



Universidad de Chile

Facultad de Ciencias

Escuela de Pregrado

INTEGRACIÓN FENOTÍPICA EN LA ESPECIE EXÓTICA
PIMPINELA ESCARLATA (*Lysimachia arvensis* (L.) [U. Manns](#) &
Anderb).

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de
los requisitos para optar al Título de Bióloga Ambiental

PALOMA JULIÁ MARTÍNEZ

Director del Seminario de Título:

Dr. Rodrigo Medel

Santiago, Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la **Srta. Paloma Juliá Martínez**

“Integración Fenotípica En La Especie Exótica Pimpinela Escarlata (*Lysimachia Arvensis*)”.

Ha sido aprobado por la Comisión Evaluadora, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

Director Seminario de Título:

Dr. Rodrigo Medel

Comisión revisora y evaluadora:

Presidente:

Dra. Alejandra Gonzalez

Evaluador:

Dr. David Veliz

Santiago de Chile,

Mayo 2021

ii. Biografía

— Paloma, ¿cuándo vas a terminar tu carrera?

— Ya me falta... menos...

iii. Dedicatoria

A mis hermanas: Elisa, Nitzé y Ana

iv. Agradecimientos

A Camila, Rocío, Daniela, Milton y Tomás quienes me ayudaron de diferentes formas a desarrollar este proyecto.

A Rodrigo Medel por su paciencia y amor por su trabajo. A Mildred y el equipo del laboratorio de biología evolutiva por recibirme siempre con cariño.

A mis amigas María Paz, Karen y Paula por crecer junto a mí durante todos estos años.

Finalmente, a Lucía, Felipe y Paulina por ser mis eternos compañeros de aventuras, y mi mayor inspiración para luchar por lo que amo.

v. Índice de contenidos

ii. Biografía	iii
iii. Dedicatoria.....	iv
iv. Agradecimientos	v
v. Índice de contenidos.....	vi
vi. Índice de tablas.....	vii
vii. Índice de figuras.....	vii
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	7
RESULTADOS.....	11
DISCUSIÓN	15
CONCLUSIONES	18
BIBLIOGRAFÍA	18

vi. Índice de tablas

Tabla 1. Media, Desviación estándar, Mediana y Rango intercuartil (IQR) por morfo y por zona geográfica, para los rasgos en estudio.....	12
Tabla 2. Coeficientes obtenidos al realizar un modelo GLM.....	14

vii. Índice de figuras

Figura 1. Morfos rojo y azul de <i>L. arvensis</i>	8
Figura 2. Representación esquemática de los rasgos estudiados para los análisis.....	9
<i>Figura 3. Diagramas de integración del fenotipo floral de L. arvensis en las tres regiones mediterráneas.</i>	13
<i>Figura 4. Diagramas de integración del fenotipo floral de L. arvensis para los morfos azul y rojo.</i>	14

RESUMEN

Las plantas presentes en nuevos ambientes son capaces de modificar la función de diferentes componentes de su fenotipo según su entorno, generando variaciones en su fenotipo floral. *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns & Anderb. es una especie dimórfica nativa de la región Mediterránea de Europa, que se encuentra ampliamente distribuida como una planta colonizadora en otras regiones del mundo. En este estudio se analizaron las magnitudes y patrones de integración de 4 rasgos florales en ambos morfos de *L. arvensis* en las regiones de clima mediterráneo de California, Chile y la Cuenca del Mediterráneo Europeo, con el propósito de evaluar si existen diferencias en las magnitudes y patrones de integración entre morfos y entre la zona de distribución nativa y no nativa. Además de evaluar si las mayores diferencias se expresan a nivel de morfo, de región geográfica o una mezcla de ambos. Las principales diferencias tanto en la magnitud como en patrones de integración se observan a nivel geográfico, y no a nivel de morfo, lo que se podría explicar por los distintos ensambles de polinizadores entre las tres zonas geográficas, donde una menor especialización en los polinizadores fuera del rango nativo de la planta relajaría las fuerzas selectivas ejercidas sobre cada morfo, promoviendo la autopolinización y resultando en una mayor magnitud de integración floral.

ABSTRACT

In new environments, plants can modify the function of different components of their phenotype according to their surroundings, generating variations in their floral phenotype. *Lysimachia arvensis* is a dimorphic species native to the Mediterranean region of Europe and widely distributed as a colonizing plant in other regions of the world. This study analyzed the magnitude and integration patterns of 4 floral traits in both *L. arvensis* morphs in the Mediterranean climate regions of California, Chile, and the European Mediterranean Basin, for the purpose of assess for differences in magnitude and integration patterns between morphs and between populations in the native and non-native range. In addition to assess whether the greatest differences are expressed at morpho level, geographical region or a mixture of both. The main differences were observed at the geographical level, rather than at the morpho level, which could be explained by the different pollinator assemblages among the three geographical areas, where pollinators less specialized in the novel environments may have relaxed the selective forces upon parts of the flower and morphs, promoting mechanisms of morphological self-pollination, resulting in the higher values of floral integration in comparison to populations in the native area.

