

VCH-FC,  
MAG-B  
E776  
C.1



**PATRONES DE INTEGRACIÓN FLORAL EN *VIOLA*  
*PORTALESIA*: DETECTANDO BLANCOS DE SELECCIÓN  
A DISTINTOS NIVELES JERARQUICOS**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

**CLAUDIA LIZ ESPINOZA LEÓN**

Mayo 2011

**Director de tesis: Dr. Rodrigo Medel C.**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGÍSTER**

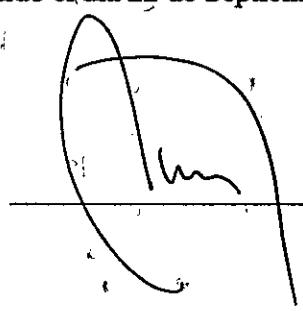
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata

**CLAUDIA LIZ ESPINOZA LEÓN**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister, en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 22 de Septiembre del año 2010

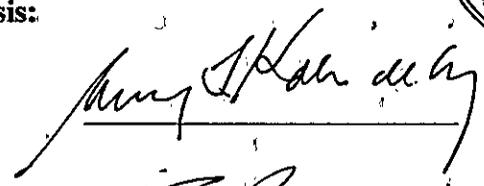
**Director de Tesis:**

Dr. Rodrigo Medel

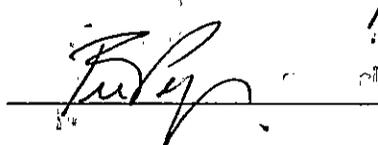


**Comisión de Evaluación de la Tesis:**

Dra. Mary Kalin



Dra. María Fernanda Pérez





## AGRADECIMIENTOS

En estos momentos son muchas las personas que se me vienen a la mente a quienes debo agradecer de alguna u otra manera por participar directa o indirectamente de este trabajo.

Sin duda en primer lugar les agradezco a mis padres y a mis hermanas la fuerza y el apoyo otorgado en todo este periodo, principalmente en los momentos críticos que tuve que enfrentar.

Agradezco a Ricardo Tejos, que aunque estando lejos compartimos largos momentos de enriquecedoras discusiones y trabajo en conjunto. Por sobre todo le agradezco su paciencia y disposición de ayudarme en cualquier instante que lo necesitara.

Quisiera agradecer además a todas las personas del laboratorio de Ecología Evolutiva, empezando por mi tutor Rodrigo Medel de quien estoy profundamente agradecida principalmente por la confianza depositada y la perseverancia que tuvimos ambos en terminar el desarrollo de esta investigación, porque no fue sencillo sin embargo se concluyó positivamente, y eso hace mucho más gratificante este momento. Le agradezco además todas las oportunidades asociadas a proyectos de investigación y su constante apoyo en mis futuros proyectos académicos. Agradezco a mis compañeros y amigas del laboratorio a Maureen, Catalina, Carmencha, Paulina, Antonio, Gabriel, Carlitos, Marcela, a las profesoras Carezza Botto y Alejandra Gonzales todos ellos quienes en algún instante con algún comentario o discusión fueron una ayuda y aporte en mi trabajo.

A mis amigos de carrera Gioconda, Mariela, Caroline, Claudia, Santiago, Isabel les agradezco, los consejos, el apoyo y simplemente los bonitos momentos de conversación y diversión.

No quiero dejar de agradecer a los miembros de mi comisión, que aunque las críticas no fueron menores, siento que tuve la oportunidad de aprender mucho más sobre mi tema de investigación y además a crecer como investigadora. Por eso gracias Fernanda y gracias Mary.

Finalmente, agradezco el apoyo financiero del proyecto Anillo ACT/2006 a cargo de Rodrigo Medel, el cual permitió que se llevara a cabo esta tesis.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	vi
<b>ABSTRACT</b> .....	viii
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
Hipótesis.....	5
Objetivos Generales.....	5
Objetivos Específicos.....	5
<b>METODOLOGÍA</b> .....	6
Especie de Estudio.....	6
Sitio de Estudio.....	6
Ensamblés de polinizadores.....	7
Análisis de características morfológicas.....	9
Comparación fenotipo floral.....	10
Magnitud y patrón de integración floral.....	10
Presencia de módulos intraflorales.....	11
Selección natural sobre rasgos individuales.....	14
Selección natural sobre integración intrafloral.....	15
<b>RESULTADOS</b> .....	17
Ensamblés de polinizadores.....	17
Comparación fenotipo floral.....	20
Magnitud y patrón de integración floral.....	21
Presencia de módulos intraflorales.....	21
Selección natural sobre rasgos individuales.....	26
Selección natural sobre integración intrafloral.....	27
<b>DISCUSIÓN</b> .....	32
<b>CONCLUSIÓN</b> .....	37
<b>REFERENCIAS</b> .....	38

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>TABLA 1</b>	Ensamble de polinizadores y tasas de visitas en el hábitat original y en el hábitat transformado durante los años 2007 y 2009.	18
<b>TABLA 2</b>	Rasgos florales individuales en el hábitat original y en el hábitat transformado en los dos años de estudio. Se indica el promedio de cada carácter y en paréntesis el error estándar.	20
<b>TABLA 3</b>	Índices de Integración (INT) de la corola de <i>Viola portalesia</i> y sus intervalos de confianza de las poblaciones del hábitat original (HO) y del hábitat transformado (HT) en los dos años de estudio.	22
<b>TABLA 4</b>	Parámetros de ajuste para los tres modelos de asociación de rasgos sugeridos en base a los modelos generados usando la aproximación de Magwene.	26
<b>TABLA 5</b>	Diferencial de selección y coeficientes de selección lineal y no lineal de los rasgos individuales en la corola de <i>Viola portalesia</i> en el hábitat original (HO) y en el hábitat transformado (HT) durante los dos años de estudio.	29
<b>TABLA 6</b>	Diferencial de selección y coeficientes de selección lineal y no lineal de los módulos identificados en la corola de <i>Viola portalesia</i> en el hábitat original (HO) y en el hábitat transformado (HT) durante los dos años de estudio.	31

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>FIGURA 1</b>	Vista frontal y lateral de la flor de <i>Viola portalesia</i> . Se indican los nueve caracteres medidos en la corola de la flor en las dos poblaciones analizadas	7
<b>FIGURA 2</b>	Agrupaciones de rasgos según la aproximación de Magwene para los dos hábitats durante el año 2007. En a) se indica el modelo observado en el hábitat original y en b) se indica el modelo generado en el hábitat transformado.	23
<b>FIGURA 3</b>	Agrupaciones de rasgos según la aproximación de Magwene para los dos hábitats estudiados durante el año 2009. En a) se indica el modelo observado en el hábitat original y en b) se indica el modelo generado en el hábitat transformado.	24
<b>FIGURA 4</b>	Modelos de asociación de rasgos que fueron comparados con el modelo observado en los hábitats estudiados.	25

## RESUMEN

Teóricamente, se espera que una reproducción exitosa en plantas requiera que los caracteres de una flor covaríen entre sí ajustándose adecuadamente a sus polinizadores. Sin embargo las flores son complejas estructuras con múltiples partes involucradas en diferentes funciones y por lo tanto es esperable que la selección natural actúe más bien sobre módulos formados por ciertos rasgos que sobre la integración total de los caracteres florales. La selección mediada por polinizadores puede ejercer distintos regímenes de selección sobre rasgos o agrupaciones de rasgos dependiendo de la composición y conducta de los polinizadores y de las características del hábitat. La modificación del hábitat puede influir en la composición de ensambles de polinizadores, modificando de este modo los regímenes de selección y así la covariación de rasgos de una flor. En este trabajo se evaluó si la selección actúa sobre asociaciones de rasgos que conforman módulos dentro de *Viola portalesia* y si el cambio de hábitat a través de sus ensambles de polinizadores genera diferencias en los patrones selectivos sobre los rasgos individuales y sobre los módulos de la flor en dos ambientes contrastantes de la zona Central de Chile. Los resultados indicaron diferencias en los ensambles de polinizadores entre hábitats y años. Sin embargo, no se observaron diferencias importantes en los niveles globales de integración floral ni en el patrón de covarianza de los rasgos entre los sitios y años. Respecto a la estructura modular del fenotipo floral, la especie presentó tres módulos claramente diferenciables de un patrón de integración completo entre los rasgos florales. Al analizar selección natural sobre los componentes individuales y modulares del fenotipo floral por población se observaron diferencias entre sitios y años

en cada nivel jerárquico analizado. Sin embargo, no todos los rasgos involucrados en la estructura de los módulos fueron blancos de selección individual. Estos resultados indican que la selección mediada por polinizadores actúa de una manera no necesariamente acoplada a nivel individual y modular en esta especie.

## ABSTRACT

Theoretical expectations suggest that successful plant reproduction requires that flower traits covary in an integrated way to accommodate to their pollinators. However, the flowers are complex structures, and different traits often exhibit different functions. Under circumstances, natural selection may promote associations among traits that act in a coordinate form to ensure plant reproduction. Pollinator-mediated selection may impose different selection regimes on individual traits or group of traits depending on the composition and behavior of the local pollinator assemblage. Habitat modification may affect the composition of pollinator assemblages therefore modifying the selective regime and the resulting covariation of floral traits. In this research we assessed (a) the extent to which natural selection act upon trait associations (modules) in *Viola portalesia* (Violaceae) and (b) whether habitat change, and concomitant variation in the composition of the pollinator assemblage, causes differences in the selection pattern at the individual trait and intrafloral module level in two contrasting environments in a central Chilean forest. Results indicate that even though pollinator assemblages differed between habitats and years, the overall integration level and patterns of floral integration were broadly similar in space and time. Regarding the modular flower structure, populations showed three well-defined modules. Analysis of selection upon individual and intrafloral modular characters revealed differences between sites and years. However, not all characters involved in the structure of the selected modules were targets of selection when analyzed at the individual trait level. In general, these results indicate that pollinator-mediated selection, albeit important in *Viola portalesia*, does not

necessarily acts in a coupled form at the individual trait and modular level in this species.

## INTRODUCCIÓN

La integración fenotípica es un concepto que se ha desarrollado en el marco de la ecología y biología evolutiva desde sus orígenes en los años 50 del siglo XX (Olson & Miller 1958, Berg 1960). Específicamente, se refiere a la covariación de ciertos rasgos como resultado de procesos históricos, fisiológicos, del desarrollo y/o adaptativos (Armbruster et al. 2004). La integración fenotípica ha sido estudiada en diversos sistemas biológicos. En plantas por ejemplo, las piezas florales han sido identificadas como un claro ejemplo de integración fenotípica. Específicamente, la flor ha sido representada como un fenotipo integrado que resulta de la covariación de distintos rasgos que trabajan en conjunto en relación a una determinada función, en este caso la función reproductiva, y donde estos rasgos se encuentran además menos correlacionados con los rasgos vegetativos (Berg 1960, Armbruster et al. 2004, Pérez-Barrales et al. 2007). La covariación de rasgos en la flor puede ser el resultado tanto de factores genéticos, de desarrollo y/o adaptativos. Sin embargo, las causas últimas de la integración floral en plantas sigue siendo un tema relevante de investigación (Herrera et al. 2002, Pérez et al. 2007). Por un lado, las causas genéticas y de desarrollo se vinculan con la idea de que rasgos que se desarrollan cercanamente tienden a estar fenotípica y genéticamente más correlacionados, probablemente debido a un control genético común y por ende debido a una co-regulación de su desarrollo (Armbruster et al. 2004). Las causas adaptativas se relacionan principalmente con la fuerza de la selección natural mediada por polinizadores, debido a que los polinizadores se han considerados como

uno de los factores más relevantes en conducir la adaptación floral (e.g., Hodges & Arnold 1994, Maad 2000, Medel et al. 2007, Murúa et al. 2010).

