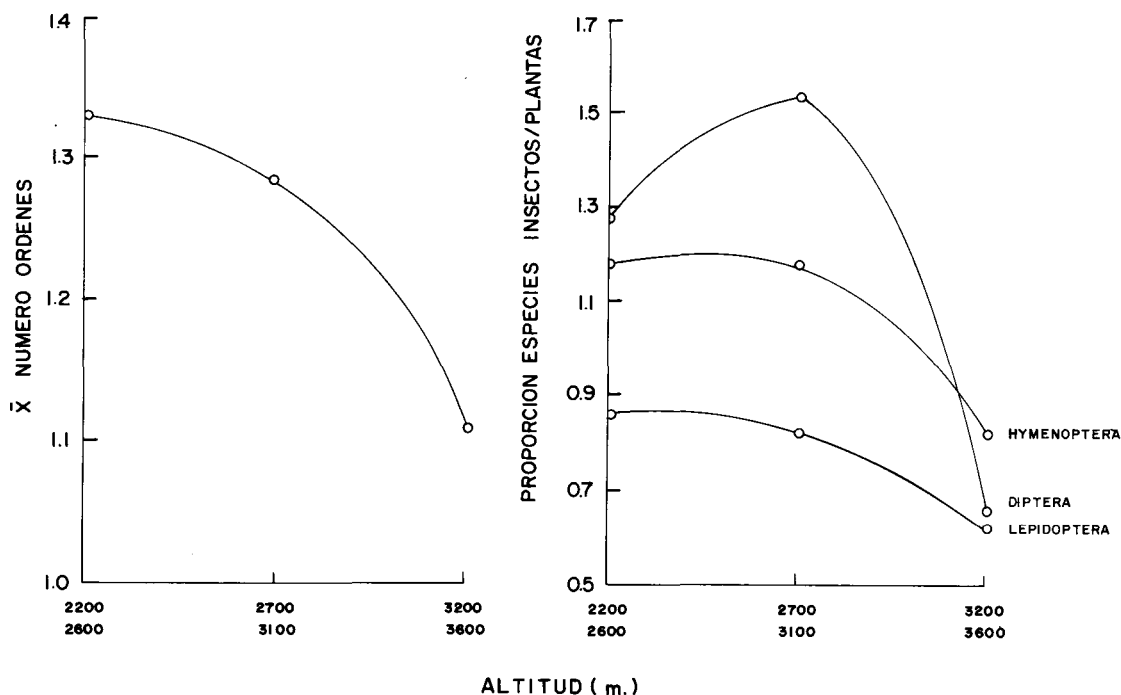


Fig 3: Promedio de número de órdenes de polinizadores por especie y el número promedio de especies de polinizadores por planta a diferentes alturas en la zona andina de Chile central (33°S), según vectores de polinización.

Mean number of insect orders and mean number of species of pollinators per plant species at different altitudes in the andean zone in central Chile (33°S), according to pollination mechanism.

los Andes en el plioceno y cuaternario. La noción de que el sector mediterráneo de los Andes chilenos soporta una mayor diversidad de Hymenoptera que otros lugares está corroborada por una comparación de nuestros datos con información disponible para otras latitudes. Moldenke (1976) en un estudio comparativo de la riqueza de abejas en las zonas alpinas de Chile y California-Washington, cita un total de 65 especies para los Andes de Chile central y sur. Sabemos que los límites geográficos septentrionales de la mayoría de las especies de abejas de la zona andina presentes a los 33°S no sobrepasan en general los 38°S (Arroyo datos no publicados); por lo tanto se puede deducir que la zona andina del sector mediterráneo de Chile debería soportar una fauna mucho más rica en abejas que la de los Andes del sur.

A pesar de la alta diversidad de Hymenoptera y del hecho que la melitofilia es el modo de polinización más frecuente en la zona andina, una comparación de la incidencia de polinización por Hymenop-

tera, Diptera y Lepidoptera en los diferentes pisos de vegetación (Fig. 4) revela que la importancia relativa de cada uno de los diferentes mecanismos de polinización cambia con la altitud y que, en gran medida, la melitofilia está restringida a los pisos inferiores de la zona andina. Unas 52 especies de Hymenoptera en el matorral subandino (2.200-2.600 m) visitan más del 60% de las especies entomofílicas. Al subir el gradiente altitudinal, decrece abruptamente la riqueza de Hymenoptera, quedando sólo 5 especies en la zona subnival inferior (3.200-3.600 m) y ninguna en la zona subnival superior (3.700-4.100 m). Paralela a esta disminución en Hymenoptera, la proporción de especies melitofílicas es menos de 20% en la zona subnival inferior y 0% en la zona subnival superior sobre los 3.700 m. También se observa disminución en la riqueza de especies de Diptera y Lepidoptera a mayores alturas (Fig. 4); sin embargo, el efecto de la altura es menos drástico en estos dos grupos de insectos y los descensos resultantes son más paulatinos. Frente a las diferencias alti-

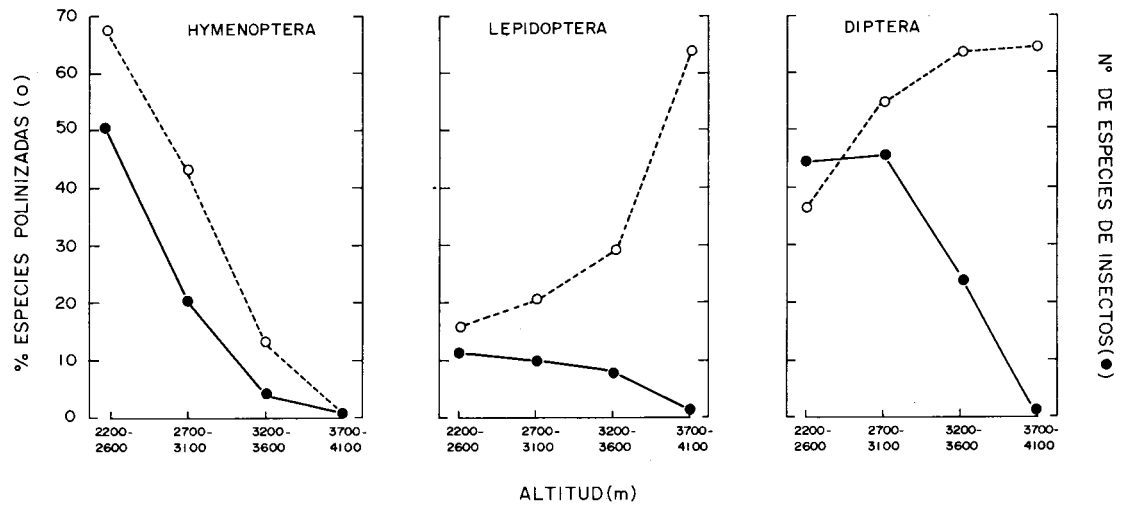


Fig. 4: Porcentajes de especies de plantas polinizadas por Hymenoptera, Lepidoptera (diurnos) y Diptera (círculos abiertos) y el número de especies de polinizadores en cada orden de insectos (círculos negros) en el matorral subandino (2.200-2.600 m), comunidades de plantas en cojín (2.700-3.100 m), piso subnival inferior (3.200-3.600 m) y piso subnival superior (3.700-4.100 m) en la cordillera de los Andes en Chile central (33°S). Los datos para el intervalo 2.200-3.600 m son tomados de Arroyo et al. (1982b). Los datos para el intervalo 3.700-4.100 m son preliminares.

Percentages of plant species pollinated by Hymenoptera, Lepidoptera (diurnal) and Diptera (open circles) and the number of species of pollinators in each insect order (black circles) in subandean scrub (2200-2600 m), cushion plant communities (2700-3100 m), lower subnival (3200-3600 m) and upper subnival (3700-4100 m) in the Andes of central Chile (33°S). Data for 2200-3600 m from Arroyo et al. (1982b). Data from 3700-4100 m are preliminary.

tudinales en la abundancia relativa de Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera las proporciones de especies de plantas que dependen de los dos últimos para la polinización, en contraste con lo encontrado con Hymenoptera, aumentan progresivamente con la altitud hasta que la miofilia y la psicofilia pasan a ser los únicos mecanismos de polinización presentes. Creemos que los cambios altitudinales en la importancia relativa de los diferentes mecanismos de polinización biótica que se registran claramente en los Andes de Chile central y en otras regiones del mundo (por ejemplo: Himalayas; Mani 1962, 1968), se derivan de ciertas características conductuales y ecofisiológicas de los grupos de polinizadores. Está bien establecido que Hymenoptera (Heinrich 1975b), Lepidoptera (Heinrich 1972) y Diptera (Heinrich & Pantle 1975) deberían elevar considerablemente sus temperaturas torácicas por encima de la ambiental para realizar el vuelo. La T_{th} (temperatura torácica) que algunos Hymenoptera deberían alcanzar para realizar el vuelo está en el rango de 36-45°C; para Diptera (Syrphidae),

entre 26-32°C (Heinrich & Pantle 1975); y para algunos Lepidoptera (Watt 1968) de más de 30°C. Las temperaturas ambientales de verano durante las horas de actividad de insectos en la zona andina de los Andes de Chile central, en general, son inferiores a estos valores, especialmente a mayores altitudes donde se han registrado valores diurnos de hasta 4°C; esto significa que todos los grupos de insectos que intervienen en la polinización deberían estar recurriendo a una u otra forma de termorregulación. Hymenoptera mantiene sus temperaturas torácicas altas mediante la endotermia activa, lo que implica que a lo largo de un gradiente altitudinal, el desgaste de energía en termorregulación sería progresivamente más alto a mayores altitudes. Watt (1969) y Kevan (1975) han mostrado que, en contraste con Hymenoptera, los órdenes Lepidoptera y Diptera, respectivamente, pueden mantener las altas temperaturas torácicas necesarias para el vuelo por medio de la endotermia pasiva. Existiendo esta posibilidad, frente a un descenso en la temperatura, el desgaste activo de energía en termorregula-

ción debería ser menor en estos últimos grupos y ellos deberían estar mejor preadaptados para colonizar el ambiente de altura que Hymenoptera (Arroyo et al. 1982b).