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies vegetales en ambientes no nativos es un problema global. Actualmente el 4% de las plantas se encuentran distribuidas por fuera de su rango nativo y esta tendencia va en aumento, alterando los ecosistemas nuevos al competir con las especies nativas, introduciendo patógenos y erosionando los recursos, entre otros efectos (Nentwig, 2008). En el estudio de las invasiones biológicas no existe un consenso o descripción general que logre explicar por qué algunas especies logran establecer poblaciones viables y consiguen propagarse a grandes distancias de las plantas parentales (Richardson y col., 2000). Sin embargo, han comenzado a aparecer algunos patrones: se habla de que los factores más importantes para una invasión exitosa son la presión de propágulos, perturbaciones, aumento en la disponibilidad de recursos, coincidencia climática y las características particulares de las especies como las causas principales de un establecimiento exitoso (van Kleunen y col., 2018). Algunos autores han encontrado que poblaciones de plantas en distintos ambientes son capaces de modificar la integración de los distintos componentes de su fenotipo en función del entorno biótico (Pérez-Barrales y col., 2007) y abiótico (Arista y col., 2013; Ortiz y col., 2015), generando variaciones en los rasgos florales a nivel poblacional, lo cual puede favorecer el establecimiento de las plantas en ambientes nuevos bajo ciertas circunstancias.

La integración fenotípica se define como el patrón de correlaciones funcionales, de desarrollo y/o genéticas entre diferentes rasgos en un organismo dado, ya que el funcionamiento adecuado de fenotipos complejos requiere que numerosos rasgos actúen coordinadamente (Pigliucci, 2003). Olson y Miller (1958) desarrollaron esta idea y sugirieron que por causas funcionales o de desarrollo, algunos rasgos fenotípicos covarían fuertemente, mientras que otros rasgos muestran asociaciones

más débiles, proponiendo así el concepto de integración morfológica. Posteriormente se propuso que debido a las similitudes entre las matrices de correlación genéticas y las matrices de correlación fenotípicas, las implicancias de estos modelos pueden ser extendidas a información puramente fenotípica (Cheverud, 1989).

Los rasgos que están relacionados entre sí como conjuntos son denominados módulos fenotípicos y corresponden a subunidades de un fenotipo que están determinadas por puntos de decisión que organizan el desarrollo, sea morfológico, fisiológico o conductual (West-Eberhard, 2003). Needham (1933) fue pionero en la utilización del concepto de modularidad para describir la semi independencia y disociabilidad de procesos fisiológicos y de desarrollo. Desde un enfoque estadístico, un módulo corresponde a un subconjunto de rasgos para el cual la mayoría de los pares de rasgos sean mutuamente informativos, respecto a todos los otros rasgos en consideración (Magwene, 2001).

Las flores son un ejemplo de estas estructuras modulares. En principio, la interacción entre los componentes florales estaría fuertemente ligada a su función, realizando de manera más eficiente las funciones de reproducción, tales como la dispersión de polen, la atracción de polinizadores, el desarrollo de la fruta, entre otros (Murren, 2002). En presencia de polinizadores efectivos y abundantes es posible que las plantas exhiban una alta especialización en la morfología de sus flores, según el principio del polinizador más efectivo, propuesto por Stebbins (1970). Así por ejemplo, la presión ejercida por polinizadores generaría en las flores un fenotipo más integrado entre sus partes que con el resto de la planta (Berg, 1960). Se han realizado múltiples estudios con el fin de evaluar esta hipótesis: algunos trabajos han determinado que las especies generalistas, es decir poco dependientes de uno o unos pocos polinizadores, presentan

fenotipos menos integrados debido a las presiones disruptivas generadas por los distintos tipos de polinizadores (Lázaro y Santamaría, 2016). Por el contrario, en interacciones especializadas, los polinizadores favorecerían la integración entre módulos fenotípicos responsables de la transferencia de polen (Conner y Via, 1993; Lázaro y Santamaría, 2016). Se ha observado además, que las especies autocompatibles poseen una mayor integración entre las partes florales que las formas autoincompatibles (Anderson y Busch, 2006; Fornoni y col., 2015).

El color de las flores también es un rasgo comúnmente asociado a la selección por polinizadores, y esta selección se ha propuesto como el principal factor en la mantención del polimorfismo en el color floral (Nadot y Carrive, 2020; Streisfeld y Kohn, 2007). El polimorfismo en estos casos se define como la ocurrencia de al menos dos variantes discretas en el color floral en la misma población, en una frecuencia lo suficientemente alta para que estas variaciones no sean generadas por mutaciones recurrentes (Ford, 1945; Huxley, 1955). Los distintos morfotipos de color pueden presentar diferentes características que otorgan a una mayor ventaja reproductiva a alguno de los morfos en un ambiente determinado, resultando en patrones geográficos de distribución que explicarían la mantención del polimorfismo en el tiempo (Arista y col., 2013; Narbona y col., 2018).