La idea de que los polinizadores causan integración en la flor, se basa principalmente en la hipótesis de Berg (1960), la cual plantea que para que una planta pueda adaptarse a polinizadores con hábitos especializados, la flor debe llegar a ser una estructura altamente integrada. Como todos los rasgos de una flor deben estar íntimamente correlacionados unos con otros, ajustándose adecuadamente a sus polinizadores, tal ajuste conllevaría a un incremento de las tasas de visita de los polinizadores, asegurando e incrementando finalmente la reproducción de las plantas.

Aún cuando la integración total de rasgos ha sido considerada como una adaptación que incrementa los beneficios de la polinización biótica (Berg 1960, Stebbins 1974), los escasos estudios actuales que se han aproximado a estimar el valor funcional de la integración bajo condiciones naturales han encontrado resultados controversiales. No todos han detectado una relación entre la composición del ensamble de polinizadores y el nivel de integración poblacional (e.g., Herrera et al. 2002, Nattero et al. 2010 a) así como tampoco se ha detectado selección natural actuando sobre la integración floral considerada como un rasgo (e.g., Herrera et al. 2001; Ordano et al. 2008). En base a estos resultados se ha sugerido que las fuerzas selectivas, más que actuar sobre la correlación total de los rasgos (o sobre el módulo floral), es posible que actúen sobre módulos intraflorales, es decir sobre ciertas agrupaciones de rasgos florales que cumplen una determinada función y que se encuentran menos correlacionadas con otras partes de la flor (Wagner & Altenberg 1996, Magwene 2001). En efecto, las flores son complejas

estructuras con múltiples partes involucradas en diferentes funciones tales como atracción de polinizadores, donación y recepción de polen y evasión de antagonistas (Pigliucci 2003). Específicamente, si bien las partes de la flor están vinculadas funcionalmente, es decir, su efectividad funcional puede estar determinada por su capacidad de trabajar en conjunto, la flor es un blanco de regímenes complejos de selección que pueden resultar en conflictos entre diferentes funciones, siendo poco probable que todos los rasgos florales sean optimizados para todas estas funciones. En otras palabras, si distintas fuerzas selectivas actúan sobre distintos grupos intraflorales, la selección no necesariamente debiera favorecer la integración total de rasgos, sino más bien la formación de módulos (Ordano et al. 2008). En este sentido, existe bastante evidencia que los polinizadores, además de ejercer selección sobre rasgos individuales, ejercen selección correlacional (e.g., O'Connell & Johnston 1998, Caruso 2000, Gómez 2000, Maad 2000, Benitez-Vieyra et al. 2006, Murúa et al. 2010), sugiriendo que los polinizadores son capaces de promover evolución sobre la estructura de correlaciones del fenotipo floral. Aún cuando es conocido que los polinizadores ejercen selección correlacional, estudios que evalúen la presencia de módulos intraflorales y la selección sobre estos módulos son prácticamente ausentes en la literatura. Aquellos que se han aproximado a evaluar selección correlacional sobre rasgos que conforman un módulo, han designado estos módulos usando solo un criterio funcional (e.g., Nattero et al. 2010 b). En este trabajo se propone identificar *a priori* los módulos florales de *Viola portalesia* y posteriormente evaluar la existencia de selección mediada por polinizadores sobre los módulos previamente identificados.

Por otro lado, aún cuando los polinizadores se consideran una de las mayores fuerzas proximales que conducen la adaptación en las angiospermas, existen factores bióticos y abióticos más distales que, a través de modificar los efectos de la polinización o la composición de los ensambles de polinizadores pueden ejercer influencia sobre los patrones de selección sobre las flores. Ejemplos de ello, son otras interacciones biológicas tales como herbivoría y depredación y las condiciones ambientales locales. Se ha documentado también que los ensambles de polinizadores no sólo pueden variar a un nivel espacial (e.g., Johnston 1991), sino también a nivel temporal (e.g., Schemske & Horvitz 1989, Maad 2000, Caruso et al. 2003). De este modo, diferentes poblaciones de una misma especie pueden experimentar diferentes regímenes selectivos dependiendo de las condiciones locales a la que se enfrenten, uno de los factores distales que no ha recibido suficiente atención es el referido a la transformación del hábitat inducida por la actividad humana. La transformación del hábitat pueden conllevar cambios sustanciales en los ensambles de polinizadores en comparación a ambientes inalterados, generando así heterogeneidad espacial y temporal en los regímenes de selección mediada por polinizadores sobre los caracteres de las flores en paisajes heterogéneos (Murúa et al. 2010).

El bosque de Ruil de Chile central es un hábitat nativo que ha sido extensamente sujeto a transformaciones como consecuencia de la deforestación y subsecuente reemplazo del bosque nativo por plantaciones comerciales de *Pinus radiata* (Bustamante et al. 2003). Esta práctica ha producido un paisaje altamente fragmentado de hábitat nativo embebido en una matriz de *Pinus*, lo que ha provocado una amplia variación en la

abundancia y riqueza de especies de diversos grupos funcionales (Grez et al. 2006). La especie *Viola portalesia* es una hierba que se encuentra tanto en el bosque original como en el hábitat transformado y como consecuencia puede estar experimentando y respondiendo de manera diferencial a los regímenes de selección locales. En este contexto, las preguntas que surge es si la transformación del hábitat a través de sus ensambles de polinizadores genera cambios en los patrones selectivos sobre los rasgos individuales y sobre los módulos florales de *Viola portalesia*. Específicamente es esperable que si existen diferencias en los ensambles de polinizadores entre los hábitats, los patrones de covarianza y la selección resultante sobre los rasgos individuales y sobre la asociación de rasgos de la corola de *Viola portalesia* (Violaceae) podrían diferir entre los ambientes, observándose una pérdida de estructura modular en los ambientes alterados y con ello una ausencia de selección sobre tales fenotipos. De acuerdo a lo anterior, el objetivo general de esta tesis es determinar si la selección actúa sobre asociaciones de rasgos que conforman módulos dentro de *Viola portalesia* y si el cambio de hábitat a través de sus ensambles de polinizadores generan diferencias en los patrones selectivos sobre los rasgos individuales y sobre los módulos de esta flor en dos ambientes contrastantes de la zona Central de Chile. Específicamente se examinará: i) la composición y patrones de conducta del ensamble de polinizadores entre los hábitats; ii) diferencias en los rasgos individuales entre poblaciones iii) el grado y magnitud de la integración floral entre el hábitat original y el hábitat transformado; iv) la presencia de modularidad (o integración intrafloral) y los patrones de selección sobre la integración intrafloral en ambos ambientes, y finalmente, v) la consistencia de los patrones de selección sobre la integración floral en dos temporadas reproductivas de la especie focal.

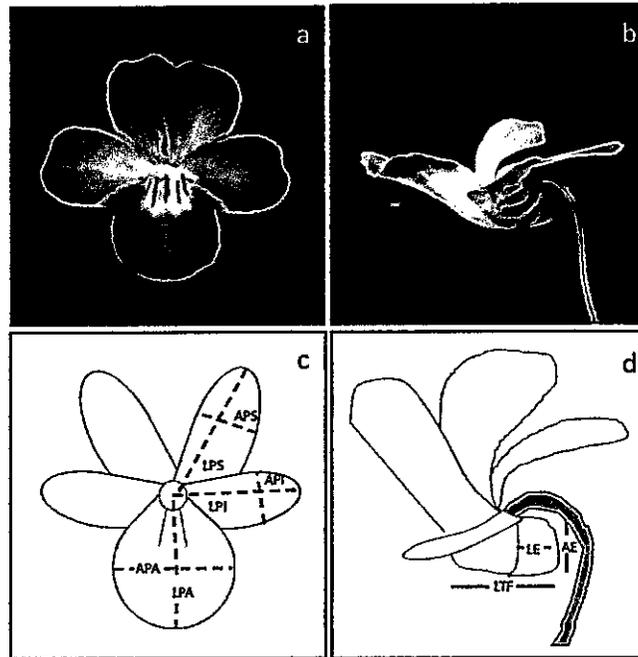
## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Especie de estudio*

*Viola portalesia* es una hierba perenne, endémica de Chile, que se distribuye a lo largo de la costa desde la Región de Valparaíso hasta la Región de Los Ríos. La flor zigomorfa, presenta un cáliz de cinco sépalos libres y una corola formada por cinco pétalos (Figura 1). El pétalo inferior forma un espolón en la parte posterior de la flor. Posee cinco estambres y un estilo con forma de gancho. Funcionalmente, sus flores son hermafroditas e incapaces de autopolinizarse en forma autónoma, necesitando de polinizadores para llevar a cabo su fertilización (Espinoza 2008). El período de floración de esta especie ocurre entre los meses de Septiembre y Diciembre. El fruto es una cápsula tri-valva dehiscente y sus semillas son dispersadas a finales de Diciembre y comienzos de Enero (Hoffmann 1982).

### *Sitios de estudio*

Este estudio fue realizado en dos poblaciones del bosque de Ruil, Región del Maule, durante la estación de primavera de los años 2007 y 2009. La primera población está localizada al interior de la Reserva Nacional Los Ruiles (35° 83'S; 72°50'W). Las especies más representativas en la Reserva (Hábitat Original o HO desde aquí en adelante) son *Nothofagus alessandri* y *N. glauca*, *Ugni molinae*, *Oxalis articulata*, *Teline monspessulana* y *Viola portalesia*. La segunda población de *V. portalesia* se encuentra inmersa en una matriz de *Pinus radiata* localizada a 3.6 km de la primera



**Figura 1.** Vista frontal (a) y lateral (b) de la flor de *Viola portalesia*. En (c) se indican los seis caracteres medidos en la corola: Largo del pétalo de aterrizaje (LPA); Ancho del pétalo de aterrizaje (APA); Largo del pétalo superior (LPS) y Ancho del pétalo superior (APS). En (d) se indican los 3 caracteres del espolón y el tubo floral: Largo del espolón (LE); Ancho del espolón (AE); Largo tubo floral (LTF).

población (35°85'S; 72°46'W). La plantación de *Pinus* (Hábitat transformado o HT desde aquí en adelante) fue de una edad aproximada de 20 años y presentaba un sotobosque con baja diversidad de hierbas y arbustos, las que incluían *Azara integrifolia*, *Lithraea caustica*, *Ugni molinae* y *Viola portalesia* como las especies más representativas.

#### *Ensamble de polinizadores*

Con el fin de relacionar los patrones de selección con los polinizadores de cada población, se caracterizó el ensamble local de polinizadores mediante la riqueza de

especies, la presencia/ausencia de órdenes de insectos y mediciones de las tasas de visita, medidas como el número de visitas por flor por hora. La tasa de visitas fue estimada en terreno mediante observaciones focales de 15 minutos en un número variable de flores de una o más plantas por período de observación en cada población. Las observaciones focales se realizaron abarcando gran parte del periodo de floración de la planta, específicamente desde finales de octubre hasta la primera quincena de diciembre entre las 0900 y 1700 horas del día. En el hábitat transformado se realizaron 108 y 178 observaciones focales en los años 2007 y 2009, respectivamente, observándose un total de 1051 y 1633 flores cada año. En el hábitat original se efectuaron 190 y 205 observaciones focales en los años 2007 y 2009, respectivamente, con un total de 1496 y 2051 flores observadas. Las visitas se consideraron como tales sólo en los casos en que los polinizadores se introducían en el tubo floral. Una vez caracterizados, los ensambles fueron comparados mediante el índice de similitud proporcional de Schemske & Brokaw (1981), el cual integra tanto la identidad como las tasas de visita de los polinizadores. Este índice fluctúa entre 0 y 1, indicando ausencia de similitud y total similitud, respectivamente. El índice se calcula como:

$$PS=1-\frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |P_{ai}-P_{bi}|$$

donde  $n$  es el número de especies total entre los hábitats  $a$  y  $b$  y  $P_{ai}$  y  $P_{bi}$  son las proporciones de tasas de visitas de la especie  $i$  con respecto al total de visitas en el hábitat  $a$  y  $b$  respectivamente. El error estándar asociado a este índice fue estimado mediante un análisis de Montecarlo con 5000 repeticiones. Finalmente, se compararon

las tasas de visitas promedio de los ensambles de polinizadores entre hábitats y entre años usando una prueba de *t*-student. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa Statistica versión 6.0.