Las diferencias en la adaptabilidad de los diferentes grupos de polinizadores al ambiente de altura generan varias preguntas que son directamente relevantes en la búsqueda de factores que han influido sobre la evolución de la flora andina y la integración de sus comunidades. Si Diptera y Lepidoptera están mejores preadaptados a las condiciones de altura que Hymenoptera, se debería formular la pregunta de si acaso los aumentos altitudinales en la incidencia de miofilia y psicofilia en los Andes de Chile central se deben a la restricción de las especies melitofílicas de mayores altitudes o alternatively a un aumento real en el número de taxa adaptadas a Diptera y Lepidoptera, debido a cambios en el sistema de polinización, de una clase de vector a otra. Conocemos tres ejemplos del último fenómeno y sospechamos que estudios más detallados revelarán más casos en otros géneros. Las poblaciones de *Tropaeolum polyphyllum* Cav. (Tropaeolaceae) que se encuentran entre 2.000-3.000 m presentan flores amarillas claras que son polinizadas exclusivamente por Hymenoptera. Las poblaciones que habitan sobre 3.000 m tienen flores anaranjadas que son visitadas tanto por Hymenoptera como por Lepidoptera, lo que sugiere la diferenciación de una raza de altura en transición de melitofilia a psicofilia. Las especies del género *Nassauvia* (Compositae) que se encuentran en el matorral subandino y en las comunidades de cojines presentan flores blancas, visitadas exclusivamente por Diptera. En cambio, *Nassauvia lagascae* (D. Don) Meigen, distribuida sobre los 3.000 m tiene flores rosadas que son visitadas tanto por Diptera como por Lepidoptera, sugiriendo nuevamente un caso de transición de miofilia hacia psicofilia. Finalmente, las especies de *Calandrinia* (Portulacaceae) que viven en la zona de matorral subandino son visitadas principalmente por Hymenoptera, mientras que otras especies (*C. picta* Gill. ex Arn., *C. sericea* H. et A., *C. caespitosa* Gill. ex Arn. y *C. dianthoides* Phil.) son polinizadas exclusivamente por Diptera. En algunos casos, los pigmentos purpúreos que caracterizan la mayoría de las especies melitofílicas del género *Calandrinia* han sido elimi-

nadas de las flores en especies de mayor altitud.

La segunda pregunta que se puede postular con respecto a las diferencias en la adaptabilidad de los grupos de insectos polinizadores al ambiente de altura, se refiere al desarrollo de la flora andina en la dimensión temporal. Concluir que Diptera y Lepidoptera están mejor preadaptados al ambiente de altura es igual que decir que Hymenoptera requerirá más tiempo para colonizar zonas frías que estos dos grupos. Por lo tanto entre los precursores de la flora andina en las antiguas comunidades terciarias, los taxa adaptados a los últimos grupos de polinizadores habrían colonizado la zona andina en su fase inicial de desarrollo con más facilidad que aquellos adaptados a Hymenoptera. Si nuestra hipótesis es correcta, la miofilia y la psicofilia deberían ser más abundantes en los géneros más antiguos de la flora andina.

Para comprobar esta hipótesis, es necesario definir un criterio que nos permita calificar la edad evolutiva de los actuales componentes de la flora andina. Un criterio de antigüedad que podría ser usado es el grado de diferenciación de los taxa de la zona andina con respecto a sus precursores asumiendo que la mayoría de éstos, en última instancia, pertenecen a los sectores basales de los Andes. Utilizando este criterio, los géneros endémicos de la zona andina (taxa altamente diferenciados de sus precursores) serían más antiguos que aquellos que también se distribuyen a menores altitudes en una o dos de las vertientes de los Andes (taxa andinos poco diferenciados de sus precursores). En la Fig. 5 se compara la incidencia de los tipos de polinización en los géneros antiguos y en los que habrían llegado a la zona andina más recientemente. Corroborando nuestra predicción, la miofilia es mucho más frecuente en los géneros antiguos, mientras que la melitofilia lo es en los recientes. Psicofilia es ligeramente más frecuente en los géneros antiguos. Las diferencias en la incidencia de los tres mecanismos de polinización comparados con los dos grupos de géneros son significativas ($X^2 = 16.01$; $P < 0.005$) cuando se plantea la hipótesis nula de que la incidencia de los mecanismos de polinización no es contingente a la edad de los taxa.

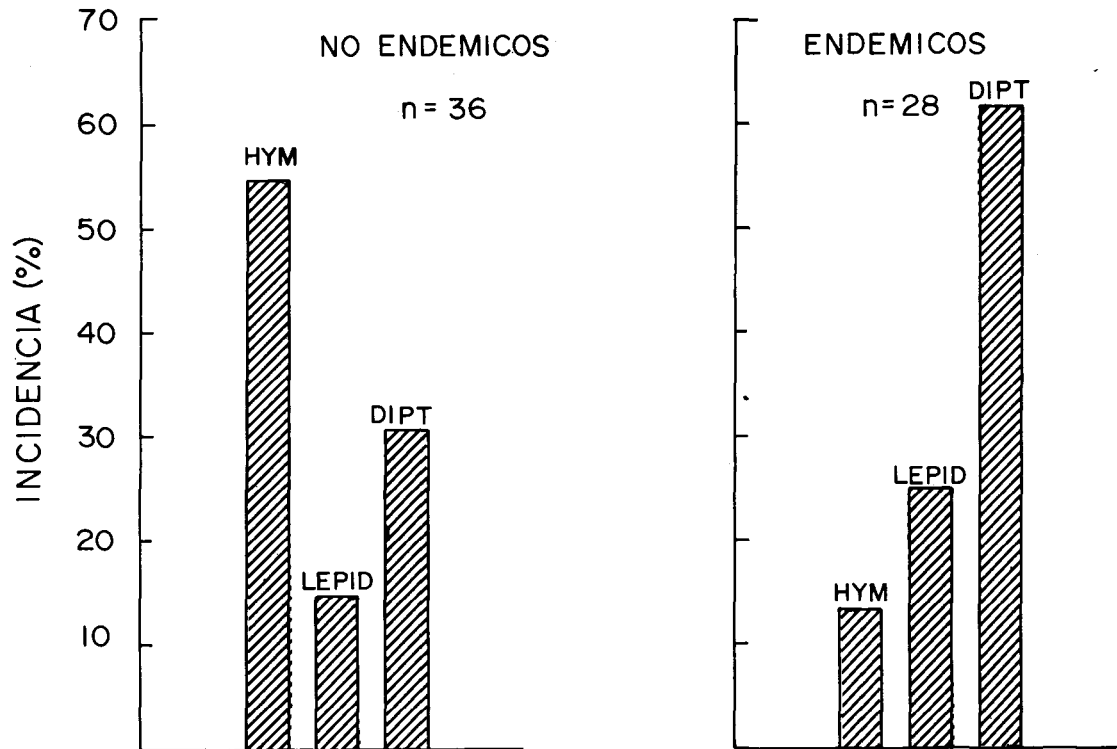


Fig. 5: Incidencia de melitofilia (Hym), psicofilia (Lepid) y miofilia (Dipt) en los géneros endémicos y no endémicos de la zona andina en Chile central (33°S).

Incidence of melittophily (Hym), psychophily (Lepid) and myophily (Dipt) in genera in the Andes of central Chile (33°S) endemic and non-endemic to the andean zone.

Similitud en vectores de polinización y en períodos de floración en la zona andina de Chile central

Un resultado esperado de la competencia por un recurso utilizado simultáneamente por dos o más especies, o de su uso ineficiente por ambas especies, es la evolución de patrones de explotación que disminuyen el grado de competencia por el recurso, o permiten un uso más eficiente de él. El desarrollo de respuestas coevolutivas depende de presiones selectivas bióticas, suficientemente consistentes en el tiempo (Parrish & Bazzaz 1979), de lo cual se puede deducir que el grado de coevolución será mayor en comunidades más antiguas comparadas con otras recientemente establecidas. Además, frente al mayor valor selectivo de tolerancias amplias, en ambientes donde los factores físicos y bióticos son impredecibles (MacArthur & Wilson 1967), el nivel de coevolución, ecológicamente tolerable, será mayor en ambientes caracterizados por una historia estable.