Este trabajo tiene por objetivo principal examinar la integración de distintos componentes del fenotipo floral en la especie dimórfica *Lysimachia arvensis* en su ambiente nativo y en ambientes no nativos colonizados por esta especie. Para ello, se plantearon las siguientes preguntas:

- ¿Existen diferencias en las magnitudes de integración entre morfos para *L. arvensis*?

Se espera que el morfo azul presente una mayor integración en sus rasgos, independiente de la región y población, esto debido a que este morfo es preferido por los polinizadores (Ortiz y col., 2015). Sin embargo, se espera que esta integración se vea de alguna forma relajada en los ambientes no nativos.

- ¿Existen diferencias en las magnitudes de integración entre las flores fuera de su rango nativo y dentro de este?

En ambientes nuevos, los fenotipos serán menos integrados debido a la ausencia de la presión ejercida por sus principales polinizadores, permitiendo además recibir una mayor diversidad de polinizadores. Al mismo tiempo, este desajuste puede implicar una pérdida de aseguramiento reproductivo asociado a la distancia antera-estigma en esta especie autocompatible.

- ¿A qué nivel de análisis (morfo o región geográfica) se manifiesta la mayor variación en integración fenotípica?

Si altos valores de integración reflejan especialización, es esperable que la máxima variación en integración se observe a la escala de región geográfica, ya que en los ambientes nativos las plantas debiesen presentar flores ajustadas a los polinizadores más eficientes, según el principio de Stebbins, mientras que en ambientes nuevos deberían presentar flores principalmente desintegradas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie en estudio

Lysimachia arvensis (L.) U. Manns & Anderb, de nombre vernacular hierba coral o pimpinela escarlata. Es una hierba anual ampliamente distribuida las regiones templadas del mundo y las regiones no tropicales de Sudamérica (Salam y Col., 2011). En Chile actualmente se encuentra entre la región de Arica y Parinacota y la región de Los Lagos, incluyendo Isla de Pascua y Juan Fernández (Rodríguez y Col., 2018). El primer registro de *L. arvensis* en Chile es del año 1849 (Ugarte y Col., 2016) y coincide con el periodo de masificación del cultivo del trigo en Chile (Fuentes y Col., 2008).

La planta forma pequeñas poblaciones densas en hábitats abiertos como cultivos o sitios degradados y presenta polimorfismo en el color floral, con flores rojas y azules y una F1 homogénea de color rojo al mezclar ambos morfos (Jiménez-López, 2019; Figura 1). Es una especie de flores pequeñas, con una amplitud de corola de 10.5 mm, hermafrodita y autocompatible que no produce néctar (Gibbs y Talavera, 2001). Se ha reportado un alto grado de aislamiento reproductivo total entre morfos debido a diferentes barreras reproductivas (Jiménez-López, 2019) entre las que se consideran la preferencia de los polinizadores por el morfo azul (Ortiz y col., 2015), y un patrón de distribución espacial diferenciado entre los morfos, que al parecer es determinado por fuerzas selectivas abióticas (Arista y col., 2013), siendo poblaciones del morfo rojo más abundantes en zonas húmedas (Ortiz y col., 2015).



Figura 1. Morfo rojo (izquierda) y azul (derecha) de L. arvensis. fotografías facilitadas por M. Ehrenfeld.

Muestreo y Recolección de Datos

Durante los años 2015 y 2016 se analizaron datos de 27 poblaciones de *L. arvensis*, 11 de la cuenca del Mediterráneo, 8 de Chile y 8 de California proporcionados por la investigadora Montserrat Arista (Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla). Los datos analizados incluyeron entre 10 y 30 flores en cada población, las cuales se obtuvieron mediante fotografías de las flores estando frescas, consiguiéndose datos de 556 flores en total. Mediante el software ImageJ se calculó el largo del pistilo (LP), medido desde la base de la flor hasta el centro de estigma; el largo del estambre (LE), medido como la longitud desde la base de la flor al centro de la antera; el ángulo del pistilo (AP), medida como el ángulo entre el estilo y los estambres; y el diámetro floral (DF) como la longitud de la corola de la flor (Figura 2).

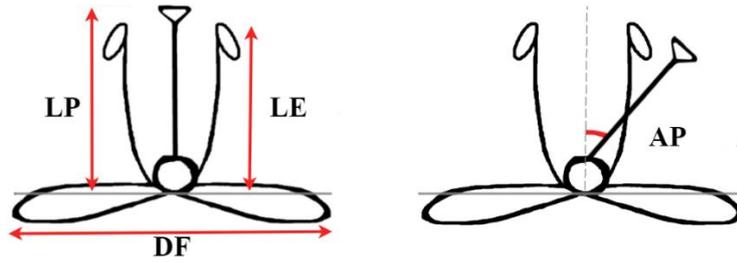


Figura 2. Representación esquemática de los rasgos estudiados para los análisis. Fueron considerados: largo del pistilo (LP), largo del estambre (LE), diámetro floral (DF) y ángulo del pistilo (AP). Modificado de Torices y Muñoz-Pajares (2015).

