

UCH-FC
B. Ambiental
S. 165
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

“SELECCIÓN FENOTÍPICA EN UN SISTEMA GENERALISTA:

***Alstroemeria ligtu* var. *simsii* Y SUS POLINIZADORES”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con Mención en Medio Ambiente.

PATRICIA PAZ SALINAS SÁNCHEZ



Director de Seminario de Título: Dra. Alejandra González Vásquez

Co-director: Dra. Maureen Murúa Ibarra

Septiembre, 2014

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. Patricia Paz Salinas Sánchez,

“SELECCIÓN FENOTÍPICA EN UN SISTEMA GENERALISTA:

Alstroemeria ligtu var. simsii Y SUS POLINIZADORES”

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

Dra. Alejandra González Vásquez

Directora Seminario de Título

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Dra. Maureen Murúa Ibarra

Co-Directora Seminario de Título

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Comisión Revisora y Evaluadora

Dr. Rodrigo Medel Contreras

Presidente

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Dr. Gastón Carvallo Bravo

Integrante

Una firma manuscrita en tinta azul sobre una línea horizontal.

Santiago de Chile, septiembre de 2014



BIOGRAFÍA

Mi nombre es Patricia Salinas. Nací en septiembre de 1988, en Santiago de Chile. Estudié tanto mi enseñanza básica como media en el Colegio Calasanz, en la misma ciudad. La verdad, de niña no me imaginaba estudiando Biología. Pasé mi infancia (y adolescencia) más cerca del dibujo y la escritura, que de la flora y fauna. No fue sino hacia el fin de mi



enseñanza media cuando descubrí en mí un profundo interés por las ciencias naturales y supe de la existencia de la carrera de Biología ambiental. Entrar a ésta, en la Universidad de Chile fue, sin duda, una aventura. Una aventura cuya primera etapa acaba para mí, con este seminario de título. Pienso que he sido afortunada, y que acerté en esta decisión. Durante mi formación en la Facultad de Ciencias he adquirido las que prometen ser valiosas herramientas tanto para mi desarrollo profesional como personal, y –por qué no mencionarlo- también he tenido oportunidad de conocer a personas para mí muy especiales, cuya amistad pienso conservar. En el futuro, espero continuar mis estudios en el área de la Ecología. Pretendo de esta forma, seguir aprendiendo y contribuyendo a la comprensión de los sistemas naturales.

a mis padres Patty y Sergio

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mis padres, por todo su cariño y gran apoyo tanto en ésta como en todas las etapas de mi vida. Gracias, papá, por contagiarme el entusiasmo por contemplar el mundo a mi alrededor y por tus consejos, que me han servido para decidir y andar por los caminos que he escogido. Gracias mamá, papá y Paula, por estar siempre ahí para mí.

Agradezco también a mis tutoras Alejandra González y Maureen Murúa por su labor como directoras de este seminario de título. Agradezco su preocupación y también el tiempo dedicado a la corrección de este trabajo.

Y a mis compañeros. Gracias a los chicos que compartieron y trabajaron conmigo durante el terreno, por hacerlo tan grato. Gracias a quienes conforman el laboratorio de Ecología Evolutiva, por su disposición a responder todo tipo de consultas (estadísticas) y por las numerosas oportunidades en que me brindaron ayuda. Y gracias, Tomás, por tu compañía y por tu constante apoyo y aliento durante este proceso.

Agradezco finalmente el financiamiento brindado por el proyecto FONDECYT 11110120 a cargo de la Dra. Alejandra González, para la realización de esta investigación. Y a Sebastián Poch, autor de los diagramas de la flor de *Alstroemeria ligtu* var. *Simsii*.

ÍNDICE

BIOGRAFÍA	ii
DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
ÍNDICE	v
ÍNDICE DE TABLAS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	5
2. HIPÓTESIS	9
3. OBJETIVOS	10
3.1 Objetivo general	10
3.2 Objetivos específicos.....	10
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
4.1 Organismo de estudio	11
4.2 Período de muestreo y sitios de estudio	12
4.3 Caracterización fenotípica.....	13
4.4 Análisis de autocorrelación espacial	14
4.5 Estimación del componente femenino de la adecuación biológica.....	15
4.6 Cuantificación de la magnitud, dirección y forma de la selección sobre los caracteres fenotípicos en cada población	15
4.7 Caracterización del ensamble de polinizadores.....	18
4.8 Análisis de la relación entre el ensamble de polinizadores y los caracteres fenotípicos por localidad	20
5. RESULTADOS	22
5.1 Análisis de autocorrelación espacial	22
5.2 Cuantificación de la magnitud, dirección y forma de la selección sobre los caracteres fenotípicos en cada población	22

5.3 Caracterización del ensamble de polinizadores.....	25
5.4 Análisis de la relación entre el ensamble de polinizadores y los caracteres fenotípicos por localidad	31
6. DISCUSIÓN	37
8. LITERATURA CITADA	52
9. APÉNDICE.....	65
9.1 Anexo 1	65
9.2 Anexo 2	66
9.3 Anexo 3	67
9.4 Anexo 4	68
9.5 Anexo 5	72

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Coeficientes de selección para cuatro rasgos florales de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en la localidad de La Dormida.....	23
Tabla 2. Coeficientes de selección para cuatro rasgos florales de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en la localidad de Lo Vásquez.....	24
Tabla 3. Coeficientes de selección para cuatro rasgos florales de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en la localidad de Termas del Flaco.....	25
Tabla 4. Tasa de visita de grupos funcionales de polinizadores de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en las 10 localidades estudiadas.....	26
Tabla 5. Caracterización del ensamble de polinizadores de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en las 10 localidades estudiadas según actividad.....	27
Tabla 6. Grupo funcional y especie dominante del ensamble de polinizadores en 10 poblaciones de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i>	30
Tabla 7. Resultados de regresión multivariada entre cuatro caracteres fenotípicos de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i> y la tasa de visita de los polinizadores observados en la localidad de La Dormida.....	32
Tabla 8. Resultados de regresión multivariada entre cuatro caracteres fenotípicos de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i> y la tasa de visita de los polinizadores observados en la localidad de Lo Vásquez.....	34

Tabla 9. Resultados de regresión multivariada entre cuatro caracteres fenotípicos de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i> y la tasa de visita de los polinizadores observados en la localidad de Termas del Flaco	35
Anexo 9.1 Tabla 1. Coordenadas geográficas de las poblaciones de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i> estudiadas en Chile Central.....	65
Anexo 9.2 Tabla 2. Correlograma que incluye 10 poblaciones de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> . Autocorrelación espacial de cuatro rasgos florales.	66
Anexo 9.3 Tabla 3. Número y tasa de visita de insectos polinizadores de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en las 10 poblaciones estudiadas.....	67
Anexo 9.4 Tabla 4. Coeficientes de selección en cuatro rasgos florales de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> en 10 poblaciones de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i>	68
Anexo 9.5 Tabla 5. Promedio poblacional y desviación estándar de los cuatro rasgos fenotípicos de <i>Alstroemeria ligtu</i> var. <i>simsii</i> , en las 10 poblaciones estudiadas.....	72