#### *Análisis de características morfológicas*

Durante el mes de Noviembre de los años 2007 (Murúa et al. 2010) y 2009, tres flores por planta fueron marcadas y fotografiadas frontalmente y de perfil en ambas poblaciones, usando una regla graduada de 10 cm para obtener las mediciones reales de cada flor. Todas las fotografías fueron tomadas rigurosamente en un ángulo aproximado de 90° formado entre la cámara y la flor con el fin de evitar errores de medición. Un total de 100 plantas (300 flores) fueron marcadas por población y una vez terminado el período de floración se recolectaron sus frutos y semillas para su posterior análisis en el laboratorio. Producto de la pérdida de algunos frutos principalmente por frugivoría, el número de plantas registradas en cada hábitat fueron 92 en HO2007, 89 en HT2007, 94 en HO2009 y 95 en HT2009. Las fotos obtenidas fueron analizadas en el laboratorio donde 9 caracteres morfológicos fueron medidos mediante el programa ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>). Los rasgos florales fueron escogidos por estar involucrados en la interacción con los polinizadores. Seis de los rasgos se relacionan con la atracción de los polinizadores a la flor, mientras que los tres rasgos restantes están involucrados en el ajuste mecánico entre el polinizador y la flor una vez atraídos los polinizadores a las flores. Los rasgos medidos a partir de las fotos frontales fueron (Figura 1c): largo del pétalo de aterrizaje (LPA); ancho del pétalo de aterrizaje (APA); largo del pétalo inferior (LPI); ancho del pétalo inferior (API); largo del pétalo superior

(LPS) y ancho del pétalo superior (APS). Los rasgos medidos desde las fotos tomadas de perfil fueron (Figura 1d): largo del espolón (LE); ancho del espolón (AE); largo del tubo floral (LTF). Las fotografías y mediciones de caracteres fueron realizadas por la misma persona para minimizar errores experimentales y de medición. Todos los procedimientos de muestreo se realizaron el año 2007 y el año 2009 en las poblaciones de *Viola portalesia* previamente descritas, aunque no sobre los mismos individuos.

#### *Comparación de fenotipos florales entre poblaciones*

Con el fin de determinar si los rasgos florales presentan diferencias entre hábitat y entre años, se realizó un análisis de varianza de dos vías (hábitat y año). Los datos fueron examinados para cumplir con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Un test de Bonferroni se llevó a cabo para no incrementar el error de tipo I. Los análisis se llevaron a cabo usando Statistica versión 6.1

#### *Magnitud y patrón de integración floral*

A partir de los 9 caracteres morfológicos descritos en la sección anterior se generaron cuatro matrices de correlación de Pearson con las cuales se determinaron los índices de integración floral (INT de aquí en adelante) de cada población. El índice se obtuvo mediante la varianza de los valores propios ( $\text{var}(\lambda)$ ) de cada matriz de correlación (Wagner 1984, Cheverud et al. 1989). El intervalo de confianza de los cuatro índices de integración fue generado a través del método de remuestreo bootstrap con 1000 repeticiones. Como no fue posible recuperar todas las plantas inicialmente marcadas,

para poder comparar los índices de integración entre poblaciones fue necesario corregir los valores de integración iniciales sustrayendo el valor de integración esperado calculado como  $E(\text{var}(\lambda)) = (n \text{ de caracteres} - 1/N)$  del valor de integración observado (INT) (Cheverud et al. 1989). Con el fin de determinar diferencias en los patrones de integración floral entre los hábitats se determinó la correlación entre pares de matrices de correlación mediante la prueba de Mantel. Los análisis fueron realizados en el programa Poptools (<http://www.cse.csiro.au/poptools/download.htm>).

#### *Presencia de módulos intraflorales*

Con el fin de determinar la presencia de módulos dentro de la flor, se usó la aproximación de Magwene (2001). El procedimiento combina la técnica de independencia condicional y la teoría de grafos para explorar y probar patrones de integración de rasgos y su grado de interdependencia. La idea de la independencia condicional plantea que dos variables son condicionalmente independientes dada una tercera o más variables. De esta manera, la relación entre un par de variables condicionalmente independientes puede ser removida del modelo completo, permaneciendo las relaciones más fuertes entre las variables. Tales relaciones pueden ser representadas usando un modelo de grafos para visualizar de una mejor manera el patrón de asociación de las variables. El análisis se realizó construyendo una matriz de correlación, la cual fue posteriormente invertida. En la matriz de correlación invertida ( $\Omega$ ) los elementos de la diagonal están relacionados con el coeficiente de correlación múltiple ( $R$ ) entre la variable  $i$  y el resto de las variables ( $\Omega_{ii} = 1/(1-R^2)$ ). Si los

elementos diagonales de  $\Omega$  son escalados a 1, los elementos resultantes fuera de la diagonal son los coeficientes negativos de la correlación parcial de un par de variables dado el resto de las variables. Estos elementos se pueden determinar mediante la siguiente ecuación:

$$\rho_{ij \cdot \{K\}} = \frac{-\Omega_{ij}}{\sqrt{(\Omega_{ii} - \Omega_{jj})}}$$

donde  $\rho_{ij \cdot \{K\}}$  representa la fuerza de la relación entre el par de variables  $i$  y  $j$  dado el resto de las variables. Una vez obtenidos los valores de coeficientes de correlación parcial para todos los pares de rasgos, Magwene (2001) sugiere el método de “Edge exclusión deviance (EED)” (Whittaker 1990) para determinar si una particular conexión entre un par de variables puede ser eliminado desde un modelo completo con todas las conexiones posibles, es decir si dos variables pueden considerarse condicionalmente independientes dado el resto de las variables. Esto se puede obtener mediante la siguiente ecuación:

$$-N \cdot \ln(1 - \rho_{ij \cdot \{K\}}^2)$$

Donde  $N$  representa el número de individuos de la muestra estudiada,  $\ln$  el logaritmo natural y  $\rho_{ij \cdot \{K\}}^2$  el coeficiente de correlación parcial entre la variable  $i$  y  $j$  dado el resto de las variables al cuadrado. El valor de EED es probado usando la distribución de  $\chi^2$  usando un grado de libertad. Estos valores se encuentran tabulados y los valores observados que se encuentran bajo el valor crítico 3.84 son eliminados del modelo completo. Finalmente la fuerza de la conexión entre cualquier par de variables se estima mediante el grado de interdependencia de dos rasgos el cual es determinado por:

$$-0.5 \cdot \ln(1 - \rho^2_{ij} \cdot \{\kappa\})$$

Esta ecuación tiene un límite inferior de cero cuando el coeficiente de correlación parcial entre dos variables es cero.

En este trabajo se siguieron todos los pasos anteriormente mencionados para examinar la existencia de modularidad del fenotipo floral de *V. portalesia* en los dos ambientes y durante los dos años muestreados. Una vez determinadas las relaciones entre caracteres, se evaluaron distintos modelos de covariación de rasgos mediante modelos de ecuaciones estructurales. Cada modelo generado se comparó con la estructura de covariación real de los datos mediante una prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$ . En esta prueba la hipótesis nula a contrastar es que el modelo se ajusta a los datos observados y cuanto mayor sea el valor obtenido del estadístico  $\chi^2$  en comparación con los grados de libertad, menor será el ajuste. De esta manera, el modelo de covarianza que mejor se ajustó a la matriz de covarianza observada fue elegido para determinar los módulos dentro de la flor en cada ambiente. Todos los análisis se realizaron usando el programa STATISTICA 6.1 y el programa EQS versión 6.1.

### *Selección Natural*

Con el fin de indagar si los ensambles de polinizadores seleccionan rasgos florales y/o módulos intraflorales de manera distinta en los dos hábitats se realizaron análisis de selección natural.

### a) Caracteres Individuales

Para realizar los análisis de selección natural, es necesario tener una estimación del *fitness* relativo individual ( $w$  desde aquí en adelante) de las plantas de una población. Para ello se promedió la producción de semillas de las tres flores medidas por cada planta ( $w_i$ ) y con estos valores se calculó el promedio poblacional del *fitness* ( $w_m$ ). El *fitness* relativo individual se calculó entonces como  $w_i/w_m$ .

Los parámetros usados para evaluar la fuerza de la selección actuando sobre los rasgos fueron: i) oportunidad de selección ( $I$ ), el cual mide el potencial para que actúe la selección en la población y es calculado como la varianza del *fitness* relativo dentro de una población ( $\text{Var}(w_i/w_m)$ ); ii) diferencial de selección ( $S$ ), estima la fuerza total de la selección actuando sobre un rasgo  $z$ , considerando los efectos conjuntos, directos e indirectos de la selección sobre el rasgo focal y otros rasgos correlacionados. Se calcula como la covarianza entre el rasgo  $z$  y el *fitness* ( $\text{Cov}(w,z)$ ); iii) gradiente de selección lineal o direccional ( $\beta$ ), permite detectar selección direccional actuando directamente sobre un rasgo y cuantifica la magnitud y dirección del cambio esperado después de la selección, excluyendo selección sobre rasgos correlacionados (Brodie et al. 1995). Este parámetro se obtiene a través del coeficiente lineal del análisis de regresión múltiple (Land & Arnold 1983); iv) gradientes de selección no lineal univariado ( $\gamma_{ii}$ ), permite describir la naturaleza de la selección sobre las desviaciones cuadráticas del promedio. Si el coeficiente es negativo, la forma es cóncava hacia abajo (selección estabilizadora), mientras que si el coeficiente es positivo, la forma es cóncava hacia arriba (selección disruptiva). Este coeficiente se obtiene de la expansión no lineal de la ecuación de Lande

& Arnold (1983); v) gradiente de selección para rasgos correlacionados ( $\gamma_{ij}$ ). Este gradiente permite detectar selección sobre la correlación entre rasgos y se estima a partir de la regresión no lineal del análisis de regresión múltiple (Land & Arnold, 1983). Todos los análisis fueron corregidos por la prueba secuencial de Bonferroni para minimizar el error estadístico de tipo I (Rice, 1988). Previo al análisis de selección los valores fueron estandarizados a promedio cero y desviación estándar unitaria para las posteriores comparaciones entre poblaciones (Brodie et al. 1995). Los análisis de selección se determinaron en las poblaciones contrastantes de *V. portalesia* durante los dos años de estudio y se llevaron a cabo en el programa estadístico Statistica 6.1.

#### *b) Módulos Intraflorales*

Además de evaluar selección natural sobre los rasgos individuales de la corola, se evaluó si la selección natural actúa sobre las asociaciones de rasgos usando la aproximación de Magwene (2001). Para representar cada módulo como una variable lineal se usó el método multivariado de Análisis de Componentes Principales. Este método ha sido sugerido como una aproximación alternativa para evaluar selección sobre rasgos correlacionados (Lande & Arnold 1983, Ordano et al. 2008). Los factores o componentes de este análisis son nuevas variables lineales que reducen las variables originales. Cada factor agrupa aquellas variables más correlacionadas, y por lo tanto un factor puede considerarse una variable que representa principalmente a aquellas variables originales que cargan fuertemente sobre él. El valor que toma cada individuo sobre estas nuevas variables son llamados *scores* y se calculan como la distancia al

origen de la proyección de cada individuo a la nueva recta o factor (Hair et al. 1992). Como las variables dentro de un módulo son por definición altamente correlacionadas, el primer factor da cuenta en un gran porcentaje la varianza total de los datos. Todas las variables registradas se sometieron a este análisis y posteriormente se extrajeron los scores del primer factor obtenido. Una vez determinados los scores de cada módulo se examinó selección fenotípica sobre estas variables utilizando la metodología descrita en la sección anterior. Para determinar si la selección correlacional entre los rasgos que conforman un módulo es negativa o positiva se examinó el signo y magnitud de cada variable sobre el factor.