Análisis

La integración fenotípica de los rasgos florales es la correlación funcional entre diferentes elementos de la flor. Al tener un fenotipo integrado, las flores pueden realizar la función reproductiva de la planta de forma eficiente. En la especie en estudio, existe una correlación significativa entre el largo del pistilo, largo del estambre y ángulo entre el estilo y estambre (Jiménez-López y Col., 2019). Los rasgos ligados a la reproducción en *L. arvensis* difieren entre morfos, por lo que es esperable que los patrones y magnitudes de integración varíen también entre morfos. De esta forma, un morfo más integrado tendrá un mayor éxito reproductivo.

En este trabajo fueron utilizados datos de rasgos relacionados con la atracción de polinizadores (Diámetro Floral) y con el proceso de polinización (Largo pistilo, Largo Estambre y Ángulo pistilo) para analizar los cambios en la integración fenotípica en los diferentes ambientes y entre morfos.

Para calcular la magnitud de integración floral se utiliza el valor propio de la matriz de correlación de los rasgos estudiados: Si la flor está altamente integrada, el valor propio de la matriz de integración (o índice de integración) es cercano al número de rasgos evaluados. Si los rasgos florales se encuentran completamente desintegrados, el valor propio es cero.

Para estimar los patrones de integración, se analizan las correlaciones entre pares de rasgos: Cuando existe una correlación fuerte, los valores son cercanos a uno si es positiva y cercanos a menos uno si la correlación es negativa. Si los rasgos están poco correlacionados, se obtienen valores cercanos a cero.

Índices de integración

Se calcularon los índices de integración para los morfos azul y rojo en cada población utilizando el paquete PHENIX (Torices y Muñoz-Pajares, 2015) del software R versión 4.0.3. Este paquete utiliza la varianza de los valores propios de la matriz de correlación entre rasgos como medida de la magnitud de integración (Cheverud y col., 1989; Wagner, 1984). Para el caso de las matrices de correlación, el promedio de los valores propios es 1 ya que es igual al número de variables (N) (Pavlicev y col., 2009).

$$INT = var(\lambda) = \frac{\sum_{i=0}^N (\lambda_i - 1)^2}{N}$$

Para que estos índices sean comparables entre sí, los juegos de datos deben tener el mismo número de rasgos (N) y de individuos (n) porque la covariación esperada de los rasgos depende de estos valores, por lo que se realiza la corrección (N - 1)/n (Torices y Muñoz-Pajares, 2015).

$$INT_c = INT - \frac{N - 1}{n}$$

Análisis estadísticos

Para determinar qué factor explicó de mejor manera la distribución de la integración fenotípica entre regiones y examinar si un morfo presentaba mayor integración que el otro, se realizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM por sus siglas en inglés) utilizando una distribución de probabilidades Gamma, con una función link “inversa”. esto permitió comparar las zonas “Chile” y “California” con “Mediterráneo” y el morfo rojo con el azul, pues se consideró la zona mediterránea y el morfo azul como punto de comparación.

RESULTADOS

La lista con los valores promedios de los datos utilizados en este trabajo se encuentra en la tabla 1. En forma general, los morfos azul y rojo presentan promedios similares en el tamaño floral (Diámetro floral) con 11.03mm y 11.01mm en promedio respectivamente, con un rango Inter cuartil de 9.79 a 12.14 mm el morfo azul y 9.87 a 12.01 mm el morfo rojo. Largo del Pistilo promedio de 2.59 y 2.46 respectivamente y rango Inter cuartil de 2.28 a 2.86 mm el morfo azul y 1.97 a 2.80 el morfo rojo. Para el Largo del Estambre se obtuvieron valores de 2.43 y 2.48 mm respectivamente con rangos Inter cuartiles de 2.15 a 2.67 mm para el morfo azul y 2.06 a 2.82 el morfo rojo. El morfo rojo presentó un mayor Ángulo del Pistilo que el morfo azul, con promedio de 32.22° y 22.48° respectivamente, y rango Inter cuartil de 25.03 a 38.98° el morfo rojo y 16.24 a 27.19° el morfo azul. Para las zonas geográficas, En Chile se encontraron flores más pequeñas (9.77 mm) mientras que las flores más grandes se encontraron en California (11.44 mm) y la cuenca mediterránea (11.28 mm) se observaron valores intermedios. Lo mismo ocurre para el largo del Pistilo (1.89, 3.03

y 2.52 mm, respectivamente), Largo del Estambre (1.72, 2.98 y 2.48 mm respectivamente) y Ángulo del Pistilo (18.88, 30.05 y 28.56° respectivamente). La zona de California tuvo mayores rangos Inter cuartiles para los rasgos de diámetro floral, largo del pistilo y largo del estambre que Chile y la Cuenca Mediterránea (con rangos de 9.94 a 12.80 de diámetro floral, 2.53 a 3.71 de largo de pistilo y largo del estambre de 2.45 a 3.64 mm, respectivamente). Sin embargo, Chile obtuvo el mayor rango inter-cuartil para el ángulo del pistilo, con valores desde 5.57 a 29.13° en comparación a California (24.56 a 37.55°) y la cuenca mediterránea (20.08 a 36.81°).