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Plantas de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i> en condiciones naturales.	12
Figura 2. Ubicación geográfica de las poblaciones de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i> estudiadas... ..	13
Figura 3. Diagrama de los rasgos morfológicos medidos en las corolas de <i>A. ligtu</i> var. <i>simsii</i>	14

RESUMEN

En el contexto de la interacción planta-polinizador, las angiospermas han desarrollado distintos síndromes de polinización, que corresponden a un conjunto de rasgos florales orientados a atraer a un determinado grupo funcional de fauna que a su vez les brinda el servicio de polinización. En sistemas especialistas, las plantas estarían expuestas a selección mediada por polinizadores, dado el reducido número de especies animales que con ellas interactúan. Por otro lado, en sistemas generalistas, algunos autores indican que las plantas estarían menos expuestas a selección, mientras que otros sostienen que podría existir selección, diversificación y evolución fenotípica en estos sistemas, causada por el grupo principal de polinizadores, que determinaría el tipo de régimen de selección sobre una determinada población. En un contexto geográfico, variaciones en el ensamble de polinizadores entre poblaciones de una misma especie podrían generar fuerzas selectivas divergentes. Basado en lo anterior, el objetivo de este estudio es examinar si es posible detectar selección fenotípica mediada por polinizadores en un sistema planta-polinizador de tipo generalista como *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*, una herbácea de flores de color anaranjado rojizo que posee una guía de néctar con la forma de una mancha amarilla presente en la corola. De existir selección, se evaluará si la preferencia de un mismo polinizador principal (i.e., mismo grupo funcional) puede conducir a patrones de selección fenotípica similares en diferentes poblaciones de esta especie. Con este objetivo, se estudiaron 10 poblaciones de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* ubicadas en Chile central. En cada una de ellas, se caracterizó el fenotipo floral y cuantificó la producción de semillas. Adicionalmente, se caracterizó el ensamble de polinizadores

durante el periodo de floración. Posteriormente, se estimó la magnitud y dirección de la selección asociada a cuatro caracteres florales por medio de la estimación de gradientes de selección. Finalmente, se determinó la existencia de relación entre los caracteres florales y la tasa de visita de los polinizadores, en las poblaciones donde se detectó selección fenotípica. Los resultados indican que tres de las 10 poblaciones estudiadas experimentaron selección fenotípica de alguno de los rasgos florales en estudio. La primera población (La Dormida), cuyo ensamble estuvo dominado por himenópteros, exhibió selección sobre el largo del tubo floral y sobre la proporción entre el tamaño de la mancha (guía de néctar) y la corola. La segunda población (Lo Vásquez) experimentó selección en el despliegue floral. Mientras que en la tercera (Termas del Flaco), la selección también actuó sobre la mencionada proporción mancha-corola. Las dos últimas poblaciones mencionadas presentaron ensambles con similar actividad de dípteros e himenópteros. Si bien algunas de las poblaciones restantes presentaron ensambles dominados por polinizadores provenientes de estos mismos grupos funcionales, estos no presentaron valores estadísticamente significativos en los gradientes de selección fenotípica. Estos resultados sugieren que las poblaciones de la especie generalista *A. ligtu* var. *simsii* experimentarían selección fenotípica sobre sus caracteres florales, y que ésta se comportaría de manera independiente entre una y otra, variando tanto en magnitud, como en dirección y forma.

ABSTRACT

In the context of plant-pollinator interactions, angiosperms have developed different pollination syndromes, corresponding to a set of floral traits designed to attract a particular functional group of pollinators, which in turn, provide pollination service. In specialist systems, plants would be more likely to experience selection given the small number of animal species interacting with them. Moreover, in generalist systems, some authors indicate that plants would present a lower exposition to selection, while others suggest that there may occur selection, diversification and phenotypic evolution in these systems, caused by the main group of pollinators, which would determine the selection regime for a given population. In a geographical context, variation in the composition of pollinator assemblages among plant populations may cause divergent selective forces. The aim of this study is to examine pollinator mediated selection in a plant-pollinator generalist system using *Alstroemeria* var *ligtu simsii* as model system. In doing so, the extent to which the preference of pollinators belonging to the same functional group lead to similar patterns of phenotypic selection will be examined. The floral phenotype and seed production of *A. ligtu* was recorded in 10 populations of central Chile. Additionally, the pollinator assemblage of each population was characterized during the flowering period. Later, the magnitude and direction of selection associated with four floral characters was estimated by selection gradients. Finally, we determined the presence of relation between the floral characters and pollinator visitation rate in populations where phenotypic selection was detected. The results indicate that three out of 10 selected populations experienced selection on any of the floral traits under study.

La Dormida, whose assembly was dominated by Hymenoptera, presented selection on floral tube length and on the proportion between the nectar guide and corolla size. The population of Lo Vásquez experienced selection on the floral display trait while in Termas del Flaco, the selection acted on the visual signal present in the corolla. The last two populations had assemblages with similar Diptera and Hymenoptera activity. While some of the remaining populations had assemblages dominated by pollinators belonging the same functional group, no significant selection was detected. These results suggest that populations of generalist species *A. ligtu* var. *simsii* would experience phenotypic selection in their floral characters and that it would behave independently of each other, varying both in magnitude, direction and shape.

1. INTRODUCCIÓN

La interacción mutualista planta-polinizador ha sido considerada como un importante factor causal de la diversificación floral de las angiospermas, donde los polinizadores ejercen fuerzas selectivas sobre los caracteres florales de las plantas afectando su éxito reproductivo (Stebbins, 1970; Faegri y van der Pijl, 1979; Waser, 1983; Fenster y col., 2004). Las plantas con flor presentan una amplia gama de tamaños, morfologías, colores, olores y recompensas (como polen, aceites y néctar) las que se encuentran estrechamente relacionadas con sus principales polinizadores (Proctor y col., 1996). Es así como los rasgos florales son comprendidos como adaptaciones para la atracción de un determinado grupo de polinizadores, lo que se conoce bajo el concepto de “síndrome de polinización” (Baker, 1961; van der Pijl, 1961; Stebbins, 1970). Por su parte, los polinizadores también son un grupo diverso de organismos que exhiben diferencias tanto morfológicas como conductuales (e.g., estrategias de forrajeo y preferencias florales) las que se reflejarían en su eficiencia y efectividad en el servicio de polinización, que serían especie-específicas (Pellmyr y Thompson, 1996; Kremen y col., 2007; Gómez y col., 2009).