## RESULTADOS

### *Ensamble de polinizadores*

El análisis comparativo de los ensambles de polinizadores de *Viola portalesia* entre el hábitat original (HO) y el hábitat transformado (HT) reveló diferencias entre los años de estudio. Durante el año 2007, en términos de riqueza de especies, HO presentó 12.5% menos polinizadores que HT. Los órdenes de insectos que más contribuyeron en HO fueron himenópteros (44%) y dípteros (37%), mientras que en HT fueron himenópteros (39%) y coleópteros (28%). A pesar de estas diferencias, el número de especies por orden no difirió estadísticamente entre los hábitats ( $G = 4.01$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0.279$ ). En cuanto a las tasas de visitas, el ensamble de polinizadores de HO presentó una menor tasa visita promedio que el ensamble de HT (Tabla 1), indicando que las flores de *Viola* que habitan el ambiente transformado tienen una mayor probabilidad de ser visitadas (Prueba de t-Student,  $t_{1,32}$ ;  $P = 0.028$ ). Asimismo, las especies de insectos que más contribuyeron a las visitas presentaron diferencias entre hábitats. En HO, la especie dominante fue el himenóptero *Manuelia gayatina*, mientras que en HT fue el coleóptero *Arthrobrachus nigromaculatus* (Tabla 1). Globalmente los ensambles de polinizadores entre hábitats sólo compartieron 4 especies, lo cual junto con las tasas de visita arrojaron un bajo índice de similitud ( $PS = 0.07 \pm 0.08$ ).

Dos años más tarde, el número total de especies registradas en ambos sitios disminuyó globalmente en un 42.9%. El hábitat original superó en una especie (7.1%) la riqueza de especies encontradas en el hábitat transformado y los órdenes de insectos

**Tabla 1.** Ensamble de polinizadores y tasas de visitas en el hábitat original y en el hábitat transformado durante los años 2007 y 2009. En negrita se indican los polinizadores dominantes en cada sitio. Valores en paréntesis representan 1 error estándar (EE).

Orden	Especie	Tasa de visita (Visitas*flor <sup>-1</sup> *hora <sup>-1</sup> )				
		HO2007	HO2009	HT2007	HT2009	
Himenoptera	<i>Bombus dahlbomii</i>	0.008 (0.002)	NE	0.002 (0.002)	NE	
	<i>Bombus terrestris</i>	NE	NE	0.034 (0.034)	NE	
	<i>Camponotus chilensis</i>	NE	0.003 (0.003)	NE	NE	
	<i>Centris cineraria</i>	NE	NE	0.002 (0.002)	NE	
	<i>Chilicola chalcidiformis</i>	NE	NE	0.136 (0.062)	NE	
	<i>Chilicola minor</i>	NE	NE	NE	0.011 (0.007)	
	<i>Chilicola sp</i>	NE	0.008 (0.007)	NE	NE	
	<i>Codeguala occidentalis</i>	NE	NE	NE	0.017 (0.016)	
	<i>Corynura chloris</i>	0.002 (0.001)	NE	NE	NE	
	<i>Diphaglosa gayi</i>	0.001 (0.000)	NE	NE	NE	
	<i>Iridomyrmex oblonga</i>	0.012 (0.003)	0.012 (0.007)	NE	0.026 (0.013)	
	<i>Lasiophanes hoffmanni</i>	NE	NE	NE	0.039 (0.013)	
	<i>Lasioglossum spinolae</i>	NE	NE	0.003 (0.003)	0.007 (0.005)	
	<i>Manuelia gayi</i>	0.003 (0.001)	NE	NE	NE	
	<b><i>Manuelia gayatina</i></b>	<b>0.107 (0.027)</b>	<b>0.037 (0.014)</b>	<b>0.087 (0.052)</b>	<b>0.038 (0.016)</b>	
	<b><i>Manuelia postica</i></b>	<b>0.057 (0.014)</b>	<b>0.085 (0.023)</b>	NE	0.012 (0.008)	
	<i>Solenopsis gayi</i>	NE	NE	0.048 (0.036)	NE	
	Diptera	<i>Acrophthalmyda paulseni</i>	NE	0.002 (0.002)	0.076 (0.069)	0.004 (0.004)
<i>Caenopangonia brevisrostris</i>		0.002 (0.001)	NE	NE	NE	
<i>Chelipoda sp</i>		NE	0.002 (0.002)	NE	NE	
<i>Lasia corvine</i>		0.002 (0.000)	NE	NE	NE	
<i>Megalybus crassus</i>		0.026 (0.006)	0.055 (0.016)	NE	0.005 (0.004)	
<i>Megalybus obessus</i>		NE	0.035 (0.020)	NE	0.006 (0.006)	
<b><i>Platycheirus punctulata</i></b>		<b>0.012 (0.003)</b>	<b>0.056 (0.023)</b>	NE	<b>0.168 (0.034)</b>	
<i>Syrphus octomaculatus</i>		NE	0.037 (0.012)	NE	NE	
<i>Sírfido no identificado</i>		0.041 (0.010)	0.028 (0.014)	NE	NE	
<i>Trichophthalma landbecki</i>		NE	0.008 (0.004)	0.015 (0.009)	NE	
<i>Triploecheus heteroneurus</i>		0.002 (0.000)	NE	0.006 (0.006)	NE	
Coleoptera		<i>Amecocerus aluthaceithorax</i>	NE	0.002 (0.002)	0.048 (0.036)	0.021 (0.011)
		<i>Amecocerus elguetai</i>	NE	NE	0.006 (0.006)	NE
	<b><i>Arthrobrachus nigromaculatus</i></b>	NE	NE	<b>0.692 (0.138)</b>	0.037 (0.012)	
	<i>Colastus sp.</i>	NE	NE	0.034 (0.034)	NE	
	<i>Eucalus tessellatus</i>	0.007 (0.002)	0.002 (0.002)	NE	NE	
	<i>Hylodanacea ruficollis</i>	NE	NE	0.006 (0.006)	NE	
	<i>Trogoderma granarium</i>	NE	NE	NE	0.005 (0.004)	
	Lepidoptera	<i>Homeonympha humilis</i>	0.006 (0.001)	NE	NE	NE
<i>Hylephila venusta</i>		NE	NE	0.009 (0.009)	NE	
<i>Vannesa terpsichore</i>		0.001 (0.003)	NE	0.034 (0.034)	NE	
<i>Yramea cytheris</i>		NE	NE	0.121 (0.061)	NE	
	Tasa de visita promedio (EE)	0.018 (0.007)	0.025 (0.007)	0.076(0.040)	0.028(0.011)	

NE: no encontrada en el hábitat

más representativos en ambos ambientes fueron dípteros (HO: 47%; HT: 36%) e himenópteros (HO: 40%; HT: 50%). Estos valores no revelaron diferencias en términos de número de especies por orden (Prueba de G,  $G = 0.34$ ,  $gl = 2$ ,  $P = 0.842$ ). A diferencia del año 2007, ninguna especie del orden Lepidóptera fue registrada. En cuanto a la tasa de visita, no se observaron diferencias en el promedio entre poblaciones (Prueba de t-Student,  $t_{1,27}$ ;  $P = 0.604$ ), aunque las especies que más contribuyeron a las visitas nuevamente difirieron entre sí. En HO el himenóptero *Manuelia postica*, segundo polinizador más relevante después de *Manuelia gayatina* durante el año 2007, fue el que más contribuyó a las visitas. En HT el díptero *Platycheirus punctulata*, especie no encontrada en el ensamble del año 2007, fue la especie más importante (Tabla 1). Este año, ocho especies fueron compartidas entre los hábitats, incrementando su similitud promedio en cinco veces, desde  $0.07 (\pm 0.08)$  en 2007 a  $0.35 (\pm 0.03)$  en 2009.

Al analizar un mismo sitio entre años, también se observaron diferencias. En el caso de HO, el número de especies en el año 2009 disminuyó en un 6.7% (una especie) con respecto al año 2007. Globalmente, el ensamble perdió 9 especies, conservó 7 y se registraron 8 especies nuevas en relación al año 2007. No obstante, no se observaron diferencias en el número de especies por orden de insectos entre años. La tasa de visita promedio tampoco arrojó diferencias entre años (Prueba de t-Student,  $t_{1,29}$ ;  $P = 0.248$ ), sin embargo hubo recambio en el polinizador dominante (Tabla 1). Los ensambles de polinizadores en este sitio presentaron el mayor índice de similitud de  $0.54 \pm 0.03$ . Respecto al hábitat transformado, el número de especies registradas en el año 2009 disminuyó en un 28.6% respecto al año 2007, perdiéndose 13 especies, conservándose 5 y registrándose 9 especies nuevas. En cuanto a los órdenes de insectos, Coleóptera, el

segundo orden más relevante en términos de riqueza de especies encontrado en el año 2007, disminuyó un 60%, mientras que el número de especies de dípteros se incrementó en un 66.6%. La tasa de visita promedio no difirió entre los años (Prueba de t-Student,  $t_{1,30}$ ;  $P = 0.454$ ). Sin embargo, y al igual que en el hábitat original, se observó un recambio de especies dominantes (Tabla 1). El índice de similitud entre años fue de 0.21 ( $\pm 0.05$ ), sugiriendo que el ensamble de polinizadores de HT posee una menor estabilidad comparado a HO.

#### *Comparación de fenotipos florales entre hábitat*

Al evaluar posibles diferencias en los rasgos individuales entre sitios, se observa que gran parte de los rasgos florales medidos en la corola de *Viola portalesia* varían significativamente entre ambientes y entre años (Tabla 2), lo cual sugiere que esta especie responde de manera diferencial a los factores locales que se encuentran en cada sitio y entre años.

**Tabla 2.** Rasgos florales individuales en el hábitat original y en el hábitat transformado en los dos años de estudio. Se indica el promedio de cada carácter y en paréntesis el error estándar. Los rasgos analizados son: largo pétalo de aterrizaje (LPA); ancho pétalo de aterrizaje (APA); largo pétalo inferior (LPI); ancho pétalo inferior (API); largo pétalo superior (LPS); ancho pétalo superior (APS); largo espolón (LE); ancho espolón (AE) y largo tubo floral (LTF).