Tabla 1. Media, Desviación estándar, Mediana y Rango intercuartil (IQR) por morfo y por zona geográfica, para los rasgos en estudio.

		<i>Diámetro floral (mm)</i>		<i>Largo del Pistilo (mm)</i>		<i>Largo del Estambre (mm)</i>		<i>Ángulo del Pistilo (°)</i>	
		Media ± SD	Mediana (IQR)	Media ± SD	Mediana (IQR)	Media ± SD	Mediana (IQR)	Media ± SD	Mediana (IQR)
<i>Morfo</i>	Azul	11.03 ± 1.95	11.08 (9.79 - 12.14)	2.59 ± 0.62	2.65 (2.28 - 2.86)	2.43 ± 0.66	2.49 (2.15 - 2.67)	22.74 ± 11.58	22.48 (16.25 - 27.19)
	Rojo	11.01 ± 1.65	11.02 (9.87 - 12.01)	2.46 ± 0.70	2.29 (1.97 - 2.80)	2.48 ± 2.38	2.38 (2.06 - 2.82)	31.36 ± 11.98	32.22 (25.03 - 38.98)
	Chile	9.77 ± 1.52	9.89 (8.63 - 10.77)	1.89 ± 0.32	1.89 (1.65 - 2.12)	1.72 ± 0.41	1.74 (1.47 - 2.01)	18.88 ± 13.99	19.80 (5.57 - 29.13)
<i>País</i>	California	11.44 ± 2.18	11.41 (9.94 - 12.80)	3.03 ± 0.90	3.23 (2.53 - 3.71)	2.98 ± 0.92	3.20 (2.45 - 3.64)	30.05 ± 10.13	30.39 (24.56 - 37.55)
	Mediterraneo	11.28 ± 1.48	11.39 (10.37 - 12.19)	2.52 ± 0.34	2.56 (2.29 - 2.76)	2.48 ± 0.24	2.48 (2.35 - 2.63)	28.56 ± 11.77	26.38 (20.08 - 36.81)

En forma general, *L. arvensis* tuvo un índice de integración de 0.69, que corresponde a un 23.3% del máximo posible. Al comparar entre países (Figura 3), tanto Chile (0.673) como California (0.858) presentaron un mayor índice de integración fenotípica que la zona mediterránea original (0.428). Además, en la zona de California todas las correlaciones fueron positivas, mientras que en Chile se mantiene la forma original de la relación. En ambas zonas no nativas, las correlaciones entre la longitud del pistilo, longitud del estambre y el diámetro floral fueron mayores, mientras que el ángulo del pistilo y el diámetro floral presentaron correlaciones con coeficientes menores. A pesar de esto, las diferencias no fueron significativas.

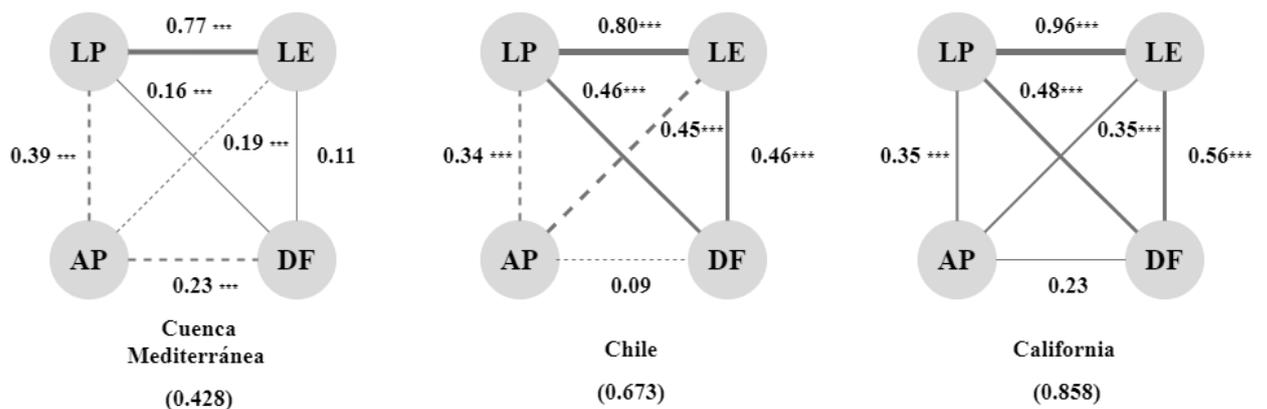


Figura 3. Diagramas de integración del fenotipo floral de *L. arvensis* en las tres regiones mediterráneas. Entre paréntesis se indican los índices de integración para cada región considerando ambos morfos conjuntamente. Líneas continuas indican correlaciones positivas y líneas punteadas correlaciones negativas. Se consideraron los rasgos: largo del pistilo (LP), largo del estambre (LE), ángulo del pistilo (AP), y diámetro floral (DF) para los análisis. Los números junto a las líneas indican la magnitud de la correlación entre pares de rasgos. *** p-valor <0.001, ** p-valor <0.05, * p-valor <0.01.