Desde la perspectiva de las plantas, en sistemas donde la interacción planta-polinizador es de tipo especialista, éstas son polinizadas por un reducido grupo de fauna. La preferencia de estos pocos polinizadores por un determinado conjunto de caracteres florales tendrá como consecuencia una covarianza entre estos caracteres fenotípicos y la adecuación biológica de la planta (Lande y Arnold, 1983), lo que generaría una convergencia de rasgos florales hacia ciertos caracteres seleccionados por los

polinizadores (Mayfield y col., 2001). De esta manera, la especialización promovería frecuentemente síndromes de polinización (Feisinger, 1983; Johnson y Steiner, 2000; Hargreaves y col., 2004). En cambio, en sistemas de tipo generalista, las plantas serían polinizadas por una amplia gama de especies. Algunos autores sostienen que en estos sistemas las plantas podrían estar menos propensas a experimentar fuerte selección en sus rasgos florales (Herrera, 1988; Johnson y Steiner, 1997, 2000), y que en general, desde un punto de vista evolutivo, la generalización disminuiría la capacidad de las plantas para responder a la selección impuesta por los polinizadores, disminuyendo su potencial microevolutivo y de especiación (Armbruster y col., 2000; Johnson y Steiner, 2000; Gómez y Zamora, 2006; Sargent y Otto, 2006; Gómez y col., 2007). Desde ésta perspectiva, en estos sistemas no se esperaría reconocimiento de síndromes de polinización bien definidos. Sin embargo, de acuerdo a otras investigaciones, fenómenos de diversificación y evolución fenotípica de rasgos florales podrían tener lugar en sistemas generalistas en que las plantas no posean la capacidad de realizar autofecundación y de esta manera, dependan exclusivamente de sus polinizadores para su reproducción (Gómez y col., 2008; Gómez y col., 2009; Sahli y Conner, 2011). Por ejemplo, si dentro del ensamble visitante de una población de una especie vegetal existieran distintos polinizadores ejerciendo fuerzas selectivas similares y fueran, de esta forma, funcionalmente equivalentes, esta redundancia funcional podría generar algún grado de especialización en sus rasgos florales (Fenster y col., 2004; Johnson y Steiner, 2000).

De acuerdo al llamado “principio del polinizador más eficiente” (Stebbins, 1970), que puede aplicarse tanto a escenarios especialistas como generalistas, ciertos rasgos morfológicos o fisiológicos, entre otros, de las plantas que atraigan al polinizador más eficiente serían favorecidos por selección natural (Faegri y van der Pijl, 1979; Armbruster y col., 2000; Johnson y Steiner, 2000; Gómez, 2002).

Se ha documentado que polinizadores relacionados filogenéticamente supuestamente exhibirían comportamiento y patrones de preferencias florales semejantes (Gómez, 2002), por lo que sería conveniente reunirlos en grupos funcionalmente equivalentes a la hora de analizar su papel como agentes selectivos, en sistemas generalistas. De esta forma, al hablar del polinizador más eficiente, podríamos referirnos a un grupo de polinizadores actuando como tal; cuya eficiencia (Schemske y Horvitz, 1984) o importancia (Olsen, 1997) frente a una determinada especie de planta podría separarse en dos componentes: uno cualitativo, relacionado a la cantidad de polen depositado por las distintas especies (pertenecientes al mismo grupo funcional) durante una visita floral, y otro cuantitativo, referente al número de visitas realizadas por el conjunto de polinizadores en cuestión, es decir, la frecuencia con que ocurre la interacción entre éstos y la planta (Waser y Price, 1983; Herrera, 1987; 1989).

Basado en lo anterior, si un sistema generalista exhibiera una mayor abundancia de una determinada especie de polinizador o grupo funcional, convirtiéndolo en el polinizador más eficiente, serían los rasgos seleccionados por éste los que aumenten su expresión en la población. Llevando esto a un contexto geográfico, variaciones en la composición del ensamble de polinizadores entre poblaciones de una misma especie,

promoverían fuerzas selectivas diferentes que podrían derivar en patrones adaptativos divergentes. De manera análoga, coincidencias en la composición del ensamble entre poblaciones podrían tener como consecuencia fuerzas selectivas similares y resultar en patrones selectivos convergentes.

Alstroemeria ligtu var. *simsii*, es una especie herbácea que siendo altamente generalista (González y col., 2014), depende exclusivamente de sus polinizadores para su reproducción (Arroyo y Uslar 1993; Botto-Mahan y col., 2011). Presenta un amplio rango geográfico de distribución afectado por fragmentación y degradación de hábitat por causas de origen antrópico (Muñoz y Moreira, 2003). En este contexto, sus poblaciones se ven enfrentadas a una gran variedad de condiciones ambientales, así como también a variaciones geográficas en sus ensambles de polinizadores (González y col., 2014). En consecuencia, esta variedad de factores abióticos y bióticos podrían afectar su fenotipo floral, su adecuación biológica, y los patrones adaptativos a nivel de sus poblaciones.

El objetivo de este trabajo es determinar si efectivamente es posible detectar selección fenotípica mediada por polinizadores en un sistema altamente generalista, como *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*, la que de acuerdo a todo lo antes señalado resultaría un buen modelo de estudio para este propósito. Posteriormente, en caso de obtener resultados positivos, se evaluarán posibles variaciones o coincidencias en los regímenes selectivos de cada población asociadas a cambios geográficos en la composición del ensamble de polinizadores.

2. HIPÓTESIS

Existe selección fenotípica actuando sobre los caracteres de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* a través de sus poblaciones, y ésta se manifiesta de forma convergente, es decir sobre un mismo conjunto de caracteres florales, en aquellas poblaciones en que los ensambles de polinizadores son similares a nivel de grupos funcionales.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Examinar selección fenotípica mediada por polinizadores un sistema planta-polinizador de tipo generalista como *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*. De ser detectada, evaluar si la preferencia de un mismo polinizador principal (i.e., mismo grupo funcional) puede asociarse a patrones de selección fenotípica similares en diferentes poblaciones de esta especie.

3.2 Objetivos específicos

3.2.1 Cuantificar la magnitud, dirección y forma de la selección fenotípica sobre caracteres florales de *A. ligtu* var. *simsii* en 10 poblaciones, utilizando estimaciones del componente femenino de la adecuación biológica de esta especie.

3.2.2 Caracterizar el ensamble de polinizadores, en términos de abundancia y diversidad, por especie y por grupo funcional en cada población de *A. ligtu* var. *simsii* estudiada.

3.2.3 Examinar la relación entre la selección fenotípica detectada y el ensamble de polinizadores en las poblaciones bajo estudio.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Organismo de estudio

Alstroemeria ligtu var. *simsii* es una especie endémica de Chile considerada “fuera de peligro” según su estado de conservación (Benoit, 1989). Posee un rango de distribución que va desde la Región de Valparaíso (32° 45 LS) hasta la Región del Maule (35° 36 LS) en Chile central. Esta herbácea presenta tallos rígidos y foliados (Figura 1a) que pueden llegar a medir 120 cm de largo dependiendo de las condiciones ambientales (Muñoz y Moreira, 2003). Sus flores, arregladas en umbelas de 1 a 4 flores cada una (Muñoz y Moreira, 2003), presentan una corola compuesta por cuatro tépalos de color naranja rojizo (2 laterales, 1 basal y 1 apical), y dos tépalos naranja rojizos con una mancha de color amarillo con contrastantes estrías irregulares consideradas guías de néctar (Figura 1b; Muñoz y Moreira, 2003; Suárez y col., 2009; Botto-Mahan y col., 2011). La flor es hermafrodita con seis estambres y un estilo filiforme, que posteriormente desarrolla un estigma trilobulado. El período de floración ocurre entre los meses de noviembre a enero (Muñoz y Moreira, 2003); mientras que su fructificación durante enero y febrero. El fruto consiste en una cápsula trivalva que libera las semillas mediante dehiscencia violenta, fenómeno en que el fruto explota al secarse expulsando las semillas (Bayer, 1998; Muñoz y Moreira, 2003).