	Año 2007		Año 2009		<i>F</i>
	HO	HT	HO	HT	
LPA	1.027 (0.012) <sup>a</sup>	1.150 (0.012) <sup>b</sup>	1.197 (0.012) <sup>c</sup>	1.246 (0.012) <sup>d</sup>	9.50**
APA	0.828 (0.014) <sup>a</sup>	0.963 (0.014) <sup>b</sup>	1.007 (0.014) <sup>c</sup>	1.022 (0.014) <sup>c</sup>	18.27**
LPI	1.043 (0.012) <sup>a</sup>	1.219 (0.012) <sup>b</sup>	1.231 (0.013) <sup>c</sup>	1.314 (0.01) <sup>d</sup>	15.04**
API	0.582 (0.008) <sup>a</sup>	0.652 (0.009) <sup>b</sup>	0.650 (0.008) <sup>c</sup>	0.656 (0.008) <sup>bc</sup>	14.64**
LPS	1.080 (0.014) <sup>a</sup>	1.223 (0.014) <sup>b</sup>	1.269 (0.014) <sup>c</sup>	1.304 (0.014) <sup>c</sup>	14.77**
APS	0.588 (0.009) <sup>a</sup>	0.646 (0.009) <sup>b</sup>	0.670 (0.009) <sup>c</sup>	0.682 (0.009) <sup>c</sup>	6.48*
LE	0.232 (0.002) <sup>a</sup>	0.253 (0.002) <sup>b</sup>	0.247 (0.002) <sup>c</sup>	0.259 (0.002) <sup>b</sup>	3.94*
AE	0.250 (0.003) <sup>a</sup>	0.266 (0.003) <sup>b</sup>	0.279 (0.003) <sup>c</sup>	0.299 (0.003) <sup>d</sup>	0.54
LTF	0.824 (0.006) <sup>a</sup>	0.889 (0.006) <sup>b</sup>	0.848 (0.006) <sup>c</sup>	0.902 (0.006) <sup>b</sup>	0.82

Las letras a lo largo de cada fila representan diferencias significativas entre cada par de comparación. El valor *F* está referido al término de la interacción entre los factores hábitat y año; \* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$

### *Magnitud y patrón de integración floral*

Dado que los caracteres individuales difirieron entre ambientes, la integración de estos caracteres también podría verse afectada producto de las nuevas condiciones a las cuales se enfrentan en cada sitio. Con el objetivo de evaluar potenciales diferencias en la fuerza de correlación de los 9 rasgos medidos en la corola de *Viola portalesia* entre las poblaciones durante los dos años de estudio se calculó el índice de integración floral en cada situación. Los cuatro índices de integración fueron distintos de cero, indicando que esta especie presenta algún grado de integración de la corola (Tabla 3). Los índices fluctuaron entre 1.83 y 2.34 representando desde un 20.3% a un 26.0% respectivamente del máximo valor de integración esperado en una matriz de 9 caracteres ( $INT = 9$ ). Sin embargo, los valores observados entre hábitats y años no presentaron diferencias significativas entre sí, lo cual se manifiesta en la sobreposición de los intervalos de confianza alrededor de cada valor de integración (Tabla 3). Las correlaciones entre los pares de matrices revelaron una estructura de correlación similar entre las poblaciones indicando ausencia de diferencias en el patrón de integración floral ( $P > 0.05$ , en todos los pares de correlaciones). Estos resultados sugieren que la transformación del hábitat no ha ocasionado una modificación importante en el nivel global de integración floral de *V. portalesia* en relación a lo observado en el hábitat original.

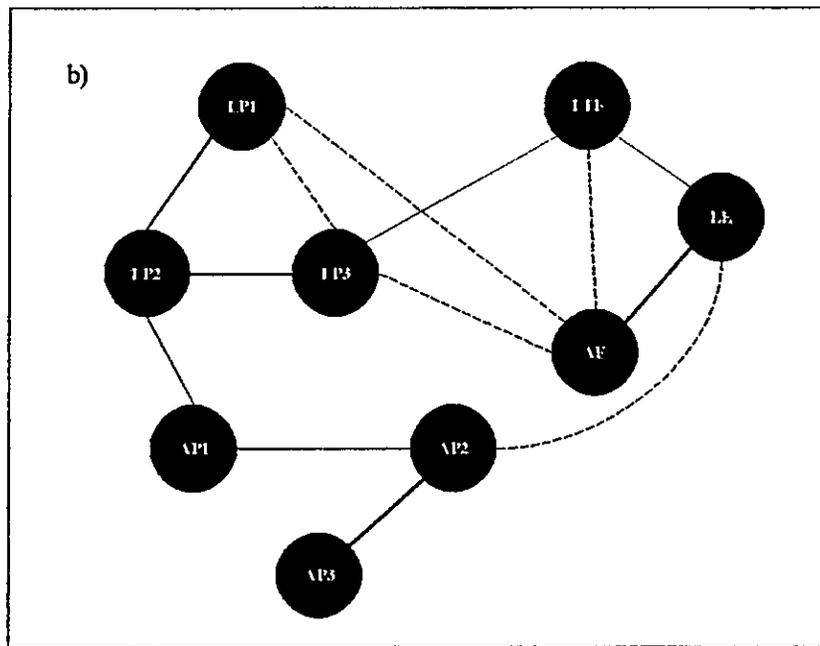
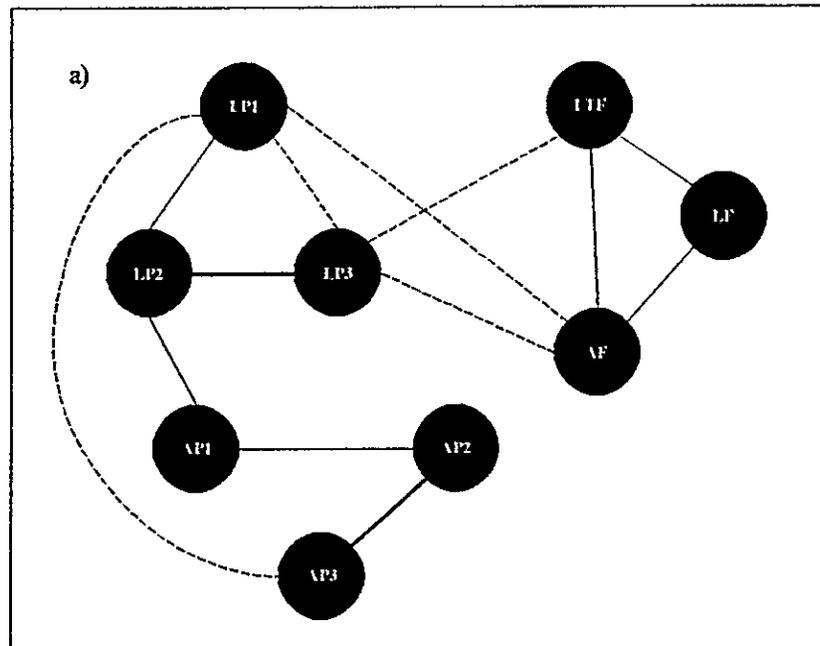
### *Presencia de módulos intraflorales*

Con el fin de indagar si la selección mediada por polinizadores actúa sobre las correlaciones de rasgos que forman módulos dentro de la flor, se evaluó en primer lugar la existencia de módulos intraflorales mediante la aproximación de Magwene.

**Tabla 3.** Índices de Integración (INT) de la corola de *Viola portalesia* y sus intervalos de confianza de las poblaciones del hábitat original (HO) y del hábitat transformado (HT) en los dos años de estudio.

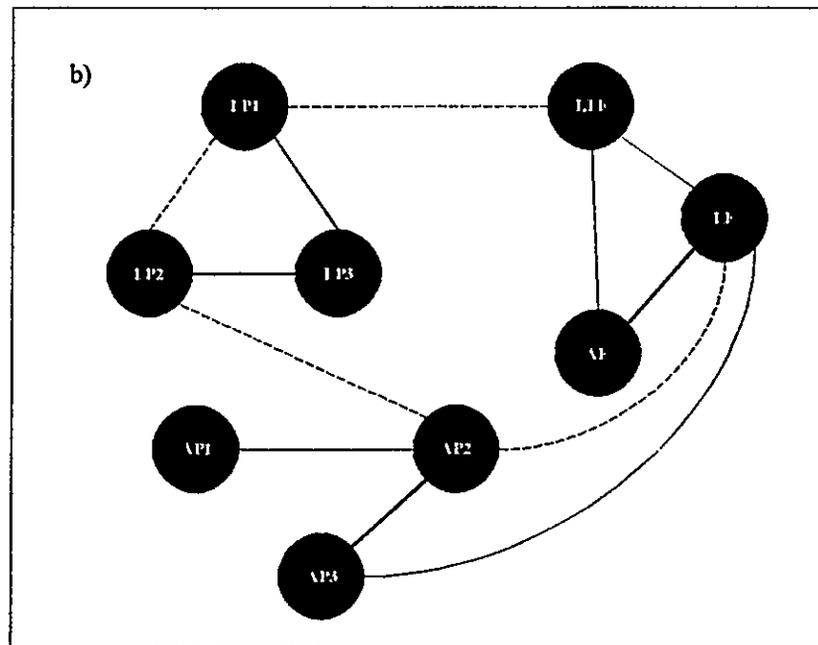
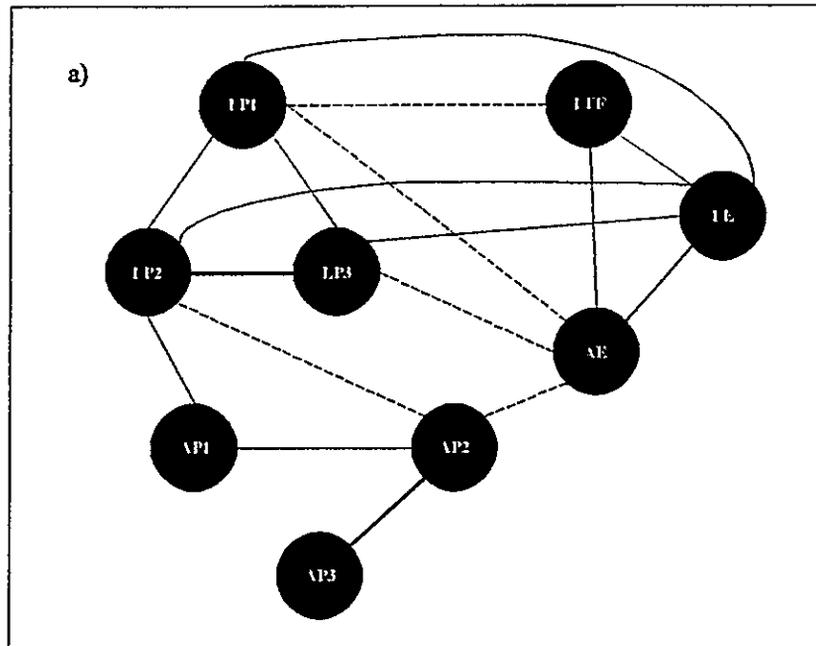
Hábitat	INT	Intervalo de confianza
HO2007	1.83	1.50-2.53
HT2007	2.32	1.49-2.43
HO2009	2.34	1.51-2.46
HT2009	2.21	1.49-2.48

Las relaciones entre los pares de rasgos presentaron algunas variaciones entre ambientes y entre años (Figura 2 y 3). Con el fin de dilucidar los patrones de asociación entre variables se evaluó el ajuste de tres modelos distintos mediante análisis de ecuaciones estructurales. Los modelos evaluados son especificados en la Figura 4. De acuerdo a los parámetros de ajuste todos los ambientes presentaron un mayor ajuste al modelo III (Tabla 4) indicando que el patrón de covarianza no varía entre hábitats concordando con lo revelado por la prueba de Mantel en la sección anterior. De acuerdo al modelo III, tres módulos fueron identificados; el primer módulo agrupó las tres variables asociadas al largo de los tres pétalos que conforman la flor; el segundo módulo agrupó las medidas de ancho de los pétalos dos y tres, y finalmente el tercer módulo agrupó el largo y ancho del espolón. Un aspecto interesante fue que el ancho del pétalo de aterrizaje, tiende a estar dissociado del conjunto del ancho de los demás pétalos. Asimismo, el largo del tubo floral es un rasgo que no forma parte claramente de ningún módulo considerando los rasgos medidos.



----- 0.010-0.019    ——— 0.020-0.099    ——— 0.100-0.199    ——— 0.200-0.299

**Figura 2.** Agrupaciones de rasgos según la aproximación de Magwene para los dos hábitats estudiados durante el año 2007. En a) se indica el modelo observado en el hábitat original y en b) se indica el modelo generado en el hábitat transformado.