Se ha argumentado en varias oportunidades en este trabajo que la mayoría de los taxa de la flora andina actual se habría diferenciado de antecesores pertenecientes a las comunidades basales de ambas vertientes de los Andes. Si se toma en cuenta que la dirección prevalente de colonización ha sido de menor a mayor altitud, las especies presentes en las comunidades vegetales más bajas en la zona andina, deberían pertenecer a géneros que han colonizado la zona andina a lo largo de un amplio rango de tiempo (comprendido entre el plioceno y el presente). En cambio, la mayoría de las especies de plantas que han podido colonizar exitosamente las mayores altitudes de la zona andina habrían llegado recientemente y, por lo tanto, las comunidades más altas serían de menor edad, y menos maduras ecológicamente, que aquellas que coinciden con el límite arbóreo. Las comunidades andinas que existen cerca del límite del bosque difieren de aquellas que existen cerca del límite superior de la vegetación en otro aspecto importante:

el clima estival es mucho menos predecible a mayores alturas. Dada la combinación de estos factores, es comprensible que se hubiera alcanzado un más alto nivel de coevolución en las comunidades andinas cercanas al límite arbóreo que en aquellas cercanas al límite superior de la vegetación.

Desde una perspectiva ecológica, los organismos que intervienen en el proceso de polinización biótica pueden considerarse como un recurso utilizado por las especies vegetales. A la inversa, las especies de plantas, por la producción de néctar y otras sustancias que satisfacen los requerimientos energéticos de los polinizadores, pueden visualizarse como un recurso utilizado por los organismos polinizadores que estaría abierto a la competencia o a patrones de explotación ineficientes. Si el polen de dos o más especies de plantas es recolectado secuencialmente por un mismo vector, la fecundidad de cada una de las dos especies pudiera estar afectada por varios factores. La transferencia interespecífica de polen representa una disminución en el número potencial de gametos masculinos (Wasar 1978a) transferido a estigmas infraespecíficos, lo cual podría conducir a una reducción del número de gametos femeninos fecundados. Howlett et al. (1957) muestran que en flores polinizadas artificialmente con mezclas de granos de polen compatible e incompatible de la misma especie, la producción de semillas es reducida. Ellos relacionan este hecho con la síntesis de calosa en el estigma, estimulado por la presencia de granos incompatibles, la que mecánicamente impide la germinación de los compatibles. Considerando que la incompatibilidad inter e intraespecífica son similares en naturaleza (de Nettancourt 1977), el último factor podría afectar la fecundidad de especies de plantas polinizadas por el mismo vector. Finalmente, la mera presencia de granos de polen de una especie diferente en el estigma, en un espacio limitado que contiene un número restringido de sitios de germinación, podría provocar reducción en la germinación polínica. Un ejemplo de la magnitud de los efectos de la transferencia interespecífica de polen en la fecundidad se encuentra en Wasar (1978b), quien muestra que en las especies con períodos de floración parcialmente superpuestos, visitadas por los mismos vectores de polinización, hay reducción de la fecundidad del orden de 30-40% en aquellos individuos que flore-

cen en el período de floración superpuesta, con respecto a los que lo hacen fuera de ese período.

Los efectos deletéreos de transferencia interespecífica de polen son evitados en distintas situaciones: primero, cuando hay segregación estacional de los períodos de floración en las especies que comparten los mismos vectores de polinización; cuando las horas de antesis son mutuamente excluyentes; o cuando las dos especies divergen en cuanto a características florales: en la última situación es probable que los vectores compartidos exhiban un mayor grado de constancia floral en sus actividades de cosecha, o que conjuntos de ellos, mutuamente excluyentes, se adapten a cada una de las especies (Wasar 1978a, b).

Se puede obtener una primera aproximación del grado de diferenciación en los períodos de floración y en la utilización de vectores de polinización en las comunidades más antiguas y climáticamente más estables de la zona andina, al hacer una comparación de niveles de superposición de floración y del grado de similitud de los vectores de polinización en diferentes niveles altitudinales en la zona andina. Con este propósito, hemos utilizado el índice de similitud $S_{ij} = 2a/b+c$ (Sørensen 1948) para calcular similitud entre los pares de especies i, j . Para similitud o superposición en floración, a es el número de fechas de floración común a las especies i, j ; b y c son los números totales de fechas de floración de las especies j e i , respectivamente. Para superposición en polinizadores, a es el número de polinizadores común a las especies i, j ; b y c son los números totales de polinizadores de las especies j e i , respectivamente. Para superposición en especies de plantas visitadas, a es el número de especies de plantas visitadas por ambos polinizadores i y j ; b y c son los números totales de especies de plantas visitadas por los polinizadores j e i , respectivamente.

Las relaciones de superposición pueden categorizarse de la siguiente manera: 1) pares de especies que se superponen tanto en sus períodos de floración como en sus vectores de polinización empleados; 2) pares de especies que se superponen únicamente en los vectores de polinización empleados; 3) pares de especies que se superponen únicamente en sus períodos de floración; y 4) pares de especies que no se superponen

en sus períodos de floración, ni en los vectores de polinización empleados.

La Fig. 6a muestra la tendencia general en el grado de similitud de los períodos de floración en diferentes intervalos a lo largo del gradiente altitudinal en la zona andina de Chile central. Adicionalmente se incluyen datos de un bosque de *Kageneckia angustifolia* D. Don ubicado a 1.800-1.900 m en la misma zona, el cual es representativo de la antigua vegetación terciaria de las latitudes mediterráneas de Chile (Schmidt-hüsen 1956). En la zona andina propiamente tal se observa una clara tendencia a la sobreposición en la floración a mayor altitud, y al comparar la zona andina con el bosque de *K. angustifolia*, el nivel de sobreposición en la floración es menor en la comunidad más antigua. Las tendencias en la similitud en los vectores de polinización y en las especies de plantas visitadas por ellos (Fig. 6b, c) (especies melitofílicas solamente) son paralelas a las encontradas para la floración, con los niveles de sobreposición más bajos en el bosque de *K. angustifolia*, y más altos en

los pisos superiores de la vegetación andina; es decir, nuevamente se encuentra una estrecha relación entre la edad relativa de la comunidad y el nivel de sobreposición. Asumiendo que las tasas de colonización de la zona andina han sido aproximadamente iguales a lo largo del tiempo, los puntos equidistantes en las curvas de la Fig. 6a-c representaron intervalos temporales de igual duración. Las formas de las curvas estarían indicando que las tasas de coevolución han sido más rápidas en la fase inicial del desarrollo de las comunidades andinas y, además, que este último fenómeno ha sido más pronunciado en el desarrollo de las relaciones de especificidad entre planta/polinizador que en la estructuración de los patrones de floración. También es interesante que los grados de sobreposición en polinizadores y especies de plantas visitadas son menores que los encontrados en floración en cada nivel altitudinal. Esta diferencia sería un reflejo de las limitadas posibilidades de desplazamiento en la floración de las comunidades andinas, dado que ciertos factores climá-

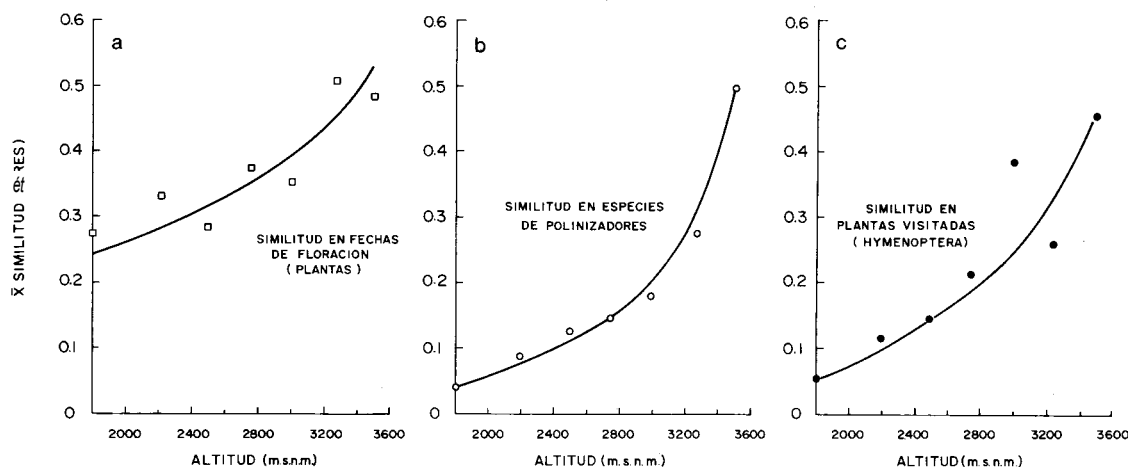


Fig. 6: Variación altitudinal en similitud de períodos de floración (flora total), en vectores de polinización en especies melitofílicas, y en especies de plantas visitadas por Hymenoptera en los Andes de Chile central (33°S). Cada punto es el promedio de los coeficientes de similitud (S_{ij}) establecidos para todos los pares posibles de especies de cada intervalo de altura considerado. Los índices de similitud para los períodos de floración fueron calculados de los datos fenológicos reportados en Arroyo et al. (1981), y los de similitud de vectores de polinización en plantas visitadas de datos publicados en Arroyo et al. (1982b) y datos adicionales, no publicados (2.200-3.600 m). Los índices de similitud para el intervalo 1.800-1.900 m fueron calculados de datos reportados en Uslar (1982).