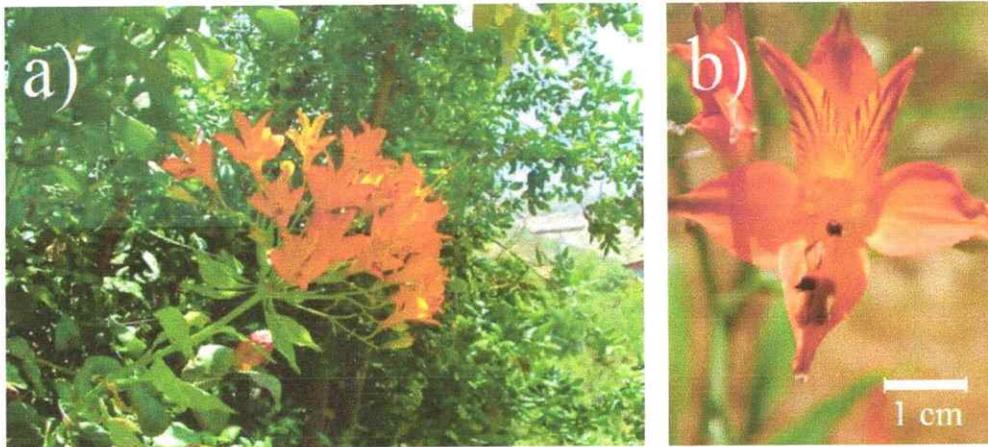


Figura 1. Plantas de *A. ligtu* var. *simsii* en condiciones naturales. a) Flores en umbela de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* (Alstroemeriaceae). b) Perspectiva frontal de una flor de esta especie.

4.2 Período de muestreo y sitios de estudio

Este estudio se llevó a cabo desde noviembre de 2012 hasta fines de enero de 2013, coincidiendo con las fases de floración y fructificación de *A. ligtu* var. *simsii*. El muestreo se realizó en 10 localidades ubicadas en Chile central, las cuales se distribuyen en un gradiente latitudinal que va desde los 33°02' S hasta los 35°36' S (Figura 2; o ver apéndice, Tabla 1).

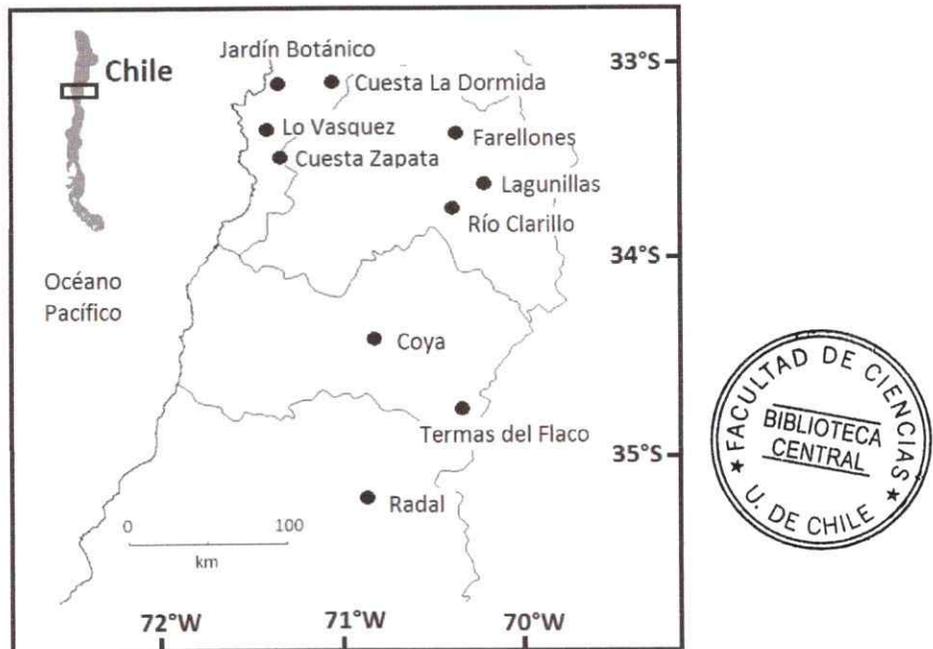


Figura 2. Ubicación geográfica de las poblaciones de *A. ligtu* var. *simsii* estudiadas.

4.3 Caracterización fenotípica

La cuantificación de los caracteres del fenotipo floral de *A. ligtu* var *simsii*, se llevó a cabo mediante registro fotográfico obtenido en terreno utilizando 200 plantas por localidad (aprox. 2000 plantas en total) que fueron marcadas. Para esto, se extrajo una flor por individuo y se fotografió desde dos ángulos: frontal y lateral. Las imágenes fueron analizadas utilizando el programa Image J Launcher versión 1.45 (disponible en: <http://rsbweb.nih.gov/ij/>), para obtener mediciones de tres rasgos asociados a la interacción planta-polinizador: a) Área de la corola (AC), b) Área de las guías de néctar (AM) y c) Largo total del tubo floral (LT) (Figura 3). A partir de las mediciones de área de la corola y de las guías de néctar (a y b) se calculó la proporción mancha-corola (M/C: que corresponde al cociente entre AM y AC). Adicionalmente, para cada

individuo se registró el número de botones y flores abiertas, lo cual fue sumado y considerado una medida de despliegue floral (D).

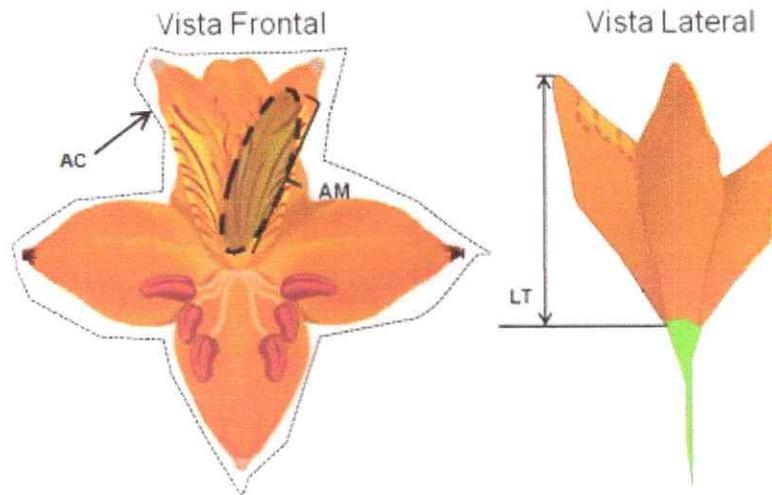


Figura 3. Diagrama de los rasgos morfológicos medidos en las corolas de *A. ligtu* var. *simsii*. Vista Frontal: Área corola (AC), Área de guías de néctar (AM). Vista Lateral: Largo total (LT).