Con el fin de determinar si los patrones y magnitudes de integración calculados difieren entre morfo y entre región geográfica, se realizó un modelo GLM con distribución Gamma y función link “inversa” con los valores de índices de integración

para cada planta, utilizando el morfo azul y la región de la cuenca mediterránea como puntos de comparación de cada factor para sus niveles. La Tabla 2 indica que se encontraron diferencias significativas entre los índices de integración de Chile y Cuenca Mediterránea y marginalmente significativas entre California y Cuenca Mediterránea. A pesar de que el índice de integración del morfo azul es más alto que el del morfo rojo (Figura 4), no se observó diferencias significativas en la magnitud ni en los patrones de integración fenotípica entre los morfos de *L. arvensis*. Tampoco se observó interacciones entre los morfos y los países.

Tabla 2. Coeficientes obtenidos al realizar un modelo GLM.

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>z value</i>	<i>p value</i>
<i>(Intercept)</i>	3.425	0.671	5.104	1.17E-05
<i>CALIFORNIA</i>	-1.435	0.839	-1.711	0.096
<i>CHILE</i>	-2.198	0.739	-2.973	0.005
<i>MORFO R</i>	2.257	1.490	1.515	0.139
<i>CALIFORNIA:MORFO R</i>	-2.851	1.599	-1.783	0.083
<i>CHILE:MORFO R</i>	-1.101	1.745	-0.631	0.532

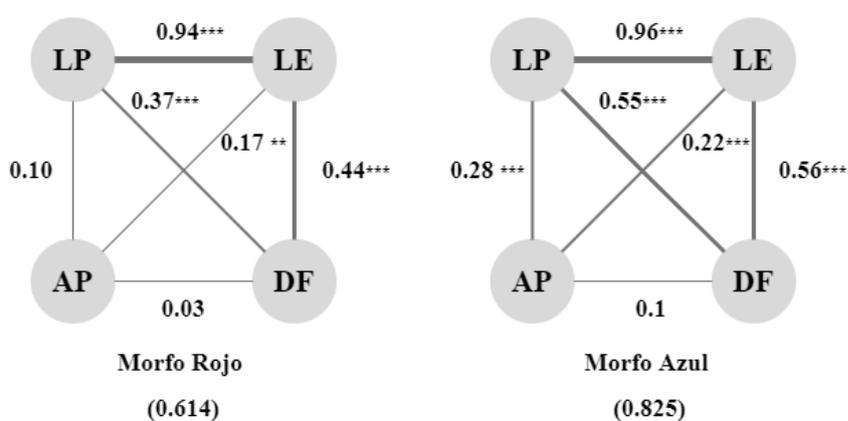


Figura 4. Diagramas de integración del fenotipo floral de *L. arvensis* para los morfos azul y rojo. Entre paréntesis se indican los índices de integración corregidos para cada morfo considerando las 3 regiones geográficas conjuntamente. Líneas continuas indican correlaciones positivas y líneas punteadas correlaciones negativas. Se consideraron los rasgos: largo del pistilo (LP), el largo del estambre (LE), el ángulo del pistilo (AP), y el diámetro floral (DF) para el análisis. Los

números junto a las líneas indican la magnitud de la correlación entre pares de rasgos. *** p-valor <0.001, ** p-valor <0.05, * p-valor <0.01.

DISCUSIÓN

En este estudio se buscó responder (1) si existen diferencias en las magnitudes de integración fenotípica entre los dos morfos de *L. arvensis*, (2) si existen diferencias en las magnitudes de integración entre las flores de poblaciones en el rango original de las especies y aquellas por fuera de su rango nativo, y (3) cuál es el nivel de análisis (morfo y región geográfica) donde se manifiesta la mayor variación en integración fenotípica.

En este trabajo, las principales diferencias en integración fueron a nivel de zona geográfica. Más específicamente, entre las flores de Chile y las flores de la Cuenca Mediterránea europea. A pesar de que las flores de ambas regiones muestran globalmente un patrón de integración similar, las flores en Chile presentan fenotipos más integrados. No se observaron diferencias significativas entre las flores de California y la Cuenca Mediterránea. Globalmente no se observaron diferencias en integración entre el morfo azul y el morfo rojo, por lo que la región geográfica es lo que daría cuenta de la variación en los patrones de integración de *L. arvensis*.