Altitudinal variation in similarity in flowering periods (total flora), pollination vectors (melittophilous species) and in plant species visited by Hymenoptera in the Andes of central Chile (33°S). Each point is the average of pairwise comparisons for the altitudinal interval indicated. Similarity indices for flowering periods were calculated from phenological data in Arroyo et al. (1981). Similarity indices for pollination vectors and plants visited by melittophilous species between 2200-3600 m were calculated from Arroyo et al. (1982b) and additional unpublished data. Similarity indices for 1800-1900 m were calculated from data reported in Uslar (1982).

ticos, como la duración de las nieves invernales, restringen el período total de floración a pocos meses en el año (Arroyo et al. 1981).

En la Fig. 7 las diferentes situaciones de sobreposición están agrupadas según la posibilidad (situación 1) o la no posibilidad (situaciones 2, 3 y 4) de la transferencia interespecífica de polen.

El efecto combinado de las tendencias de sobreposición en floración y en vectores de polinización determina que las posibilidades de la transferencia interespecífica de polen sean muy reducidas en las comunidades más antiguas (Fig. 7). Los patrones fenológicos y las relaciones de especificidad en polinizadores en el bosque de *Kageneckia angustifolia*, la comunidad de mayor edad, hacen que la polinización interespecífica y sus efectos deletéreos estén restringidos a menos del 10% de los pares de especies. Por el contrario, la transferencia interespecífica de polen es posible en más del 60% de los pares de especies cerca del límite superior de la vegetación en la zona subnival. En el matorral subandino, la posibilidad de la transferencia interespecífica está restringida a menos del 30% de los pares de especies; en otras palabras, sólo un 20% más que en el bosque de *Kageneckia angustifolia* está sujeto a la polinización interespecífica, en circunstancias que

la vegetación del matorral subandino es mucho más reciente que el bosque. La explicación más razonable para la similitud de estos valores es que las especies melitofílicas son probablemente elementos relativamente recientes dentro del ámbito del bosque de *Kageneckia angustifolia* y que habrían existido en abundancia en esta comunidad solamente a partir del terciario superior, paralela a la evolución del clima mediterráneo y del desarrollo del bosque esclerófilo más abierto (Solbrig 1976).

Variación latitudinal de los mecanismos de polinización en los Andes templados

La adaptabilidad de los distintos grupos de organismos polinizadores y la composición y riqueza de la entomofauna de las comunidades mediterráneas situadas a menor altitud que la zona andina, han sido consideradas como factores determinantes del espectro de mecanismos de polinización biótica en los Andes de Chile central. A otras latitudes en los Andes templados, la incidencia relativa de la polinización biótica versus la abiótica, y el espectro de mecanismos de la primera, también deben guardar cierta relación con la composición y abundancia de insectos en las distintas comunidades que existen en los sectores basales de los Andes. Hasta la fecha no disponíamos de información sobre los mecanismos bióticos de polinización a latitudes distintas de 33°S en los Andes. Sin embargo, se puede llegar a ciertas predicciones para otras latitudes basándose en las relaciones existentes entre la coloración floral y las preferencias de color de los diferentes grupos de polinizadores. En la Tabla 2 se muestran las asociaciones entre colores y los diferentes grupos de polinizadores en los Andes de Chile central. Los resultados de este análisis son muy concordantes con las generalizaciones dadas en la literatura en numerosas ocasiones: las flores que reflejan el azul son visitadas preferentemente por Hymenoptera (Kevan 1978); las amarillas son visitadas por un amplio espectro de insectos, pero más frecuentemente por Lepidoptera e Hymenoptera (Valentine 1975); las flores blancas y verdes son visitadas en gran medida por Diptera y Lepidoptera nocturnos (Faegri y van der Pijl 1979; Harbourn 1977); Trochilidae visitan flores rojas y blancas (Raven 1972).

En la Fig. 8 (ver Tabla 3 para detalles) se compara la proporción de la flora andi-

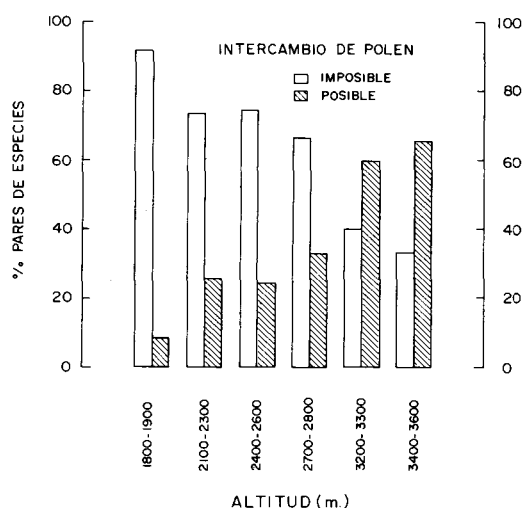


Fig. 7: Variación altitudinal de la posibilidad de transferencia interespecífica de polen en la cordillera de los Andes de Chile central (33°S). Ver texto para detalles (Especies melitofílicas).

Altitudinal variation in the possibility of interspecific pollen transfer in the Andes of central Chile (33°S). See text for details (Bee-pollinated species).

TABLA 2

Colores de flores (% especies) visitadas por cada grupo individual de polinizadores (A) y proporciones de especies con flores de un determinado color visitadas por los diferentes vectores de polinización (B) en los Andes de Chile central (33°S). Los valores en cursiva de la columna A corresponden al color más frecuentemente visitado por los respectivos grupos de insectos; los de la columna B al vector que más visita los colores respectivos. Las proporciones no suman 1.0 dado que algunas especies son visitadas por más de un tipo de vector.

Flower colours (% species) visited by each pollinator group (A) and proportions of species with flowers of a given colour visited by the different pollination vectors (B) in the Andes of central Chile (33°S). The values given in italics in column A indicate the colour most frequently visited by the insect group under consideration; those in column B indicate the pollinator group that most frequently visits a given colour. The proportions do not sum to 1.0, as some species are visited by more than one pollinator group.

Color	Azul/Violeta		Verde		Amarillo		Rosado		Rojo		Blanco	
Polinizador	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Hymenoptera	0.15	<i>0.83</i>	0	0	<i>0.54</i>	<i>0.69</i>	0.14	<i>0.50</i>	0.01	0.33	0.17	0.28
Lepidoptera	0.06	0.17	0	0	<i>0.61</i>	0.36	0.13	0.22	0	0		
Diptera	0.02	0.08	0.18	<i>0.92</i>	0.33	0.38	0.13	<i>0.44</i>	0.02	0.33	<i>0.38</i>	<i>0.59</i>
Lepidoptera (nocturnos)	0	0	<i>0.25</i>	0.08	0	0	0	0	0	0	0.75	0.08
Trochilidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0.50	0.33	0.50	0.03

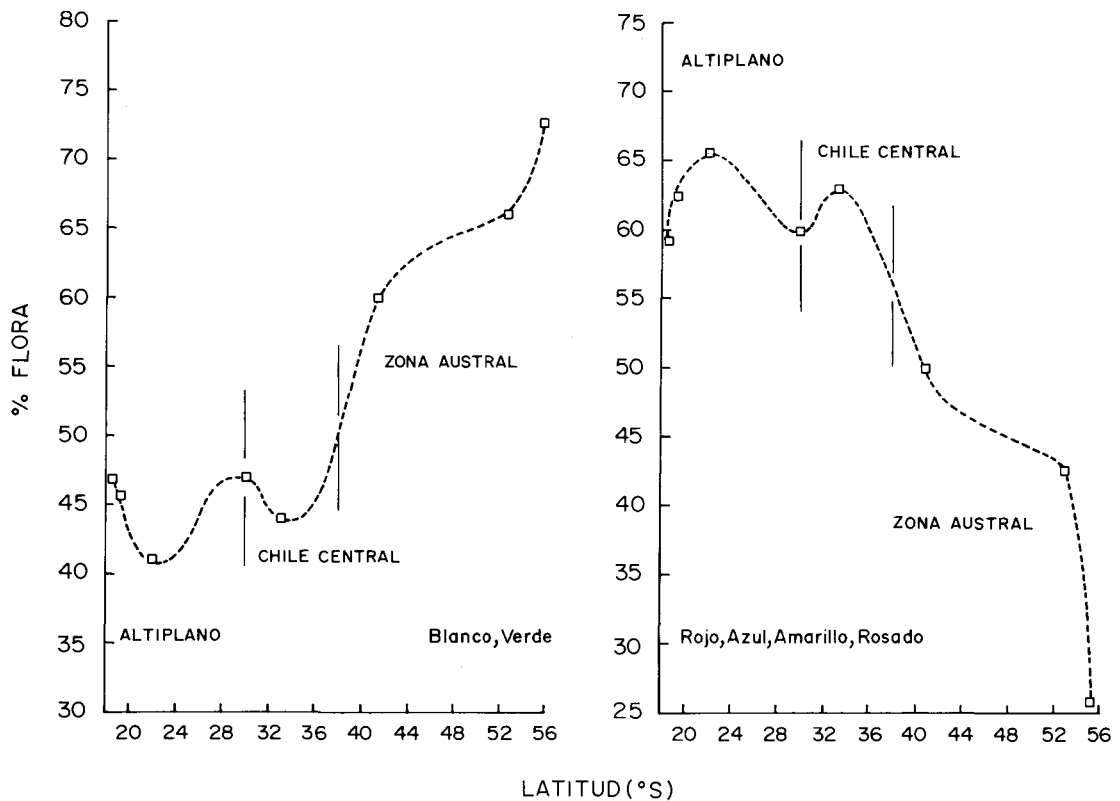


Fig. 8: Porcentajes de especies con flores blancas y verdes versus flores rojas, azules, amarillas y rosadas a diferentes latitudes en los Andes de Chile. Ver Tabla 3 para los datos originales.