4.4 Análisis de autocorrelación espacial

Con el fin de verificar si los caracteres florales medidos se distribuyen de acuerdo a un patrón asociado a efectos geográficos, se realizó un análisis de la estructura espacial de los cuatro rasgos evaluados en este estudio, a partir del promedio poblacional de cada rasgo en cada localidad. Para esto se utilizó el programa Spatial Analysis in Macroecology versión 4.0 (Rangel y col., 2010; disponible en: <http://www.ecoevol.ufg.br/sam>) que emplea para su análisis el índice de Moran, uno de los descriptores de autocorrelación espacial más utilizados.

4.5 Estimación del componente femenino de la adecuación biológica

Terminado el período de floración, en cada localidad se recolectaron todos los frutos de las plantas marcadas en la etapa descrita anteriormente. Se estimó el éxito reproductivo de cada individuo como el número de semillas contenidas por fruto. Para esto, se escogió de manera aleatoria un fruto de cada planta y se cuantificó la cantidad de semillas totales (viables e inviables) y de óvulos, en su interior. El criterio de discriminación entre semillas y óvulos que se utilizó, fue la diferencia de tamaño entre ambos. El número de semillas totales producidas se consideró una medida de la adecuación biológica femenina absoluta por planta (Wf). Se calculó, luego, la adecuación biológica femenina relativa (wf) de cada planta a partir de $wf = Wf / Wf_{promedio}$, donde $Wf_{promedio}$ es la adecuación biológica femenina promedio de la población.

4.6 Cuantificación de la magnitud, dirección y forma de la selección sobre los caracteres fenotípicos en cada población

Para determinar la magnitud, dirección y forma de la selección actuando sobre el componente femenino de la adecuación biológica, se realizó un análisis de selección fenotípica donde se estimaron los diferenciales de selección y los coeficientes de selección lineal y no lineal según la metodología propuesta por Lande y Arnold (1983).

i) Diferencial de selección (S):

Corresponde a la medida de selección sobre un rasgo particular, el cual mide la selección total, es decir, la selección directa (relación directa entre un rasgo y la adecuación biológica) e indirecta (cambio resultante de correlaciones con otros rasgos que afectan la adecuación biológica) actuando sobre el rasgo bajo estudio. El coeficiente (S) es calculado como la covarianza entre cada carácter y la adecuación biológica:

$$S_i = COV(z_i, w)$$

(Ecuación 1)

Donde z_i es el carácter i , y w es la adecuación biológica relativa. Una vez obtenidos los valores S_i se evaluó su significancia estimando el valor de p a través de correlaciones por permutaciones de 5000 réplicas, entre la adecuación biológica relativa y los caracteres estandarizados, utilizando el programa R versión 3.1.0 (The R Foundation for Statistical Computing, 2014, disponible en: <http://www.r-project.org/>).

ii) Gradiente de Selección lineal:

Se estimó la fuerza directa de la selección actuando sobre un rasgo, excluyendo la selección indirecta, mediante el modelo multivariado de Lande y Arnold (1983):

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i z_i + \varepsilon$$

(Ecuación 2)

Donde w es la adecuación biológica relativa, α es una constante (el intercepto), β_i representa la pendiente promedio de la superficie de selección en el plano del carácter z_i y ε es un término de error. El gradiente de selección lineal β entrega información sobre la dirección y magnitud del cambio fenotípico promedio esperado en la población después de la selección direccional. ε

iii) Gradientes de Selección No-lineal:

El gradiente de selección no lineal γ describe la naturaleza de la selección sobre desviaciones cuadráticas del promedio para caracteres individuales y combinaciones pareadas de caracteres. Estos coeficientes fueron estimados a partir de los coeficientes de segundo orden del modelo:

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

(Ecuación 3)

donde, γ_{ii} representa la curvatura de la relación entre el carácter i y la adecuación biológica relativa; si $\gamma_{ii} < 0$ (concavidad hacia abajo) esto implica selección estabilizadora actuando sobre un carácter dado; si $\gamma_{ii} > 0$ (concavidad hacia arriba) esto indica selección disruptiva. El gradiente de selección correlacional, γ_{ij} , indica la medida en que la selección actúa sobre la correlación de los rasgos i y j . Los gradientes de selección direccional (β) fueron estimados sólo a partir de la ecuación 2, ya que si los

caracteres son multivariadamente no-normales (o su distribución multivariada no es normal), z_i y z_i^2 en la ecuación 3 estarán inter-correlacionados (Lande y Arnold 1983). Además, se evaluó la significancia de los gradientes de selección lineal y no lineal (β y γ) a partir de los coeficientes de regresión. La significancia de los diferenciales de selección y los gradientes de selección fue obtenida directamente de las tablas de regresión y corregidas con la técnica de Bonferroni secuencial (Rice, 1989) a un valor de $\alpha = 0,05$. Esta técnica permite minimizar el error tipo I en los coeficientes de selección ajustando los valores de p originales. Las mediciones de cada carácter fueron estandarizadas a promedio poblacional igual a cero y varianza unitaria antes del análisis. Debido a esto, los diferenciales estandarizados serán descritos como S' y los gradientes lineales y cuadráticos estandarizados como β' y γ' , respectivamente. Una vez estandarizados los caracteres, estos fueron utilizados para estimar los coeficientes de selección utilizando el programa JMP 11.1.1 (SAS Institute Inc. 2002).

4.7 Caracterización del ensamble de polinizadores

Se observó *in situ* la visita de polinizadores a través de observaciones focales efectuadas entre las 10:00 y 15:00 hrs, sobre los 200 individuos marcados, en cada localidad. Cada observación focal se realizó durante un período de 15 minutos, y en ella se observó a más de una planta a la vez. Durante estas observaciones se registró para cada polinizador tanto el número de visitas como su duración y sólo se consideró como polinizadores a aquellos que hicieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor. Éstos fueron identificados en terreno mediante caracterización de morfotipos,

capturándose un individuo de cada especie, al que posteriormente se identificó hasta el nivel taxonómico más específico posible.

Con el propósito de caracterizar del ensamble de polinizadores tanto a nivel de especie como de “grupos funcionales”, utilizando un criterio taxonómico, se clasificó a los polinizadores de acuerdo al orden del que provienen las distintas especies observadas.

Se estimó la tasa de visita de los polinizadores como el número de visitas por planta por hora ($\text{visitas} * \text{planta}^{-1} * \text{hora}^{-1}$) para cada grupo funcional y especie de visitante floral en cada localidad.

Con el objetivo de determinar tanto al grupo funcional, como a la especie dominante dentro de cada ensamble, se comparó el número de visitas realizadas por flor (a partir de las observaciones focales en 200 plantas por localidad, en períodos de 15 minutos) por los distintos grupos funcionales y especies observadas en cada población. Se consideró como “dominante” al grupo o especie de polinizador que presentó un número de visitas por flor significativamente diferente y mayor que el resto de los integrantes del ensamble. Éste análisis se realizó a través de un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución normal, y función de enlace identidad, dado el carácter continuo de los datos. Este análisis se llevó a cabo utilizando el programa JMP 11.1.1.