Tanto en Chile como en California se observa una mayor integración que en la zona de la cuenca mediterránea, lo que podría significar que mecanismos de autogamia asociados a la integración fenotípica pudieron haber evolucionado en los ambientes no nativos. Según Fornoni y col. (2016) existen tres explicaciones no excluyentes para dar cuenta de este fenómeno: La primera, de carácter no funcional, propone que, durante varias generaciones de autopolinización, se observaría una mayor integración

debido a procesos genéticos y desequilibrio de ligamiento que provocarían una mayor correlación genética entre rasgos, resultando en mayores niveles de integración fenotípica (Anderson y Busch, 2006). En segundo lugar, se ha propuesto que la selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral desacoplaría los rasgos funcionales de aquellos no funcionales (Ordano y col., 2008). Siguiendo la misma línea de razonamiento, en este caso la evolución de la autogamia habría facilitado la integración de algunos rasgos sexuales de la flor, desacoplándolos de los elementos del perianto (Anderson y Busch, 2006). En las tres zonas geográficas estudiadas, la correlación más fuerte se observó entre el largo del pistilo y el largo del estambre, lo que es concordante con esta idea. Finalmente, la autogamia podría estar promoviendo la integración floral al otorgar un mayor éxito reproductivo a aquellas flores con rasgos más integrados que a los fenotipos con menor integración que tendrían una autogamia menos eficiente.

Los patrones de integración encontrados en California difieren de los patrones en las otras zonas principalmente porque todas las correlaciones se vuelven positivas. Los datos colectados en California tuvieron una mayor dispersión de la media que los datos colectados en Chile y Europa. Es posible que una mayor área geográfica de muestreo en la recolección de los datos en California pudiera dar cuenta de esa variabilidad, ya que las poblaciones podrían haber experimentado un mayor rango de características ambientales. Otra posible explicación para el patrón observado es que la introducción de las semillas en Chile pudo haber sido más reciente que la llegada de la especie a California, teniendo estas últimas poblaciones un mayor tiempo para adaptarse a las condiciones locales nuevas, generando así una mayor variabilidad interpoblacional. *Lysimachia arvensis* se encuentra comúnmente en lugares intervenidos, tales como bordes de caminos y junto a cultivos, y a pesar de que su capacidad de dispersión es

limitada, la introducción de semillas para cultivo podría haber sido la causa de la introducción casual de estas semillas en más de una ocasión.

En este estudio se buscó identificar si las poblaciones de *L. arvensis* habitando distintos ambientes mediterráneos diferían en los patrones y magnitud de integración de sus rasgos florales. Los resultados muestran que a pesar de que el morfo azul aparece más integrado que el morfo rojo, estas diferencias no son estadísticamente significativas. A pesar de esto, estudios previos efectuados en la Cuenca del Mediterráneo han encontrado que cada morfo de *L. arvensis* posee estrategias de reproducción diferentes, con diferencias en sus períodos de floración, y presentando variación en los ángulos de hercogamia (Jiménez-López y col., 2020a). Asimismo, en esta región cada morfo tiene visitantes florales bien definidos y diferenciados entre sí, que estarían favoreciendo la especiación entre linajes para esta zona (Jiménez-López y col., 2020b), lo que sugiere que en esta especie los cambios en las relaciones entre rasgos fenotípicos ocurren con posterioridad a los cambios genéticos.

Respecto a las diferencias encontradas en las magnitudes de integración entre las regiones, especialmente entre Chile y la Cuenca Mediterránea, es posible que en las áreas nativas, los distintos polinizadores generen una diversidad de fuerzas selectivas diferentes sobre las distintas partes de la flor, creando un fenotipo menos integrado en comparación a sus contrapartes en las regiones no nativas, donde polinizadores que no han compartido una historia evolutiva con *L. arvensis* pueden ejercer fuerzas selectivas más generalizadas sobre el fenotipo floral, favoreciendo así la integración de la flor completa. Más trabajo es necesario para evaluar esta hipótesis.

CONCLUSIONES

En este estudio se demostró diferencias en la magnitud de la integración de los rasgos florales en la especie dimórfica *Lysimachia arvensis* entre las regiones geográficas examinadas. No se observaron diferencias en la magnitud de integración entre los morfos azul y rojo. Respecto a los patrones de integración, las mayores diferencias se observaron a nivel geográfico donde las poblaciones de California presentaron únicamente correlaciones positivas entre sus rasgos. Ambos morfos tuvieron similares patrones de integración a pesar de las diferencias fenológicas y genéticas documentadas en otros estudios. Se requiere mayor investigación para determinar la relación entre la integración fenotípica, la morfología de los polinizadores en las diferentes áreas geográficas, y eventuales factores que determinarían la evolución de la autogamia en las poblaciones de las regiones no nativas.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, I. A., & Busch, J. W. (2006). Relaxed pollinator-mediated selection weakens floral integration in self-compatible taxa of *Leavenworthia* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 93(6), 860–867.
- Arista, M., Talavera, M., Berjano, R., & Ortiz, P. L. (2013). Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology*, 101(6), 1613–1622.
- Berg, R. L. (1960). The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, 14(2), 171–180.
- Cheverud, J. M., Rutledge, J. J., & Atchley, W. R. (1983). Quantitative genetics of development: *Evolution*, 37(5), 895–905.
- Cheverud, J. M., Wagner, G. P., & Dow, M. M. (1989). Methods for the Comparative Analysis of Variation Patterns. *Systematic Zoology*, 38(3), 201.
- Conner, J., & Via, S. (1993). Patterns of phenotypic and genetic correlations among morphological and life-history traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Evolution*, 47(2), 704–711.
- Ford, E. B. (1945). Polymorphism. *Biological Reviews*, 20(73--88).