----- 0.010-0.019    - - - - - 0.020-0.099    \_\_\_\_\_ 0.100-0.199    = = = = = 0.200-0.299

**Figura 3.** Agrupaciones de rasgos según la aproximación de Magwene para los dos hábitats estudiados durante el año 2009. En a) se indica el modelo observado en el hábitat original y en b) se indica el modelo generado en el hábitat transformado.

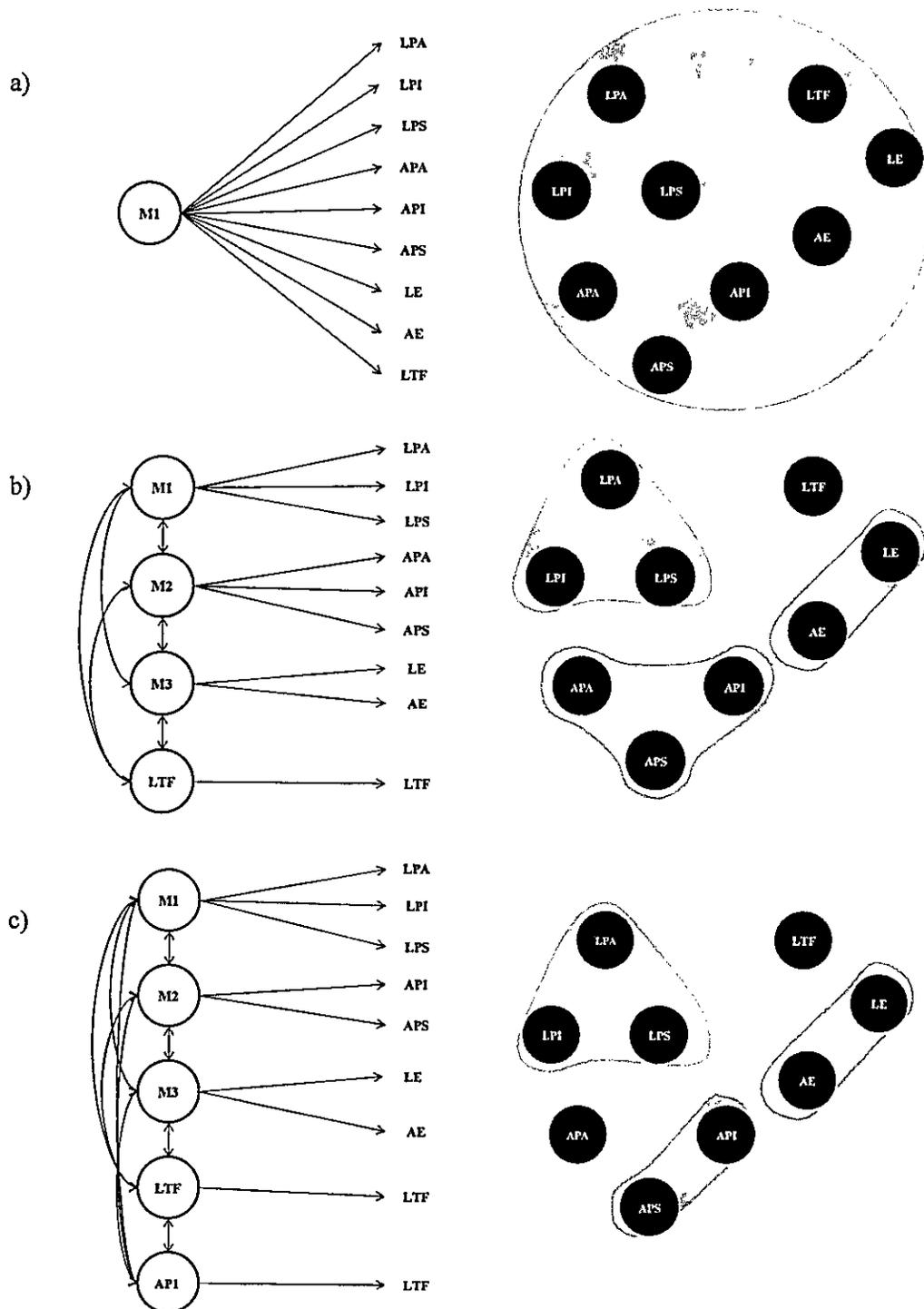


Figura 4. Modelos de asociación de rasgos que fueron comparados con el modelo observado en los hábitats estudiados. a) Modelo I representa un modelo de integración total de rasgos; b) Modelo II está representado por tres módulos, un primer módulo relacionado con el largo de los pétalos, un segundo módulo relacionado con el ancho de los pétalos y un tercer módulo relacionado con rasgos del espolón; c) Modelo III representa el mismo modelo anterior pero desligando al ancho del pétalo de aterrizaje del módulo dos.

**Tabla 4.** Parámetros de ajuste para los tres modelos de asociación de rasgos sugeridos en base a los modelos generados usando la aproximación de Magwene (2001).

	Modelo I			Modelo II			Modelo III		
	AIC	$\chi^2$	<i>P</i>	AIC	$\chi^2$	<i>P</i>	AIC	$\chi^2$	<i>P</i>
HO2007	100.06	154.06	0.00	-12.56	29.43	0.10	-10.27	23.73	0.13
HO2009	154.545	208.55	0.00	12.51	54.51	0.00	6.58	40.58	0.01
HT2007	90.54	144.54	0.00	-3.64	38.36	0.01	-11.13	22.87	0.15
HT2009	115.85	169.85	0.00	-19.56	22.45	0.37	-13.82	20.18	0.27

### *Análisis de Selección Natural*

#### *a) Caracteres individuales*

El análisis de selección sobre los caracteres individuales de la corola de *Viola portalesia* en ambos sitios (ver estadística descriptiva en Tabla 2) reveló distintas tendencias en los patrones selectivos entre hábitats y años. Primero, la oportunidad de selección (*I*) reveló diferencias entre años. El hábitat original presentó mayores valores, indicando que las plantas que crecen en este ambiente tienen una mayor probabilidad de recibir selección (año 2007, HT: 0.052; HO: 0.075, Test de Levene  $F_{1,186} = 4.24$ ,  $P = 0.041$ ; Año 2009, HT: 0.075; HO: 0.136; Test de Levene  $F_{1,196} = 7.39$ ,  $P = 0.007$ ). Se detectó selección total actuando sobre la mayoría de los caracteres florales en HT en ambos años, mientras que en HN se detectó selección actuando solo sobre cuatro rasgos en HO 2009 (Tabla 5). Al analizar los gradientes de selección directa, se detectó selección actuando sobre la población del hábitat transformado en ambos años. En HT 2007 se detectó selección direccional actuando sobre el ancho de los pétalos superiores (APS) de la corola, manifestando una relación lineal positiva con el *fitness* ( $\beta' = 0.110$ ,  $P < 0.05$ , Tabla 5 c). En HT 2009 en cambio, se detectó selección direccional positiva sobre el ancho del

espolón, un rasgo que se relaciona con el ajuste entre flor-polinizador. Finalmente, a diferencia del lo que ocurre en el hábitat transformado, en el hábitat original no se detectó selección directa en ninguno de los años. Los gradientes de selección cuadrática y de selección correlacional no revelaron significancia estadística en ninguno de los casos.

#### *b) Módulos Intraflorales*

El análisis de selección sobre los coeficientes individuales de los factores extraídos en cada módulo indicó que la selección natural actúa a un nivel modular sobre la flor, presentando distintas tendencias en los patrones selectivos resultantes en cada hábitat durante los dos años. En primer lugar, el diferencial de selección reveló selección total significativa sobre el módulo 1 (largo de los pétalos) en HT durante los dos años y en HO en el año 2009 indicando que la selección favorece una disminución en el tamaño de los rasgos correlacionados en ambos hábitats. Asimismo, se observó selección positiva sobre el módulo 2 (ancho de API-APS) en HT durante los dos años indicando que se promueve un incremento de los caracteres correlacionados en ambos años. Finalmente, se detectó selección sobre el módulo 3 en los hábitats contrastantes en el año 2009 donde se favorece un incremento en el tamaño de los rasgos que conforman este módulo (largo y ancho de espolón). Se realizaron además análisis de selección sobre los rasgos que no formaron parte de ningún módulo (API y LTF). Con excepción de HO 2007, la selección favoreció las flores con tubos florales largos en todos los casos (Tabla 5 y 6). En cuanto al análisis de selección directa y después de realizar ajustes de Bonferroni, se detectó selección directa negativa sobre el módulo 1 y sobre el ancho del pétalo de aterrizaje

únicamente en HT 2007. La selección negativa sobre el módulo 1 indica que se favorece un menor tamaño de los rasgos involucrados en el módulo. En otras palabras existiría selección correlacional positiva sobre el módulo uno, ya que los tres rasgos cargan fuerte y positivamente sobre el factor o módulo 1, favoreciendo a los individuos más pequeños. Asimismo, la selección favoreció una disminución en el tamaño del ancho del pétalo inferior o de aterrizaje (Tabla 6). Estos análisis indican que existen algunas diferencias en los patrones de selección sobre los módulos entre hábitats. Al analizar los coeficientes de selección indirecta y correlacional, no se observaron resultados significativos, la ausencia de selección correlacional indica que la selección sobre la correlación entre módulos es globalmente de poca importancia en este sistema (Tabla 6).

**Tabla 5.** Diferencial de selección y coeficientes de selección lineal y no lineal de los rasgos individuales en la corola de *Viola portalesia* en el hábitat original (HO) y en el hábitat transformado (HT) durante los dos años de estudio. En a) se indica el hábitat original 2007, en b) el hábitat original 2009, en c) el hábitat transformado 2007 y en d) el hábitat transformado 2009. Valores en paréntesis indican 1 error estándar

a)

	$S'$	$\beta'$	$\gamma''$									
			APA	LPI	API	LPS	APS	LE	AE	LTF		
LPA	0.044	0.018 (0.045)	-0.770 (1.380)	-2.201 (2.346)	-0.157 (1.871)	3.816 (2.468)	-0.657 (1.974)	-2.041 (1.337)	1.789 (2.080)	-0.787 (1.797)		
APA	0.002	-0.029 (0.040)	0.923 (0.677)	2.746 (1.970)	-1.167 (1.404)	-3.174 (1.560)	0.199 (1.412)	0.009 (1.013)	-0.782 (1.091)	-1.587 (1.358)		
LPI	0.032	-0.039 (0.063)	2.085 (2.338)	-	-3.680 (2.693)	-3.638 (2.956)	3.221 (2.562)	0.106 (1.837)	6.707 (2.031)	-7.439 (2.794)		
API	0.028	-0.002 (0.054)	0.192 (1.234)	-	-	2.034 (1.994)	0.432 (1.504)	-3.212 (1.748)	3.567 (2.107)	1.415 (1.849)		
LPS	0.050	0.080 (0.057)	1.134 (1.659)	-	-	-	-1.997 (2.420)	1.668 (2.033)	-6.945 (2.354)	5.947 (2.798)		
APS	0.037	0.026 (0.047)	-0.389 (0.579)	-	-	-	-	0.494 (1.492)	-3.284 (2.051)	2.374 (1.966)		
LE	0.017	-0.008 (0.035)	-0.910 (1.070)	-	-	-	-	-	3.301 (1.412)	1.064 (1.484)		
AE	0.035	0.038 (0.037)	-1.104 (1.052)	-	-	-	-	-	-	-2.819 (1.486)		
LTF	0.023	-0.022 (0.040)	1.382 (1.380)	-	-	-	-	-	-	-		

b)