Por último, se caracterizó el ensamble de polinizadores en cada población a través de la a) riqueza de polinizadores, como el número de especies visitantes S_{obs}

(Mao-Tau; Colwell y col., 2004); b) diversidad de polinizadores, a través del índice H' de Shannon-Wiener (Pielou, 1966); c) dominancia de polinizadores ($D = 1 -$ índice de Simpson, $D = \sum((n_i/n)^2)$ donde n_i es el número de individuos del taxón i). Estos datos fueron calculados con un intervalo de confianza del 95%, obtenido mediante bootstrap de 1000 réplicas, mediante el programa PAST version 2.17c (Hammer y Harper, 2013; disponible en: <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>).

4.8 Análisis de la relación entre el ensamble de polinizadores y los caracteres fenotípicos por localidad

Este análisis sólo se realizó en las localidades que exhibieron selección, es decir, cuyos diferenciales y gradientes de selección presentaron resultados significativos para al menos uno de los rasgos florales considerados en este trabajo.

Con el propósito de establecer si existe asociación entre los distintos caracteres florales y las visitas realizadas por el ensamble de polinizadores en las localidades en que se detectó selección fenotípica, se implementó un análisis de regresión multivariada utilizando un modelo lineal generalizado (GLM). Éste análisis incluyó como covariables los cuatro caracteres fenotípicos incluidos en este estudio y la tasa de visita de los polinizadores como variable dependiente. Se analizó en forma separada: a) los caracteres florales vs la tasa de visita total de polinizadores del ensamble, b) los caracteres florales vs la tasa de visita de cada grupo funcional de polinizadores presente en el ensamble y c) los caracteres florales vs la tasa de visita de la especie de polinizador “dominante” del ensamble. Dada la naturaleza de los datos utilizados, la distribución empleada en el

GLM fue la de Poisson, con función de enlace logarítmica. El modelo se realizó en el programa JMP versión 11.1.1.

5. RESULTADOS

5.1 Análisis de autocorrelación espacial

El análisis de Autocorrelación espacial no detectó resultados significativos para autocorrelación positiva o negativa, entre los promedios poblacionales de los caracteres florales considerados en este trabajo (Ver apéndice, Tabla 2). A partir de estos resultados, los rasgos no serían más similares o más diferentes, entre poblaciones, que lo esperado por azar.

5.2 Cuantificación de la magnitud, dirección y forma de la selección sobre los caracteres fenotípicos en cada población

Sólo se detectó selección fenotípica en tres de las 10 poblaciones estudiadas. Ésta estaría actuando tanto directa como indirectamente sobre los rasgos florales de esta especie y en más de una dirección. Las poblaciones de La Dormida, Lo Vásquez y Termas del Flaco mostraron coeficientes de selección significativos para alguno de los rasgos evaluados (despliegue floral, proporción mancha-corola o largo del tubo floral), los que se mantuvieron significativos luego del ajuste de Bonferroni.

El análisis por localidad indica que en La Dormida el carácter relacionado al largo total del tubo floral (LT) presentó un diferencial de selección S_i positivo y significativo (Tabla 1; $p = 0,002$), junto a un coeficiente de selección lineal β_i positivo y significativo (Tabla 1; $p = 0,006$). Esto indicaría que plantas con tubos florales más largos estarían siendo seleccionadas, produciendo un mayor número de semillas por individuo. Por otra parte, aún cuando el carácter definido por la proporción M/C

presentó un diferencial de selección positivo y significativo (Tabla 1; $p = 0,026$) para esta población, ninguno de los gradientes de selección estimados para este rasgo presentó significancia estadística.

Tabla 1. Coeficientes de selección para cuatro rasgos florales de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en la localidad de La Dormida. En negrita los resultados con significancia estadística luego del ajuste de Bonferroni ($N = 147$ plantas).

Carácter <i>i</i>	Carácter <i>j</i>					
	Dif. Selección (S_i)	Lineal (β_i')	Cuadrático (γ_{ii}')	AC γ_{ij}'	MC γ_{ij}'	LT γ_{ij}'
Despliegue floral (D)	0,002	0,006	-0,093	-0,095	0,127	-0,075
Área de la corola (AC)	0,022	0,057	-0,035		-0,091	0,025
Prop. mancha-corola (M/C)	0,060	0,157	-0,102			0,090
Largo del tubo (LT)	0,087	0,226	-0,004			

En la localidad de Lo Vásquez sólo se encontró un resultado significativo para el diferencial de selección correspondiente al carácter de despliegue floral (D), que presentó un valor positivo (Tabla 2; $p = 0,037$). Sin embargo, ninguno de los gradientes obtenidos para este rasgo presentó significancia estadística.

Tabla 2. Coeficientes de selección para cuatro rasgos florales de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en la localidad de Lo Vásquez. En negrita los resultados con significancia estadística luego del ajuste de Bonferroni (N = 149 plantas).

Lo Vásquez	Carácter <i>i</i>	Dif. Selección (S_i')	Carácter <i>j</i>				
			Lineal (β_{ij}')	Cuadrático (γ_{ij}'')	AC γ_{ij}'	MC γ_{ij}''	LT γ_{ij}''
	Despliegue floral (D)	0,516	0,146	-0,035	0,102	-0,062	0,069
	Área de la corola (AC)	0,092	0,106	0,053		0,086	0,027
	Prop. mancha-corola (M/C)	-0,004	-0,147	-0,086			0,027
	Largo del tubo (LT)	-0,047	-0,113	0,016			

Por último, la población de Termas del Flaco, presentó un coeficiente de selección lineal β_i' negativo y significativo para la proporción M/C (Tabla 3; $p = 0,002$), que representa el área cubierta por la guía de néctar relativizado al área total de la corola. Estos valores indican que en esta población estarían siendo favorecidas plantas que poseen flores de mancha pequeña con respecto al área total de la corola.

Tabla 3. Coeficientes de selección para cuatro rasgos florales de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en la localidad de Termas del Flaco. Los coeficientes de selección que mantuvieron su significancia estadística luego del ajuste de Bonferroni se señalan en negrita (N = 160 plantas).

Termas del Flaco	Carácter <i>j</i>						
	Carácter <i>i</i>	Dif. Selección (S_i)	Lineal (β_i)	Cuadrático (γ_{ii})	AC γ_{ij}	MC γ_{ij}	LT γ_{ij}
Despliegue floral (D)		-0,007	-0,016	-0,173	-0,021	0,138	-0,126
Área de la corola (AC)		0,039	0,090	0,029		0,084	-0,027
Prop. mancha-corola (M/C)		-0,105	-0,244	-0,102			-0,008
Largo del tubo (LT)		0,023	0,053	0,012			

5.3 Caracterización del ensamble de polinizadores

Al cabo de 500 horas totales de observación (50 horas por cada población: 15 minutos de observación focal * 200 individuos), las flores de *A. ligtu* var. *simsii* fueron visitadas por un total de 31 especies de insectos pertenecientes a tres grupos funcionales: órdenes Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera. El grupo más abundante en cuanto a número de especies correspondió a Hymenoptera con 21 especies (67,7% del total de especies observadas), seguido de Lepidoptera representado por 6 especies (19,4%), y por último Diptera con sólo 4 especies (12,9%; detalle de observaciones de los polinizadores en Apéndice, Tabla 3).