- Fornoni, J., Ordano, M., Pérez-Ishiwara, R., Boege, K., & Domínguez, C. A. (2015). A comparison of floral integration between selfing and outcrossing species: a meta-analysis. *Annals of Botany*, 117(2), 299–306.
- Fornoni, J., Ordano, M., Pérez-Ishiwara, R., Boege, K., & Domínguez, C. A. (2016). A comparison of floral integration between selfing and outcrossing species: a meta-analysis. *Annals of Botany*, 117(2), 299–306.
- Fuentes, N., Ugarte, E., Kühn, I., & Klotz, S. (2008). Alien plants in Chile: inferring invasion periods from herbarium records. *Biological Invasions*, 10(5), 649–657.
- Gibbs, P. E., & Talavera, S. (2001). Breeding system studies with three species of *Anagallis* (Primulaceae): Self-incompatibility and reduced female fertility in *A. monelli* L. *Annals of Botany*, 88(1), 139–144. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1439>
- Huxley, J. (1955). Morphism and evolution. *Heredity*, 9, 1--52.
- Jimenez-Lopez, F. J. (2019). Polimorfismo en el color floral y especiación en *Lysimachia arvensis*.
- Jiménez-López, F. J., Arista, M., Talavera, M., Pannell, J. R., & Ortiz, P. L. (2019). Heritabilities of lateral and vertical herkogamy in *Lysimachia arvensis*. *Plant Species Biology*, 34(1), 31–37.
- Jiménez-López, F. J., Ortiz, P. L., Talavera, M., Pannell, J. R., & Arista, M. (2020a). The role of lateral and vertical herkogamy in the divergence of the blue- And red-flowered lineages of *Lysimachia arvensis*. *Annals of Botany*, 125(7), 1127–1135.
- Jiménez-López, F. J., Matas, L., Arista, M., & Ortiz, P. L. (2020b). Flower colour segregation and flower discrimination under the bee vision model in the polymorphic *Lysimachia arvensis*. *Plant Biosystems*, 154(4), 535–543.
- Lázaro, A., & Santamaría, L. (2016). Flower-visitor selection on floral integration in three contrasting populations of *Lonicera implexa*. *American Journal of Botany*, 103(2), 325–336.
- Magwene, P. M. (2001). New tools for studying integration and modularity. *Evolution*, 55(9), 1734–1745.
- Murren, C. J. (2002). Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biology*, 17(2–3), 89–99.
- Nadot, S., & Carrive, L. (2020). The colourful life of flowers. *Botany Letters*, 168(1), 1–11.
- Narbona, E., Wang, H., Ortiz, P. L., Arista, M., & Imbert, E. (2018). Flower colour polymorphism in the Mediterranean Basin: occurrence, maintenance and implications for speciation. *Plant Biology*, 20(i), 8–20.
- Needham, J. (1933). On the dissociability of the fundamental processes in ontogenesis. *Biological Reviews*, 8(2), 180–223.
- Nentwig, W. (2008). Biological invasions: why it matters. In *Biological invasions* (pp. 1–6). Springer.

- Ordano, M., Fornoni, J., Boege, K., & Dominguez, C. A. (2008). The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist*, 1183–1192.
- Ortiz, P. L., Berjano, R., Talavera, M., Rodríguez-Zayas, L., & Arista, M. (2015). Flower colour polymorphism in *Lysimachia arvensis*: How is the red morph maintained in Mediterranean environments? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(2), 142–150.
- Pavlicev, M., Cheverud, J. M., & Wagner, G. P. (2009). Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evolutionary Biology*, 36(1), 157–170.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., & Scott Armbruster, W. (2007). Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos*, 116(11), 1904–1918.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107.
- Rodríguez, R., Marticorena, C., Alarcón, D., Baeza, C., Cavieres, L., Finot, V. L., ... & Marticorena, A. (2018). Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica*, 75(1), 1-430.
- Salam, I. U., Moinuddin, A., & Syed, T. A. (2011). Allelopathic effect of Scarlet pimpernel (*Anagallis arvensis*) on seed germination and radical elongation of mung bean and pearl millet. *Pakistan Journal of Botany*, 43(1), 351-355.
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 307–326.
- Streisfeld, M. A., & Kohn, J. R. (2007). Environment and pollinator-mediated selection on parapatric floral races of *Mimulus aurantiacus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(1), 122–132.
- Torices, R., & Muñoz-Pajares, A. J. (2015). PHENIX: An R Package to Estimate a Size-Controlled Phenotypic Integration Index. *Applications in Plant Sciences*, 3(5), 1400104.
- Ugarte, E., Lira, F., Fuentes, N., & Klotz, S. (2016). Vascular alien flora, Chile. *Check List*, 7(3), 365-382.
- Wagner, G. P. (1984). On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: Evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology*, 21(1), 77–95.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.