	$S'$	$\beta'$	$\gamma''$									
			APA	LPI	API	LPS	APS	LE	AE	LTF		
LPA	0.059	-0.010 (0.063)	3.975 (2.683)	-8.914 (5.124)	-2.792 (2.893)	2.824 (4.102)	0.373 (3.223)	-3.623 (3.805)	4.869 (3.884)	-1.681 (3.212)		
APA	0.006	-0.008 (0.048)	-1.337 (0.995)	-0.637 (2.696)	1.305 (2.077)	-3.389 (2.697)	0.506 (1.764)	3.761 (2.419)	-4.710 (2.286)	2.173 (2.793)		
LPI	0.073	0.018 (0.081)	-0.872 (3.790)	-	0.068 (0.257)	6.153 (5.609)	4.440 (3.205)	-2.858 (4.421)	5.688 (4.822)	-1.348 (4.085)		
API	0.046	0.020 (0.069)	-0.685 (2.868)	-	-	5.117 (2.878)	1.310 (4.288)	0.528 (3.163)	-2.454 (3.697)	-0.863 (3.672)		
LPS	0.092*	0.050 (0.075)	-4.944 (4.060)	-	-	-	-4.556 (3.100)	4.628 (4.152)	-8.313 (3.419)	5.337 (4.658)		
APS	0.030	-0.028 (0.062)	-1.130 (2.219)	-	-	-	-	1.714 (2.492)	1.290 (2.674)	-2.509 (3.296)		
LE	0.099**	0.054 (0.060)	0.793 (3.315)	-	-	-	-	-	5.560 (3.905)	-6.170 (5.162)		
AE	0.089*	0.030 (0.059)	-4.169 (2.494)	-	-	-	-	-	-	4.398 (5.036)		
LTF	0.074*	0.005 (0.055)	0.577 (2.529)	-	-	-	-	-	-	-		

c)

	$\gamma_H$										
	$\beta'$	APA	LPI	API	LPS	APS	LE	AE	LTF		
LPA	0.090**	1.275 (1.395)	-2.819 (2.556)	-0.584 (1.407)	3.636 (1.862)	1.232 (1.494)	1.944 (1.137)	-1.661 (0.957)	-1.986 (1.041)		
APA	0.036	-0.039 (0.028)	1.268 (1.344)	-1.997 (0.940)	0.228 (0.972)	1.167 (0.783)	-0.188 (0.499)	0.482 (0.497)	0.640 (0.585)		
LPI	0.088**	0.024 (0.042)	-	0.358 (1.757)	-2.083 (1.385)	0.576 (1.552)	1.927 (1.245)	-0.302 (1.207)	-1.569 (1.480)		
API	0.061**	-0.062 (0.036)	-	-	1.035 (1.474)	-0.384 (1.069)	-2.225 (0.803)	1.105 (0.882)	0.710 (1.015)		
LPS	0.101**	0.069 (0.035)	-	-	-	-2.181 (1.458)	-2.353 (1.022)	1.068 (1.051)	1.502 (1.492)		
APS	0.096**	0.110 (0.034)*	-	-	-	-	1.125 (0.684)	-0.607 (0.732)	0.394 (0.969)		
LE	0.030	0.017 (0.028)	-	-	-	-	-	-0.721 (0.912)	0.911 (0.877)		
AE	0.024	-0.028 (0.028)	-	-	-	-	-	-	-0.104 (0.792)		
LTF	0.066**	0.000 (0.027)	-	-	-	-	-	-	-		

d)

	$\gamma_H$										
	$\beta'$	APA	LPI	API	LPS	APS	LE	AE	LTF		
LPA	0.085**	-0.381 (1.509)	1.157 (1.798)	-0.258 (1.855)	-1.222 (2.690)	1.098 (1.509)	2.467 (1.920)	-0.981 (1.724)	-0.684 (1.685)		
APA	0.033	-0.034 (0.032)	-0.419 (1.503)	-1.410 (1.383)	-2.234 (1.491)	1.114 (1.071)	-0.865 (1.154)	-0.203 (1.258)	3.504 (1.118)		
LPI	0.081**	0.028 (0.045)	-	0.656 (2.650)	1.503 (2.159)	-0.764 (1.723)	-2.221 (1.654)	-0.640 (1.898)	2.560 (2.058)		
API	0.077**	0.017 (0.048)	-	-	2.978 (2.810)	-0.999 (2.323)	1.978 (1.514)	-1.265 (2.254)	-3.888 (1.683)		
LPS	0.079**	0.002 (0.045)	-	-	-	-1.381 (1.659)	-1.323 (1.823)	2.596 (1.866)	0.846 (2.292)		
APS	0.068*	0.015 (0.041)	-	-	-	-	0.124 (1.017)	0.940 (1.564)	-1.365 (1.691)		
LE	0.056*	-0.090 (0.037)	-	-	-	-	-	-0.675 (2.181)	0.623 (1.815)		
AE	0.119**	0.129 (0.036)*	-	-	-	-	-	-	-2.978 (2.058)		
LTF	0.115**	0.072 (0.035)	-	-	-	-	-	-	-		

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$  $S'$ ,  $\beta'$ ,  $\gamma_H$  y  $\gamma_{ij}$  indican coeficientes estandarizados

**Tabla 6.** Diferencial de selección y coeficientes de selección lineal y no lineal de los módulos identificados en la corola de *Viola portalesia* en el hábitat original (HO) y en el hábitat transformado (HT) durante los dos años de estudio. El módulo uno (M1) agrupa los 3 caracteres relacionados con el largo de los pétalos (LPA; LPI; LPS), el módulo dos (M2) agrupa los caracteres relacionados con el ancho de los pétalos inferior y superior (API,APS) y el módulo tres (M3) agrupa el largo y ancho del espólon. Valores en paréntesis indican 1 error estándar

		$S'$	$\beta'$	$\gamma'$	M2	M3	LTF	APA
HO 2007	M1	-0.020	-0.051 (0.039)	0.005 (0.038)	0.043 (0.048)	0.039 (0.043)	-0.302 (0.271)	0.269 (0.276)
	M2	0.034	0.027 (0.040)	0.016 (0.048)	-	-0.004 (0.049)	-0.288 (0.425)	0.325 (0.440)
	M3	0.026	0.026 (0.035)	0.037 (0.032)	-	-	0.049 (0.276)	-0.044 (0.282)
	LTF	0.023	-0.017 (0.039)	0.230 (0.200)	-	-	-	-0.627 (0.554)
	APA	0.002	-0.039 (0.036)	0.478 (0.471)	-	-	-	-
HO 2009	M1	-0.083*	-0.059 (0.050)	-0.010 (0.045)	-0.070 (0.066)	0.172 (0.061) <sup>a</sup>	-0.900 (0.528)	0.859 (0.529)
	M2	0.040	-0.016 (0.049)	-0.106 (0.063)	-	0.117 (0.064)	-0.932 (0.644)	0.925 (0.645)
	M3	0.103**	0.084 (0.051)	-0.042 (0.043)	-	-	0.436 (0.406)	0.501 (0.406)
	LTF	0.074*	0.000 (0.054)	0.036 (0.260)	-	-	-	0.030 (0.607)
	APA	0.006	-0.004 (0.045)	-0.025 (0.496)	-	-	-	-
HT 2007	M1	-0.092**	-0.125 (0.038)**	0.048 (0.048)	0.016 (0.049)	0.018 (0.040)	-0.077 (0.042)	0.000 (0.051)
	M2	0.083**	0.049 (0.028)	-0.006 (0.032)	-	0.004 (0.032)	0.047 (0.034)	-0.042 (0.057)
	M3	0.029	-0.010 (0.023)	0.011 (0.025)	-	-	-0.032 (0.028)	0.027 (0.031)
	LTF	0.066*	0.012 (0.027)	0.018 (0.029)	-	-	-	-0.033 (0.040)
	APA	0.036	-0.091 (0.032)*	0.028 (0.047)	-	-	-	-
HT 2009	M1	-0.090**	-0.046 (0.035)	-0.032 (0.062)	-0.124 (0.076)	-0.031 (0.034)	0.050 (0.040)	0.129 (0.047) <sup>a</sup>
	M2	0.076**	0.016 (0.037)	0.025 (0.044)	-	-0.041 (0.036)	-0.007 (0.044)	-0.040 (0.048)
	M3	0.094**	0.040 (0.032)	0.030 (0.030)	-	-	-0.059 (0.037)	0.023 (0.037)
	LTF	0.114**	0.067 (0.035)	-0.046 (0.040)	-	-	-	0.015 (0.039)
	APA	0.036	-0.018 (0.032)	0.026 (0.041)	-	-	-	-

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$

$S'$ ,  $\beta'$ ,  $\gamma'_i$  and  $\gamma'_{ij}$  indican coeficientes estandarizados

## DISCUSIÓN

El tema central de esta tesis fue examinar si la selección actúa a un nivel modular y si los ensambles de polinizadores afectan los patrones selectivos sobre ciertos rasgos individuales de la corola de *Viola portalesia* y sobre la correlación de rasgos o integración intrafloral identificada *a priori* por el método de Magwene (2001) en dos ambientes cercanos pero contrastantes de la zona Central de Chile.

En primer lugar, los resultados indicaron que *Viola portalesia* presentó diferencias morfológicas en la mayoría de los rasgos entre hábitats durante los dos años de estudio sugiriendo que existen condiciones bióticas y abióticas propias de cada ambiente que posiblemente generan distintas respuestas morfológicas en la planta. Esta observación es consistente con la estructura de los ensambles de polinizadores existentes en cada sitio. Los ensambles encontrados en cada sitio fueron disimiles en ambos años, principalmente en el año 2007. Dentro de un mismo hábitat entre años, también se encontraron diferencias significativas, sin embargo esto probablemente se deba a cambios en las condiciones abióticas de un año a otro, ya que se observa que todos los rasgos en ambos ambientes presentaron mayores dimensiones.

Al examinar posibles diferencias entre hábitats en los niveles de integración total de rasgos, los resultados indicaron que las poblaciones examinadas no difirieron en la magnitud de integración, lo cual sugiere que la composición de los ensambles de polinizadores locales no darían cuenta de los niveles de integración encontrados. Este resultado coincide con resultados de otros autores (Herrera et al. 2002; Nattero et al.

2010 a) quienes descartan la idea de que los polinizadores sean el primer factor causal de la integración fenotípica. Sin embargo, hay que tener en cuenta que tanto este estudio como aquellos que han estimado el valor funcional de la integración fenotípica han usado especies de plantas generalistas (Herrera et al. 2001; Herrera et al. 2002; Ordano et al. 2008) y posiblemente los resultados y conclusiones observados en estos trabajos sean consecuencia de la alta riqueza de especies polinizadores registradas en cada población. En efecto, en este estudio se registraron más de 10 polinizadores en ambos hábitats durante los dos años de estudio, y por lo tanto es poco probable que en estas condiciones existan diferencias en los niveles de integración a pesar de existir diferencias en la composición de los ensambles de polinizadores. En la literatura solo un trabajo ha estimado selección sobre la integración total, el cual usa una especie de planta generalista (Ordano et al. 2008), rechazándose la idea que la selección natural actuaría sobre la integración floral. Resultaría útil estimar selección sobre la integración floral en sistemas más especializados, donde es probable que la integración floral sea favorecida por los polinizadores. En efecto, diversos estudios han encontrado una relación positiva entre la magnitud de la integración y el grado de especialización de la planta (Berg 1960; Anderson & Bush 2006; Pérez-Barrales et al. 2007; Rosas-Guerrero et al. 2010).