Sólo cuatro de las 10 localidades estudiadas registraron la presencia de los tres grupos funcionales simultáneamente (Jardín Botánico, Lagunillas, Cuesta Zapata y

Coya; Tabla 4), siendo el grupo Lepidoptera el orden ausente en el resto de las poblaciones.

Tabla 4. Tasa de visita de grupos funcionales de polinizadores de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en las 10 localidades estudiadas. Se señala también el número de especies dentro de cada grupo funcional.

Grupo Funcional	Diptera		Hymenoptera		Lepidoptera	
	Nº Especies	Tasa de visita (Nºvisitas/planta /hora) ± EE	Nº Especies	Tasa de visita (Nºvisitas/planta /hora) ± EE	Nº Especies	Tasa de visita (Nºvisitas/planta /hora) ± EE
Jardín Botánico	1	6,47 ± 0,89	7	5,64 ± 0,58	1	0,10 ± 0,07
La Dormida	1	0,02 ± 0,02	4	1,5 ± 0,36	0	-
Lo Vásquez	1	0,68 ± 0,19	3	0,46 ± 0,23	0	-
Farellones	1	0,16 ± 0,11	5	3,64 ± 0,39	0	-
Lagunillas	2	2,73 ± 0,6	6	7,08 ± 0,79	2	0,28 ± 0,09
Río Clarillo	1	0,04 ± 0,04	6	1,18 ± 0,33	0	-
Cuesta Zapata	1	2,18 ± 0,52	6	1 ± 0,21	3	0,2 ± 0,07
Coya	3	1,48 ± 0,32	6	1,84 ± 0,29	1	0,04 ± 0,02
Termas del Flaco	1	0,96 ± 0,31	6	1,18 ± 0,24	0	-
Radal	1	0,18 ± 0,1	8	3,82 ± 0,45	0	-

La población de Radal fue la que presentó el mayor número de especies del grupo funcional Hymenoptera (representado por ocho de las nueve especies de polinizadores presentes en esta localidad; Ver apéndice, Tabla 3), y como consecuencia una mayor tasa de visita de este grupo funcional. Algo distinto se observó en Jardín Botánico, donde aún cuando se encontró un alto número de especies de himenópteros, estos resultados no fueron reflejados en el índice de dominancia (columna D, Tabla 5).



Tabla 5. Caracterización del ensamble de polinizadores de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en las 10 localidades estudiadas según actividad. Se indica riqueza de especies (S), el intervalo de confianza de este índice (IC_S), índice de diversidad de especies (H'), su respectivo intervalo de confianza (IC_{H'}), el número de grupos funcionales, el grupo funcional dominante (de acuerdo al número de visitas realizadas por flor) y dominancia (D) del grupo funcional más abundante, seguido de su intervalo de confianza (IC_D). Las casillas vacías indican que no se registró dominancia significativa de un grupo funcional por sobre los otros presentes en la determinada localidad.

Localidades	(S)	IC _S	H'	IC _{H'}	# Grupos			D	IC _D
					funcionales	Grupo funcional dominante			
Jardín Botánico	9	[8;9]	1,33	[1,24 ; 1,41]	3	-	0,49	[0,49 ; 0,5]	
La Dormida	5	[4;5]	0,81	[0,53 ; 1,01]	2	Hymenoptera	0,97	[0,92 ; 1]	
Lo Vásquez	4	[3;4]	0,97	[0,77 ; 1,11]	2	-	0,52	[0,5 ; 0,6]	
Farellones	6	[6;6]	1,38	[1,25 ; 1,48]	2	Hymenoptera	0,92	[0,86 ; 0,97]	
Lagunillas	9	[7;9]	1,47	[1,37 ; 1,54]	3	Hymenoptera	0,58	[0,54 ; 0,62]	
Río Clarillo	7	[6;7]	1,57	[1,3 ; 1,7]	2	Hymenoptera	0,94	[0,85 ; 1]	
Cuesta Zapata	11	[8;11]	1,29	[1,08 ; 1,45]	3	Diptera	0,51	[0,46 ; 0,57]	
Coya	10	[8;10]	1,73	[1,58 ; 1,82]	3	-	0,49	0,48 ; 0,52]	
Termas del Flaco	7	[5;7]	1,35	[1,16 ; 1,47]	2	-	0,51	0,5 ; 0,54]	
Radal	9	[7;9]	0,97	[0,76 ; 1,12]	2	Hymenoptera	0,91	[0,86 ; 0,96]	

Todos los índices fueron calculados con un intervalo de confianza del 95%.

Esto se explicaría por la elevada tasa de visita registrada por el grupo Diptera en esta localidad, con sólo una especie representante: *Lasia aenea* (Tabla 4; Tabla 6). Un patrón similar se observó en la población de Cuesta Zapata, donde el mismo díptero *L. aenea* presentó una tasa de visita significativamente superior a la registrada por las seis especies de himenópteros de esta localidad ($p = 0,0186$; ver Tabla 6).

De acuerdo a los índices calculados, las localidades que presentaron mayor riqueza de polinizadores fueron Cuesta Zapata y Coya, seguidas de Lagunillas, Jardín Botánico y Radal (Tabla 5). Sin embargo la localidad más diversa (considerando el número de visitas de los polinizadores) fue Coya. En cuanto a los grupos funcionales encontrados, las localidades de La Dormida, Farellones, Lagunillas, Río Clarillo y Radal presentaron altos índices de dominancia de Hymenoptera (Tabla 5), que coinciden con los resultados obtenidos al comparar el número de visitas realizadas por flor por los distintos grupos funcionales en estas localidades mediante el modelo lineal generalizado (Tabla 6).

Al explorar el número de visitas por flor de los distintos polinizadores en cada localidad para determinar al grupo funcional dominante, se encontró resultados significativos para seis de las 10 localidades (Tabla 6). En las poblaciones de La Dormida, Farellones, Lagunillas, Río Clarillo y Radal el grupo funcional Hymenoptera tuvo un número de visitas significativamente mayor que los otros grupos funcionales presentes en el ensamble de polinizadores, mientras que Jardín Botánico estuvo dominado por especies del grupo Diptera. En las cuatro localidades restantes no se encontró diferencias estadísticamente significativas en número de visitas por flor de los

grupos funcionales presentes en los respectivos ensambles de visitantes, por lo que no se considera que exista un grupo dominante (Tabla 6).

De manera similar, al examinar la presencia de una especie dominante en cada localidad, se obtuvo resultados significativos en cuatro de las 10 localidades estudiadas (Tabla 6). *Lasia aenea* tuvo un mayor número de visitas por flor en el ensamble de Jardín Botánico y Cuesta Zapata, por lo que se le consideró la especie dominante en ambos ensambles. *Centris nigerrima*, pese a ser la única especie presente en todas las poblaciones, sólo registró número de visitas significativamente mayor que el resto de los visitantes florales en La Dormida. Finalmente, en la población de Radal el abejorro *Bombus ruderatus* fue el que registró un mayor número de visitas por flor. En las seis localidades restantes, no se observó una especie dominante puesto que no se encontraron diferencias significativas en el número de visitas por flor de los polinizadores que mostraron mayor actividad en el ensamble de polinizadores (Tabla 6).