Percentages of species with white and green versus red, blue, yellow and pink flowers at different latitudes in the Chilean Andes. See Table 3 for the original data.

TABLA 3

Distribución (en %) de la coloración floral en la flora andina a diferentes latitudes en los Andes de Chile. Los colores fueron determinados a base de observaciones directas, anotaciones en muestras de herbario y antecedentes de monografías y floras^a.

Flower colour distribution (% species) in the andean flora at different latitudes in the Chilean Andes. Colours were determined on the basis of direct observations, herbarium annotations and data given in monographs and floras^a.

Lugar	Latitud S	Nº Especies ^b	Porcentaje ^c					
			Azul y Violeta	Verde	Amarillo	Rosado	Rojo	Blanco
Parque Nacional Lauca (1.500 - 5.000 m)	18° - 19°	242	11.57	9.50	32.23	8.26	7.44	37.19
Parque Nacional Isluga (2.100 - 4.700 m)	19°	148	14.19	8.78	35.14	8.11	5.40	14.19
Interior de Toconce (2.000 - 4.400 m)	22°	131	14.50	12.98	38.93	6.87	5.34	29.00
Interior de La Serena (2.100 - 3.900 m)	30°	130	9.23	9.23	34.61	15.38	0.77	37.69
Farallones - La Parva (2.200 - 4.100 m)	33°	253	7.51	12.65	30.83	17.39	7.51	31.62
Parque Nacional Puyehue (1.080-ca. ~ 1.800 m)	40° - 41°	60	1.67	8.33	26.67	21.67	5.00	51.67
Tierra del Fuego (500 - 1.000 m)	52° - 55°	72	11.11	19.44	20.83	9.72	1.39	47.22
Archipiélago de Cabo de Hornos (300 - 380 m)	55°	30	3.33	16.67	16.67	6.67	0	56.67

a La fuente de datos de las floras de cada lugar se señala en la Tabla 4.

b Excluye especies anemofílicas.

c Las especies que presentan más de un color están consideradas bajo los colores respectivos. Por ello la suma de los porcentajes excede 100.

na con flores de color blanco y verde (colores visitados preferentemente por Diptera y Lepidoptera nocturnos) con las de color rojo, azul, rosado y amarillo (colores visitados más frecuentemente por vectores más avanzados) a diferentes latitudes en los Andes de Chile. No disponemos de la información correspondiente para extender este análisis a la vertiente oriental de los Andes.

Comparando los Andes de las latitudes mediterráneas con el altiplano (Fig. 8), no hay grandes diferencias en las proporciones de las dos categorías de colores. Sin embargo, al comparar localidades en las dos vertientes de una misma latitud, y en diferentes latitudes de la misma vertiente, se observa una clara tendencia a un aumento en la incidencia de anemofilia con una mayor aridez (Tabla 4, Fig. 9). Una primera manifestación de esta tendencia es evidente al comparar la anterior con la flora andina de Toconce en la vertiente occidental de los Andes adyacente al

Chaco, la que recibe abundantes precipitaciones del NE en el verano (Ruthsatz 1977). En concordancia con el gradiente de aridez en el sentido oeste-este, la incidencia de anemofilia es más alta en la vertiente oriental de los Andes mediterráneos que en la occidental. Al entrar en la zona de aridez a los 30°S, nuevamente sube la importancia de la anemofilia con respecto a las latitudes más meridionales de la zona mediterránea. Finalmente, al comparar Chile central con el altiplano, la anemofilia es 1.6 veces más frecuente en la flora andina a los 22°S, latitud que corresponde a la zona de máxima aridez en el altiplano.

En lugares de acumulación de agua, la vegetación zonal de los Andes es sustituida por formaciones hidrófilas llamadas *bofedales* en el altiplano, *vegas* en Chile central y *mallines* en los Andes australes. Los principales componentes de estas formaciones son las plantas en cojin, *Oxychloe andina* Phil., *Patosia clandestina* (Phil.) Buch.,

TABLA 4

Porcentaje de especies anemofílicas en la flora andina en diferentes latitudes en la vertiente occidental y oriental de los Andes templados. (Ver también Fig. 2).

Percentage of anemophilous species in the andean flora at different latitudes on the western and eastern sides of the temperate Andes. See also Fig. 2.

Lugar	Latitud S.	Nº Especies	Especies Anemofílicas N	%	Fuente de datos de las floras consideradas.
VERTIENTE OCCIDENTAL					
Parque Nacional Lauca (1.500 - 5.000 m), Chile	18° - 19°	378	82	21.69	Arroyo et al. (1982a) y datos no publicados.
Parque Nacional Isluga (2.100 - 4.700 m), Chile	19°	221	44	19.90	Villagrán et al., datos no publicados.
Interior de Toconce (2.000 - 4.400 m), Chile	22°	208	55	26.40	Villagrán et al. (1981) y datos no publicados
Interior de La Serena (2.100 - 3.900 m), Chile	30°	166	32	19.28	Arroyo et al., datos no publicados.
Farallones - La Parva (2.200 - 4.100 m), Chile	33°	309	51	16.50	Lista no publicada, 1983.
Parque Nacional Puyehue (1.080-ca. ~ 1.800 m), Chile	40° - 41°	81	20	24.69	Muñoz (1980) y Rive- ros, datos no publicados.
Archipiélago de Cabo de Hornos (300 - 380 m), Chile	55°	45	14	31.11	Dollenz (1980); Pisano (1980).
VERTIENTE ORIENTAL					
Provincia de Jujuy (2.000 - 5.200 m), Argentina	22° - 24°	624	143	22.91	Ruthsatz (1977).
Valle de Mendoza - Tupungato (2.300 - 4.500 m), Argentina	32° - 36°	410	86	20.97	Hauman (1918).
Valle de Atuel (2.000 - 3.800 m), Argentina	34° - 36°	370	92	24.86	Böcher et al. (1963, 1968).
Cerro Catedral (1.700 - 2.380 m), Argentina	41°	71	18	25.35	Ward & Dimitri (1966).
AMBAS VERTIENTES					
Tierra del Fuego (550 - 1.000 m), Chile y Argentina.	52° - 55°	115	38	33.04	Moore (1975).

Scirpus atacamensis (Phil.) Boeck. y *Distichia muscoides* Nees et Meyen, todas las cuales son anemofílicas, y hierbas perennes entomofílicas como *Cardamine glacialis* (Forst.) DC, *Gentiana sedifolia* H.B.K., *Gentiana prostrata* Haenke, *Astragalus* spp. y *Calandrina* spp. En las zonas de máxima aridez en los Andes chilenos, los bofedales y vegas están altamente fragmentados y su extensión areal es muy reducida (Villagrán et al. 1983). Una mayor incidencia de anemofilia también es característica de estas formaciones en la zona de máxima aridez (Fig. 10).

La alta incidencia de anemofilia en las áreas áridas de los Andes podría deberse a:

- la evolución de un menor número de taxa

entomofílicas debido a que la disponibilidad de vectores de polinización debería ser muy reducida en las zonas adyacentes; o ii) que la mantención de poblaciones vegetales en densidades suficientemente altas como para asegurar un balance energético positivo en los polinizadores, no es posible bajo condiciones de extrema aridez. La presencia de *Werneria pygmaea* Gill. ex H. et A. y *Azorella trifoliolata* Clos en los bofedales a la latitud 22° S, en las vegas de Chile central, pero no a la latitud de Toconce, indica la existencia de eventos conducentes a extinción local en la zona de máxima aridez. No obstante, pocas especies caben en esta categoría. El mayor porcentaje de anemofilia en las áreas áridas de los Andes,