Cuando se examinaron los patrones de modularidad tampoco se observaron diferencias entre hábitats ni entre años, si bien se encontraron variaciones en las relaciones de ciertos rasgos y en la fuerza de estas relaciones entre sitios. Las poblaciones de *V. portalesia* se ajustaron a un mismo modelo de covarianza caracterizado por tres módulos intraflorales, sugiriendo que la baja similitud y alta riqueza de los ensambles de

polinizadores tampoco daría cuenta del patrón modular detectado en la corola de esta especie. Estos resultados no concuerdan con otros estudios donde se ha sugerido que la diferencia en los ensambles de polinizadores sería lo suficientemente fuerte para generar diferentes patrones de covarianza (Pérez et al. 2007, Ordano et al. 2008).

Respecto a los análisis de selección, los diferenciales y gradientes sobre los rasgos individuales mostraron diferentes tendencias entre hábitats. En forma general, a diferencia de la población en el hábitat original, la mayor parte de los rasgos florales en el hábitat transformado estuvieron bajo selección total. Asimismo se detectó selección directa solamente actuando sobre dos rasgos en el hábitat transformado. Estos resultados sugieren que nuevos patrones selectivos se están generando en el nuevo hábitat donde además las presiones selectivas fueron más intensas. Posiblemente estos resultados se deban en parte a la acción de algunas pocas especies de polinizadores actuando sobre rasgos específicos en el hábitat transformado. Específicamente en el hábitat transformado del año 2007 por ejemplo, se detectó selección directa actuando sobre el ancho de los pétalos superiores, la cual desaparece al siguiente año y no es detectada en el hábitat nativo. Este patrón es concordante con la presencia y conducta del polinizador dominante del hábitat transformado del año 2007, el coleóptero *Artrobrachus nigromaculatus*. Este polinizador presenta altas tasas de visita a la flor durante el año 2007, sin embargo, sus tasas disminuyen en forma drástica al siguiente año, presentando tasas de vistas similares al resto de los polinizadores presentes. Probablemente este polinizador sea el agente selectivo que da cuenta de la selección ejercida sobre el ancho

del pétalo superior en el año 2007. Estudios experimentales que exceden el objetivo de este trabajo pueden ayudar a comprender la sutileza de esta relación.

Globalmente, se observa que a nivel individual existen diferencias en los patrones selectivos entre hábitats, encontrándose mayores fuerzas selectivas en el hábitat transformado. Es posible que las plantas en este nuevo hábitat estén en un proceso de adaptación a las nuevas condiciones locales. Por el contrario, si bien hay selección actuando en el hábitat original del año 2009, un menor número de rasgos es blanco de selección, lo cual podría deberse a que las plantas en este ambiente están más adaptadas a su ambiente biótico y abiótico original.

Un punto relevante en este trabajo fue evaluar si la selección actúa a un nivel modular. Los resultados indicaron que efectivamente la selección actúa sobre las correlaciones de rasgos que conforman módulos, donde se favoreció un incremento o reducción en el tamaño de los rasgos involucrados en la estructura modular dependiendo del sitio y el año. Al igual que en el análisis de selección sobre rasgos individuales, se detectó selección total actuando sobre los módulos en ambos ambientes. Sin embargo, hubo algunos módulos que recibieron selección en un solo tipo hábitat. Por ejemplo, el módulo 2 recibió selección solamente en el hábitat transformado. Asimismo, únicamente en este hábitat se detectó selección directa actuando sobre un módulo (módulo 1), indicando que los patrones de selección a nivel modular difieren a este nivel. Aunque más estudio es necesario para dilucidar causalidad, es posible que el agente causal de la selección directa sobre módulo 1 sea el coleóptero *Artrobrachus nigromaculatus*, especie que predominó en el hábitat transformado durante el año 2007. De acuerdo a

estos análisis, y considerando la variación temporal en la composición de los ensambles de polinizadores, es posible sugerir que si bien los polinizadores pueden ejercer efectos selectivos sobre los módulos florales en algunos casos, la ausencia de diferencias en la estructura de covarianza en los valores globales de integración entre los sitios indica que la integración floral no necesariamente depende de la acción de los polinizadores.

Un aspecto interesante resultante de este trabajo es la observación que los patrones de selección varían dependiendo del nivel sobre el cual se estima la selección. Por ejemplo, mientras ninguna longitud de los pétalos de la corola fue seleccionada directamente en HT 2007, cuando estos rasgos son integrados modularmente, los caracteres son seleccionados hacia una disminución en el tamaño. Además, rasgos que no se asocian a ningún módulo son blanco de selección solamente cuando el análisis se efectúa a nivel modular más que individual (Tabla 6). Por ejemplo, el ancho del pétalo de aterrizaje, es seleccionado solamente a un nivel modular pero no así cuando se evalúa la selección a un nivel de rasgos individuales. Existen algunos estudios en organismos modulares, donde se discute la necesidad de evaluar patrones de selección en múltiples niveles ya que ésta puede variar de acuerdo al nivel examinado (Tuomi et al. 1989, Pedersen & Tuomi 1995, Aspi et al. 2003). Si bien la flor no es considerada como un organismo modular de acuerdo a estos estudios, estas mismas consideraciones se podrían aplicar en estos sistemas para entender cómo opera la selección y cuál es el curso evolutivo de las plantas con flor.

## CONCLUSION

En general, de acuerdo a estos resultados se sugiere que la diferencia en composición del ensamble de polinizadores entre dos hábitat contrastantes no determina la formación de módulos intraflorales. Es posible que estas asociaciones estén pre determinadas por un control genético común y de desarrollo. Los polinizadores podrían actuar de este modo sobre estructuras de integración preformadas. Aún cuando la estructura modular no difiere entre sitios, los patrones selectivos registrados sobre ellos varían entre ambientes y entre años, lo cual probablemente resulta de una variación en la composición de los ensambles de polinizadores así como por otras variables asociadas a la transformación de un hábitat original a uno modificado. Finalmente, el nivel sobre el cual se está evaluando selección (individual o modular) no siempre arroja similares resultados, por lo cual es necesario examinar patrones selectivos en distintos niveles para entender de una mejor manera la evolución floral en las plantas.

## REFERENCIAS

- ANDERSON, I.A. & BUSH, 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.
- ARMBRUSTER, W.S., PÉLABON, C., HANSEN, T.F. & MULDER, C.P.H. 2004. Floral integration, modularity, and accuracy. Distinguishing complex adaptations from genetic constraints. En: Pigliucci M. & Preston K. (eds), *Phenotypic Integration. Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. pp 23-49. Oxford University Press, New York.
- ASPI, J., JÄKÄLÄNIEMI, A., TUOMI, J. & SIIKAMÄKI, P. 2003. Multilevel phenotypic selection on morphological characters in a metapopulation of *Silene Tatarica*. *Evolution* 57 (3): 509-517.
- BENITEZ-VIEYRA, S., MEDINA, M., GLINOS, E., & COCUCCHI, A.A. 2006. Pollination mechanism and pollinator mediated selection in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae). *Functional Ecology* 20: 948-957.
- BERG, R.L. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 17: 171-180.
- BRODIE, E.D., MOORE, A.J. & JANSEN, M.F. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313-318.
- BUSTAMANTE, R.O., SEREY, I.A. & PICKET, S.T. 2003. Forest fragmentation, plant regeneration and invasion processes across edges in central Chile. En: Bradshaw G.A. & P.A. Marquet (eds), *How Landscapes Change*. pp 145-160. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- CARUSO, C.M. 2000. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 54: 1546-1557.
- CARUSO, C.M., PETERSON, S.B. & RIDLEY, C.E. 2003. Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. *American Journal of Botany* 90: 1333-1340.
- CHEVERUD, J.M., WAGNER, G.P. & DOW, M.M. 1989. Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Systematic Zoology* 38: 201-213.

ESPINOZA, C. 2008. Efectos de la herbivoría floral sobre la polinización en ambientes contrastantes. Seminario de Título, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

GOMEZ, J.M. 2000. Measurements of phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritima*: importance of direct and indirect components of natural selection. *Journal of Evolutionary Biology*. 13: 689–699.

GREZ, A.A., SIMONETTI J.A. & R.O. BUSTAMANTE (eds) 2006. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: Patrones y procesos a diferentes escalas. Editorial Universitaria, Santiago. p 83

HAIR, J.F., ANDERSON, R.E., TATHAM, R.L. & BLACK, W.C. (eds) 1992. *Multivariate Data Analysis with Readings*. 3ª Edición. Macmillan Publishing Company, New York. p 223

HODGES, S. & ARNOLD, M. 1994. Floral and ecological isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 91: 2493–2496.

HERRERA, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574–584.

HERRERA, C.M., CERDA, X., GARCÍA, M.B., GUITIÁN, J., MEDRANO, M., REY, P.J., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 108–121.

HOFFMANN, A. 1982. *Flora Silvestre de Chile, Zona Araucana*. 4ª Edición. Fundación Claudio Gay, Santiago. p 258.

JOHNSTON, M.O. 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45: 1468–1479.

LANDE, R. & ARNOLD, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210–1226.

MAAD, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: Targets and fitness surfaces. *Evolution* 54: 123–123.

- MAGWENE, P.M. 2001. New tools for studying integration and modularity. *Evolution* 55 (9): 1734-1745.
- MEDEL, R., VALIENTE, A., BOTTO-MAHAN, C., CARVALLO, G., PEREZ, F., POHL, N. & NAVARRO, L. 2007. The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30: 812-818.
- MURÚA, M. 2008. Efectos de la degradación del hábitat sobre la selección mediada por polinizadores en *Viola portalesia* (gay). Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- MURÚA, M., ESPINOZA, C., BUSTAMANTE, R.O., MARÍN, V.H. & MEDEL R. 2010. Does human-induced habitat transformation modify pollinator-mediated selection? a case study in *Viola portalesia* (Violaceae). *Oecologia* 163: 153-162.
- NATTERO, J., COCUCCI, A.A. & MEDEL, R. 2010. Pollinator-mediated selection in a specialized pollination system: matches and mismatches across populations. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1957-1968.
- NATTERO, J., SÉRSIC, A.N. & COCUCCI, A.A. 2010. Patterns of contemporary phenotypic selection and flower integration in the hummingbird-pollinated *Nicotiana glauca* between populations with different flower-pollinator combinations *Oikos* 119:852-863.
- O'CONNELL, L. M. & JOHNSTON, M. O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology* 79: 1246-1260.
- OLSON, E.C. & MILLER, R.L. 1958. *Morphological Integraton*. University of Chicago, Press, Chicago.
- ORDANO, M., FORNONI, J., BOEGE, K., DOMÍNGUEZ, C.A. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* 179: 1183-1192.
- PEDERSEN, B. & TUOMI, J. 1995. Hierarchical selection and fitness in modular and clonal organisms. *Oikos* 73: 167-180.
- PÉREZ, F., ARROYO, M.T.K. & MEDEL R. 2007. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1730-1738.

- PÉREZ-BARRALES, R., ARROYO, J. & ARMBRUSTER, W. 2007. Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos* 116: 1904–1918.
- PIGLIUCCI, M. 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters* 6: 265–272.
- RICE, W. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- ROSAS-GUERRERO, V., QUESADA, M., ARMBRUSTER, W.S., PÉREZ BARRALES, R. & DEWITT-SMITH, S. 2011. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65: 350–364.
- SCHEMSKE, D. & BROKAW, N. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62: 938–945.
- SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution* 43: 461–465.
- STEBBINS, G.L. 1974. Flowering Plants. Evolution Above the Species Level. Belknap Press, Cambridge, MA.
- TUOMI, J. & VUORISALO, T. 1989. What are the units of selection in modular organisms?. *Oikos* 54: 227–233.
- 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: 77–95.
- WAGNER, G.P. & ALTENBERG, L. 1996. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967–976.
- WHITTAKER, J. 1990. Graphical models in applied mathematical multivariate statistics. John Wiley and Sons, New York.