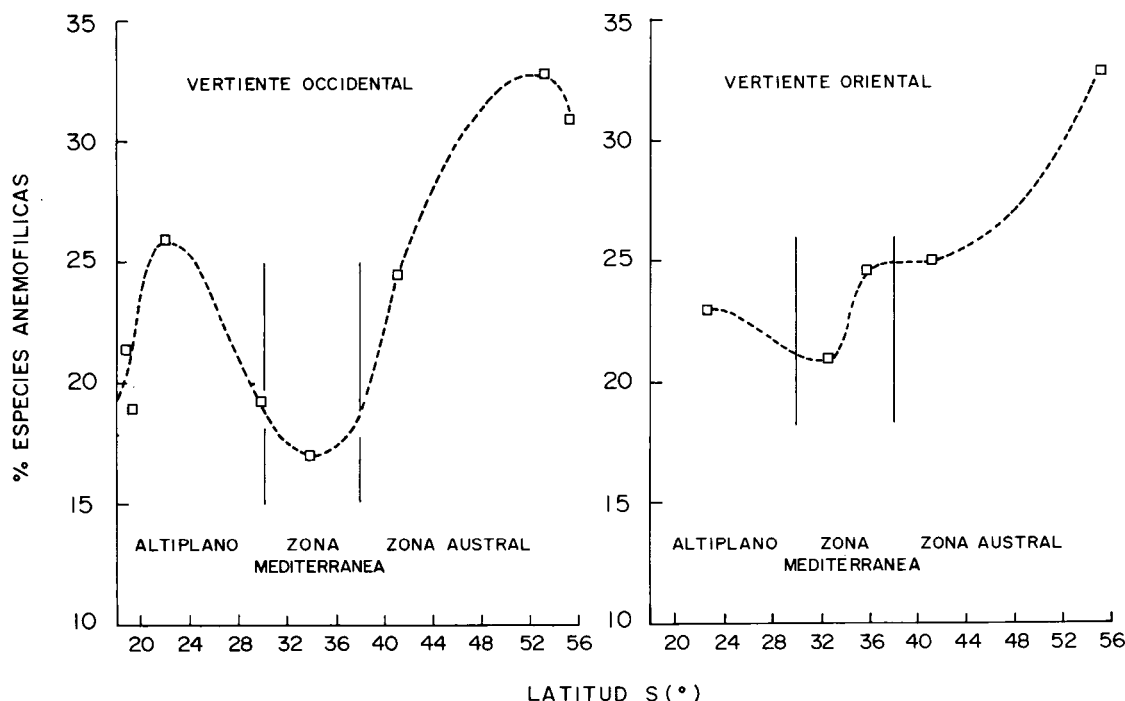


Fig. 9: Porcentaje de especies anemofílicas en la flora andina en diferentes localidades de las vertientes occidental y oriental de los Andes templados. Ver Tabla 4 para los datos originales.

Percentage of anemophilous species in the andean flora at different locations on the western and eastern sides of the temperate Andes. See Table 4 for original data.

por lo tanto, se debe probablemente a un menor grado de especiación en taxa entomofílicos en relación a los anemofílicos.

Comparando los Andes australes con los de la zona mediterránea hay un aumento significativo en la incidencia de los colores verde y blanco en la flora de los Andes australes, lo que sugiere que Diptera y, posiblemente, Lepidoptera nocturnos serían polinizadores importantes a estas latitudes de los Andes. También la anemofilia es mucho más frecuente en la zona austral (Fig. 9). Aumenta rápidamente en las latitudes correspondientes al límite meridional del clima mediterráneo en Chile (38-39°S; Van Husen 1967, Di Castri & Hajek 1976) de 25% a los 40°S a 33% en la flora andina de Tierra del Fuego. Sin embargo, es menos frecuente en la muy depauperada flora andina del archipiélago de Cabo de Hornos, comparada con la Tierra del Fuego. Los vientos permanentes de alta velocidad del SW y W que caracterizan estas latitudes (Pisano 1980) probablemente determinan que ningún sistema de polinización cruzada, ni anemo-

filia, es adaptativa en el archipiélago. De hecho, a base de estudios en otras latitudes de los Andes, se sabe que varias de las especies en el Cabo de Hornos (por ejemplo *Cerastium arvense* L., *Colobanthus subulatus* (D'Urv.) Hook. f., *Cardamine glacialis* (Forst.) DC; Moore 1968; Arroyo datos no publicados) son autocompatibles y autógamas.

La alta incidencia de anemofilia en la zona austral de los Andes sería, en primer término, un reflejo de un cambio en el clima de veranos sin lluvias a veranos con lluvias a la latitud 38°S (Van Husen 1967, di Castri & Hajek 1976), lo cual produce condiciones que son menos aptas para la actividad de ciertos grupos de insectos (Michener 1979). En segunda instancia, del estado histórico particular de las actuales comunidades andinas. Según Simpson (1979), a partir del río Biobío, la vertiente occidental de los Andes fue enteramente glaciada en el pleistoceno. En el postglacial, se inició un proceso de recolonización del sector austral de los Andes por la biota que previamente, y durante las glaciaciones,

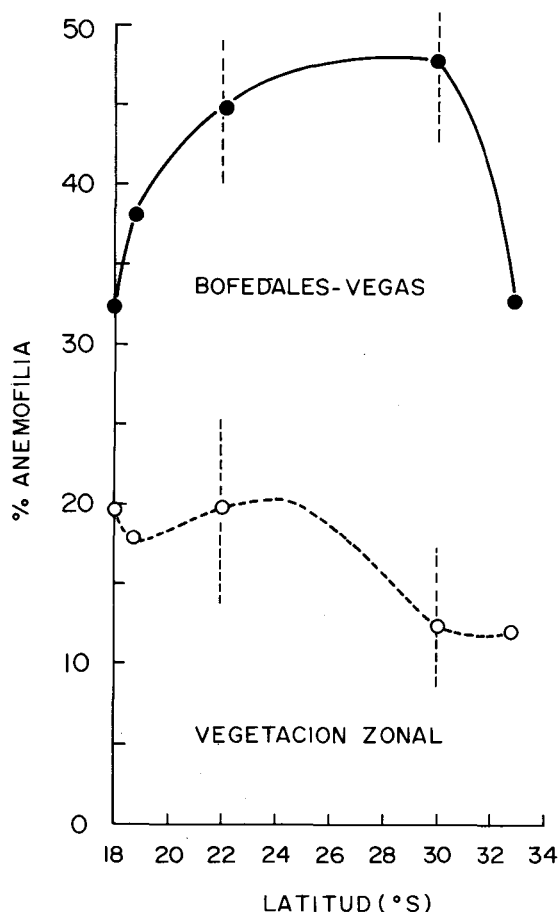


Fig. 10: Comparación de la incidencia de anemofilia en los bofedales y vegas *versus* la vegetación zonal en los Andes del norte de Chile y Chile central. Las líneas verticales señalan los límites latitudinales del sector de los Andes chilenos mayoritariamente afectado por la aridez.

Incidence of anemophily compared for *bofedales* - *vegas* (high andean bogs) and zonal vegetation in the Andes of north and central Chile. Vertical lines indicate the latitudinal limits of the Chilean Andes strongly affected by the development of the Atacama Desert.

se habría retraído a las latitudes de Chile central y/o a refugios en la Patagonia oriental. Como consecuencia de las glaciaciones, los sustratos en la zona andina son geológicamente recientes y, por lo tanto, la biota andina todavía está en una fase temprana de sucesión. Se supone que el reestablecimiento de esta biota en la región magallánica se inició más tarde, como hace 1.500 años antes del presente (Pisano 1975). Baker (1967) señaló que la capacidad de las especies vegetales de colonizar ambien-

tes nuevos está ligada a sus sistemas de reproducción. Especies autocompatibles pueden establecer nuevas poblaciones a partir de un solo propágulo, lo que les permite dispersarse más rápidamente que las incompatibles. Nosotros creemos que el sistema de polinización pudiera ser otra variable que afectaría las tasas de colonización en las plantas. Las especies anemofílicas deberían todas dispersarse con mayor facilidad que las que dependen de vectores bióticos. De igual manera, las especies de plantas que han coevolucionado con vectores de polinización avanzados, tales como Hymenoptera y Lepidoptera, que dependen de señales florales muy específicas, extenderán sus rangos geográficos más lentamente que aquellas adaptadas a vectores menos específicos, como Diptera. En la Fig. 11 se comparan las extensiones geográficas en la zona austral (número de grados de latitud a partir de los 38°S; el límite glacial) de especies andinas polinizadas por diferentes vectores de polinización. Cada especie considerada, se distribuye desde los Andes de Chile central hasta la zona austral; por tanto, las poblaciones en la zona austral pueden considerarse como derivados postglaciales de poblaciones de los Andes centrales. De acuerdo con nuestra predicción, hay una tendencia para mayores rangos geográficos en las especies anemofílicas comparadas con las plantas que dependen de vectores bióticos ($t_{28} = 2.653$; $P < 0.01$, al comparar especies anemofílicas con especies melitofílicas). Entre las especies polinizadas por vectores bióticos, las miofílicas habrían colonizado la zona andina de los Andes australes más rápidamente (sin embargo, las medias no son significativamente diferentes). Pensamos, por lo tanto, que es muy posible que las tasas más altas de colonización de especies anemofílicas y miofílicas podrían ser otro factor importante que estaría contribuyendo a la alta incidencia de estos sistemas de polinización en los Andes australes. No se debe descartar sin embargo, la posibilidad de que las diferencias en los rangos geográficos de las especies con diferentes sistemas de polinización también hayan sido afectadas por posibles diferencias en la abundancia relativa de los diferentes órdenes de vectores. Estudios detallados de las comunidades de polinizadores en la zona andina de los Andes australes serán indispensables para resolver esta incógnita.

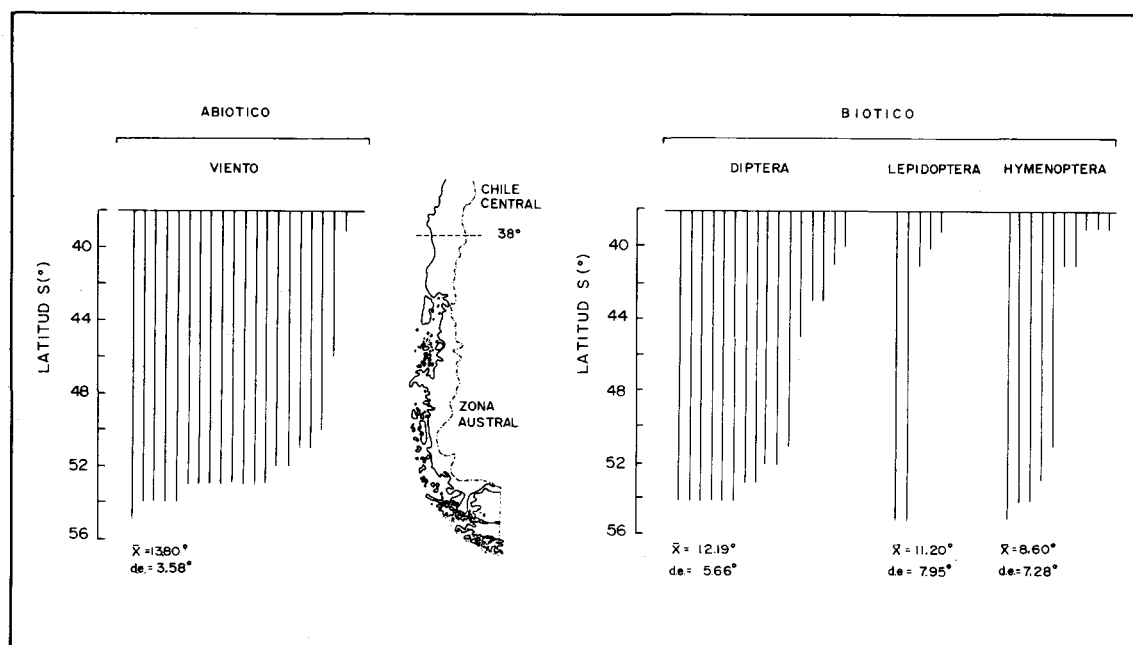


Fig. 11: Rangos geográficos en la zona austral (a partir de los 38°S) de los Andes de especies según el mecanismo de polinización. Las especies anemofílicas consideradas, en orden de aparición, son: *Phleum alpinum* L., *Bromus setifolius* Presl, *Hordeum comosum* Presl, *Scirpus cernuus* Vahl, *Carex decidua* Boott, *Juncus scheuchzerioides* Gaud., *Juncus stipulatus* Nees et Meyen, *Plantago barbata* G. Forster, *Carex gayana* Desv., *Carex macloviana* D'Urv., *Eleocharis albibractea* Nees et Meyen, *Trisetum spicatum* (L.) Richter, *Juncus depauperatus* Phil., *Bromus unioloides* HBK., *Rhynchospora virescens* (Desv.) Nicora, *Luzula chilensis* Nees et Meyen ex Kunth, *Juncus balticus* Willd., *Juncus spegazzianus* Barros, *Ephedra andina* Poepp., *Poa holciformis* Presl, las especies polinizadas por Diptera consideradas son: *Cerastium arvense* L., *Ranunculus peduncularis* J.E. Sm., *Acaena pinnatifida* R. et P., *Cardamine glacialis* (Forst.) DC., *Nassauvia lagascae* (D. Don) Meigen, *Berberis empetrifolia* Lam., *Bowlesia tropaeolifolia* Gill. et Hook., *Thlaspi magellanica* Pers. var. *andicum* (H. et A.) O.E. Schulz, *Azorella monantha* Clos, *Euphorbia portulacoides* L. emend Spreng., *Calandrinia sericea* H. et A., *Calandrinia affinis* Gill. ex Arn., *Geranium barterianum* Colla ex Savi, *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., *Quinchamalium chilense* Mol., *Draba gilliesii* H. et A.; las especies polinizadas por Lepidoptera consideradas son: *Tristagma nivale* (Poepp.) Kunth, *Nassauvia lagascae* (D. Don) Meigen, *Oreopolus glacialis* (P. et E.) Ricardi, *Quinchamalium chilense* Mol., *Draba gilliesii* H. et A.; las especies polinizadas por Hymenoptera consideradas son: *Phacelia secunda* J.E. Gmel., *Calceolaria biflora* Lam., *Sisyrinchium arenarium* Poepp., *Sisyrinchium iridiforme* (H.B.K.) Kunth, *Stachys grandidentata* Lindl., *Lupinus microcarpus* Sims, *Tropaeolum tricolor* Sweet, *Salpiglossis sinuata* R. et P., *Nothoscordum andinum* (Poepp.) Kunth, *Madia sativa* Mol. Los rangos geográficos fueron determinados a base de muestras citadas en mo-

nografías y floras, y de colecciones de los herbarios de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile, y del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

Geographical ranges in the austral Andes (from 38° southward) of species according to their pollination mechanisms. The wind pollinated species in order of appearance are: *Phleum alpinum* L., *Bromus setifolius* Presl, *Hordeum comosum* Presl, *Scirpus cernuus* Vahl, *Carex decidua* Boott, *Juncus scheuchzerioides* Gaud., *Juncus stipulatus* Nees et Meyen, *Plantago barbata* G. Forster, *Carex gayana* Desv., *Carex macloviana* D'Urv., *Eleocharis albibractea* Nees et Meyen, *Trisetum spicatum* (L.) Richter, *Juncus depauperatus* Phil., *Bromus unioloides* HBK., *Rhynchospora virescens* (Desv.) Nicora, *Luzula chilensis* Nees et Meyen ex Kunth, *Juncus balticus* Willd., *Juncus spegazzianus* Barros, *Ephedra andina* Poepp., *Poa holciformis* Presl; the species pollinated by Diptera are: *Cerastium arvense* L., *Ranunculus peduncularis* J.E. Sm., *Acaena pinnatifida* R. et P., *Cardamine glacialis* (Forst.) DC., *Nassauvia lagascae* (D. Don) Meigen, *Berberis empetrifolia* Lam., *Bowlesia tropaeolifolia* Gill. et Hook., *Thlaspi magellanica* Pers. var. *andicum* (H. et A.) O.E. Schulz, *Azorella monantha* Clos, *Euphorbia portulacoides* L. emend Spreng., *Calandrinia sericea* H. et A., *Calandrinia affinis* Gill. ex Arn., *Geranium barterianum* Colla ex Savi, *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., *Quinchamalium chilense* Mol., *Draba gilliesii* H. et A.; the species pollinated by Lepidoptera are: *Tristagma nivale* (Poepp.) Kunth, *Nassauvia lagascae* (D. Don) Meigen, *Oreopolus glacialis* (P. et E.) Ricardi, *Quinchamalium chilense* Mol., *Draba gilliesii* H. et A., the species pollinated by Hymenoptera are: *Phacelia secunda* J.E. Gmel., *Calceolaria biflora* Lam., *Sisyrinchium arenarium* Poepp., *Sisyrinchium tridiforme* (H.B.K.) Kunth, *Stachys grandidentata* Lindl., *Lupinus microcarpus* Sims, *Tropaeolum tricolor* Sweet, *Salpiglossis sinuata* R. et P., *Nothoscordum andinum* (Poepp.) Kunth, *Madia sativa* Mol. Geographical ranges were determined on the basis of specimens cited in monographs and floras from herbarium material deposited in the herbario of the Universidad de Concepción, Concepción Chile, and the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

COMENTARIO FINAL

El espectro de los mecanismos de polinización de una comunidad es la resultante del efecto de la dinámica de reproducción de las especies vegetales y de los factores históricos y ecológicos que inciden sobre la composición y abundancia de los diferentes grupos de organismos polinizadores que han coevolucionado con las plantas. En este trabajo, nuestra principal intención ha sido relacionar las diferencias latitudinales y altitudinales en la polinización en la zona andina con la historia de la emergencia de los Andes y de los efectos posteriores de las glaciaciones pleistocénicas. Dado que la adaptabilidad de los sistemas bióticos de polinización es dependiente de la densidad poblacional de las especies vegetales que a su vez es directamente afectada por el clima, la variación climática en los Andes complica enormemente la interpretación de las diferencias latitudinales en los mecanismos de polinización. La relación que existe entre la capacidad de colonización y el sistema de polinización mismo, es otro factor que dificulta la explicación de las diferencias latitudinales, debido a que las comunidades que han sido comparadas representan diversas etapas de la sucesión. En un sistema latitudinal en el que todos los factores mencionados varían, es posible aislar los factores determinantes, pero es imposible determinar la contribución relativa de cada uno de ellos. Esta imposibilidad es una limitación solamente si fuera lo único que nos interesa.

Habiendo sido detectadas las diferencias latitudinales y altitudinales, tal vez se deberían concentrar los esfuerzos en contestar preguntas relativas a los efectos de estas diferencias en la dinámica evolutiva de las comunidades andinas mismas y en la diferenciación filogenética de sus taxa. Cada sistema de polinización debería afectar el número de especies que puede coexistir en un área determinada de los Andes. Diferencias en la abundancia de polinizadores podrían ser conducentes a variación altitudinal y latitudinal en la sobrevivencia evolutiva de genotipos autocompatibles. Finalmente, el efecto selectivo ejercido por la visión de color de los insectos, conjuntamente con diferencias en su morfología, debería estar condicionando efectos profundos en la morfología floral de las especies andinas, y consecuentemente en los patrones de

diferenciación taxonómica de la flora andina. Estas y otras preguntas relacionadas serán investigadas en las próximas etapas de nuestros trabajos.

AGRADECIMIENTOS

Ha sido posible llevar a cabo esta investigación gracias al financiamiento otorgado por los Proyectos de Investigación Nos. N-388/ 8144 y N-1755/8315, Universidad de Chile, Proyecto N-259/82, Fondo Nacional de Investigación, Proyecto MAB-6-UNEP-UNESCO 1105-77-01. Deseamos expresar nuestros agradecimientos a Peter H. Raven, director, Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA, quien ha dado su generoso apoyo al atender a nuestras numerosas solicitudes de bibliografía; a Clodomiro Marticorena, Universidad de Concepción, por su constante colaboración al ayudar en la identificación del material botánico. También agradecemos a Oriana Zamora por su ayuda técnica.

LITERATURA CITADA

- ARROYO MT KALIN, J ARMESTO & C VILLAGRAN (1981) Plant: phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* 69: 205-223.
- ARROYO MT KALIN, C VILLAGRAN, C MARTICORENA & J ARMESTO (1982a) Flora y relaciones biogeográficas en los Andes del Norte de Chile (18-19°S). En: Veloso A & E Bustos (eds): *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile* (Arica, Lat. 18°28'S). Vol. 1. Rostlac, Montevideo: 71-92.
- ARROYO MT KALIN, R PRIMACK & J ARMESTO (1982b) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97.
- BAKER HG (1967) Support for Baker's law -- as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- BAKER HG & P HURD (1968) Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13: 385-414.
- BARRON EJ, SL THOMPSON & SH SCHNEIDER (1981) An ice-free Cretaceous? Results from climatic model simulations. *Science* 212: 501-508.
- BARRY RG & CC VAN WIE (1974) Topo- and micro-climatology in alpine areas. En: Ives JD & RG Barry (eds): *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, London: 73-83.
- BECK CH, ed (1976) *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. Columbia University Press, New York & London.
- BILLINGS WD (1974) Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates. En: Ives JD & RG Barry (eds): *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, London: 403-443.
- BÖCHER TW, JP HJERTING & K RAHN (1963) Botanical studies in the Atuel Valley area, Mendoza Province, Argentina. Part. I. *Dansk Botanisk Arkiv* 22: 1-115.
- BÖCHER TW, JP HJERTING & K RAHN (1968) Botanical studies in the Atuel Valley area, Mendoza Province, Argentina. Part. II. *Dansk Botanisk Arkiv* 22: 123-185.

- DE NETTANCOURT D (1977) Incompatibility in Angiosperms Springer-Verlag, Berlin.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Imprenta Editorial Universidad Católica, Santiago.
- DOLLENZ O (1980) Estudios fitosociológicos en el archipiélago del Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia* 11: 225-238.
- FAEGRI GW & L VAN DER PIJL (1979) Principles of Pollination Ecology. 3a. Edición, Pergamon Press, Oxford.
- HAUMAN L (1918) La végétation des hautes Cordillères de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 86: 121-188 & 225-348.
- HARBOURNE JB (1977) Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press, London.
- HEINRICH B (1972) Thoracic temperatures of butterflies in the field near the equator. *Comparative Biochemistry and Physiology* 43A: 459-467.
- HEINRICH B (1974) Thermoregulation in endothermic insects. *Science* 185: 747-755.
- HEINRICH B (1975a) Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 139-170.
- HEINRICH B (1975b) Thermoregulation in bumblebees. II Energetics of warmup and free flight. *Journal of Comparative Physiology* 96: 155-166.
- HEINRICH B & C PANTLE (1975) Thermoregulation in small flies (*Syrphus* sp.) basking and shivering. *Journal of Experimental Biology* 62: 599-610.
- HOWLETT BJ, RB KNOX & JD PAXTON (1975) Pollen wall proteins: physiochemical characterization and rôle in self-incompatibility in *Cosmos bipinnatus*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 188: 167-182.
- HUBER A (1975) Beitrag zur Klimatologie und Klimakologie von Chile. Tesis. Univ. München.
- KEMP EM (1978) Tertiary climatic evolution and vegetation history in the Southeast Indian Ocean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 24: 169-208.
- KEVAN P (1975) Sun-tracking furnaces in high-Arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* 189: 723-726.
- KEVAN P (1978) Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. En: Richards AJ (ed): *The Pollination of Flowers by Insects*, Linnean Society Symposium Series 6: 51-78.
- LANGE OL (1965) Der CO₂ - Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. *Pflanze* 64: 1-19.
- MACARTHUR RH & EO WILSON (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MANI MS (1962) Introduction to High Altitude Entomology: Insect Life above Timberline in the North-western Himalayas. Methuen, London.
- MANI MS (1968) Ecology and Biogeography of High Altitude Insects. JW Junk, The Hague.
- MICHENER CD (1979) Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 277-347.
- MILDENHALL DC (1980) New Zealand late Cretaceous and Cenozoic plant biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 31: 197-233.
- MOLDENKE AR (1976) Evolutionary history and diversity of bee faunas of Chile and Pacific North America. *Washington Journal of Botany* 34: 147-177.
- MOORE DM (1968) The Vascular Flora of the Falkland Islands. *British Antarctic Survey Scientific Reports* 60: 1-202.
- MOORE DM (1975) The alpine flora of Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de Botánica A.J. Cavanilles* 32: 419-440.
- MUÑOZ M (1980) Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria S.A., Santiago.
- PARRISH JAD & FA BAZZAZ (1979) Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology* 60: 597-610.
- PISANO E (1975) Características de la biota magallánica derivadas de factores especiales. *Anales del Instituto de la Patagonia* 6: 123-137.
- PISANO E (1980) Catálogo de la flora vascular del archipiélago del Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia* 11: 151-189.
- RAVEN PH (1972) Why are bird-visited flowers predominantly red? *Evolution* 26: 674.
- REGAL PJ (1977) Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196: 622-629.
- ROMERO EJ (1978) Paleoeología y paleofitogeografía de las taofloras del cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.
- RUTHSATZ B (1977) Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Norwest-Argentiniens. *Dissertationes Botanicae* 39: 1-168.
- SARMIENTO G (1975) The dry plant formations of South America and their floristic connections. *Journal of Biogeography* 2: 233-251.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.
- SIMPSON BB (1979) Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. En: Duellman WE (ed): *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence: 157-188.
- SOLBRIG O (1976) The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semi-desert regions. En: Goodall DW (ed): *Evolution of Desert Biota*. University of Texas Press, Austin: 4-79.
- SÖRENSEN T (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr. K. danske Vidensk. Selsk.* 5: 1-34.
- USLAR P (1982) Sistemas de Reproducción en Plantas: Zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile central. Tesis. Universidad de Chile.
- VALENTINE DH (1975) The taxonomic treatment of polymorphic variation. *Watsonia* 10: 385-390.
- VAN DER HAMMEN T, JM WERNER & H VAN DOMMELEN (1973) Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-andean biota. *Review of Palaeobotany and Palynology* 16: 1-22.
- VAN HUSEN C (1967) Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Freiburger Geographische Hefte* 4: 1-113.
- VILLAGRAN C, J ARMESTO & MT KALIN ARROYO (1981) Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro Leon in northern Chile. *Vegetatio* 48: 3-16.

- VILLAGRAN C, MT KALIN ARROYO & J ARMESTO (1982) La vegetación de un transecto altitudinal en los Andes del norte de Chile (18°-19°S). En: Veloso A & E Bustos (eds): El Ambiente Natural y las poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S). Vol. 1. Rostlac, Montevideo: 13-69.
- VILLAGRAN C, MT KALIN ARROYO & C MARTICORENA (1983) Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 137-157.
- WARD RT & MJ DIMITRI (1966) Alpine tundra on Mt. Cathedral in the southern Andes. *New Zealand Journal of Botany* 4: 42-56.
- WARDLE J (1971) An explanation for alpine timberlines. *New Zealand Journal of Botany* 9: 371-402.
- WARDLE J (1974) Alpine timberlines. En: Ives JD & RG Barry (eds): Arctic and Alpine Environments. Methuen, London: 371-402.
- WASAR NM (1978a) Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236.
- WASAR NM (1978b) Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- WATT WB (1968) Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22: 437-458.
- WATT WB (1969) Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. II. Thermoregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme*. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 63: 767-774.
- WOLF JA (1980) Tertiary climates and floristic relationships at high latitudes in the Northern Hemisphere. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 30: 313-323.