Tabla 6. Grupo funcional y especie dominante del ensamble de polinizadores en 10 poblaciones de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*, según los resultados obtenidos del modelo lineal generalizado (GLM) que compara el número de visitas por flor de los polinizadores observados. Se muestra el grupo funcional dominante, especie dominante y el promedio de visitas por flor (calculado en 200 plantas) cuando éste es significativamente mayor que el del resto de polinizadores del ensamble), Estimación y valores de p asociados a la prueba estadística ($\alpha < 0,05$). Las casillas vacías indican ausencia de diferencias significativas en número de visitas por flor de los respectivos grupos funcionales o especies presentes en el ensamble.

Localidad	Grupo funcional dominante	Promedio de visitas/flor		Estimación	p	Especie dominante	Promedio de visitas/flor		Estimación	p
		± EE					± EE			
Jardín Botánico	Diptera	0,22±0,03		0,039	0,045	<i>Lasia aenea</i>	0,22±0,03		0,072	0,0001
La Dormida	Hymenoptera	0,03 ± 0,01		-0,017	<0,0001	<i>Centris nigerrima</i>	0,02±0,01		0,012	0,0022
Lo Vásquez	-	-		-	-	-	-		-	-
Farellones	Hymenoptera	0,11 ± 0,01		-0,056	<0,0001	-	-		-	-
Lagunillas	Hymenoptera	0,18 ± 0,02		-0,052	0,0004	-	-		-	-
Río Clarillo	Hymenoptera	0,04 ± 0,01		-0,023	0,0002	-	-		-	-
Cuesta Zapata	-	-		-	-	<i>Lasia aenea</i>	0,03±0,01		-0,011	0,0186-
Coya	-	-		-	-	-	-		-	-
Termas del Flaco	-	-		-	-	-	-		-	-
Radal	Hymenoptera	0,15 ± 0,01		-0,072	<0,0001	<i>Bombus ruderatus</i>	0,12 ± 0,01		0,059	<0,0001

5.4 Análisis de la relación entre el ensamble de polinizadores y los caracteres fenotípicos por localidad

Los análisis realizados en las tres poblaciones que presentaron coeficientes de selección significativos mostraron asociaciones significativas entre los caracteres florales estudiados y la tasa de visita de los polinizadores.

En la localidad de la Dormida, los resultados del GLM realizado mostraron asociación significativa entre los caracteres correspondientes a área de la corola (AC), despliegue floral (D) y proporción mancha-corola (M/C), y la tasa de visita del total de polinizadores del ensamble (Tabla 7), compuesto por *C. nigerrima*, *Manuelia gayi*, *Megachile cinerea*, *Mesonychium gayi* y *Tabánido* sp. (Ver apéndice, Tabla 3). Tanto D como AC presentaron asociaciones con valor positivo, indicando que plantas con alto número de flores y corolas grandes serían más visitadas por los polinizadores del ensamble en esta localidad. Por otro lado, la proporción M/C (rasgo bajo selección en esta población) presentó una asociación con valor negativo, indicando que plantas cuyas flores presentaran valores menores de esta proporción experimentarían mayores tasas de visita, en La Dormida (Tabla 7).

En la misma localidad, al realizar el análisis considerando a los grupos funcionales de polinizadores por separado, no se encontró resultados significativos para el grupo funcional Diptera. Sin embargo, Hymenoptera (grupo funcional dominante en esta población) presentó los mismos resultados obtenidos al realizar el análisis utilizando la tasa de visitas del total de polinizadores (Tabla7).

Tabla 7. Resultados de la regresión multivariada entre cuatro caracteres fenotípicos de *A. ligtu* var. *simsii* y la tasa de visita de los polinizadores observados en la localidad de La Dormida, obtenidos mediante GLM. Se presenta en forma separada, los resultados obtenidos al incluir en el análisis la tasa de visita de: el total de polinizadores, el grupo funcional Hymenoptera, y la especie dominante del ensamble. Los resultados con significancia estadística se muestran en **negrita**.

La Dormida Carácter	Total Polinizadores			Hymenoptera			<i>C. nigerrima</i>		
	Estimación	EE	p	Estimación	EE	P	Estimación	EE	p
Despliegue floral (D)	0,113	0,008	<0,0001	0,113	0,008	<0,0001	0,143	0,01	<0,0001
Área Corola (AC)	0,157	0,017	<0,0001	0,157	0,017	<0,0001	0,154	0,01	<0,0001
Prop. mancha-corola (M/C)	-6,242	1,994	0,0016	-6,242	1,994	0,0016	-9,763	2,306	<0,0001
Largo del tubo (LT)	0,174	0,148	0,2391	0,174	0,148	0,2391	0,552	0,174	0,0012

Finalmente, cuando en el análisis sólo se incluyó la tasa de visita de la especie *C. nigerrima* (polinizador dominante en esta localidad), se encontró resultados significativos para los cuatro caracteres florales medidos en este trabajo (Tabla 7). Este himenóptero exhibió una asociación positiva con D, AC y también con LT (otro carácter bajo selección en esta población), indicando que visitaría en mayor medida plantas con alto número de flores, flores de corolas grandes, y que presenten tubos florales largos. Por otra parte, el carácter M/C presentó una asociación con valor negativo con la tasa de visita de este polinizador, lo que indicaría que plantas con una mancha más pequeña respecto al área de la corola recibirían más visitas de esta especie (Tabla 7).

En la localidad de Lo Vásquez, los resultados del GLM realizado mostraron significancia estadística para la relación entre los caracteres correspondientes a: área de la corola (AC), proporción mancha-corola (M/C) y largo del tubo (LT), y la tasa de visita del total de polinizadores del ensamble (Tabla 8), que estuvo compuesto por *Bombus terrestris*, *C. nigerrima*, *Manuelia gayi* y *L. aenea* (Ver apéndice, Tabla 3). LT y M/C presentaron valores negativos, indicando que los polinizadores del ensamble realizarían más visitas tanto en flores de tubos cortos como en flores que presenten proporciones mancha-corola con valores pequeños, en esta población. AC, en cambio, presentó una asociación positiva, sugiriendo que los polinizadores de Lo Vásquez también visitarían en mayor medida plantas con flores de corola grande que flores con corola pequeña (Tabla 8).

Al realizar el análisis tomando cada grupo funcional presente en esta localidad en forma separada, se observó que tanto Diptera como Hymenoptera presentaron resultados significativos para los caracteres estudiados (Tabla 8). Diptera presentó valores positivos para AC y negativos para: D (único carácter bajo selección en esta localidad), M/C y LT. Esto indicaría que este grupo presentaría mayores tasas de visita en plantas con flores de corolas grandes, despliegues florales pequeños, flores con proporción M/C pequeña y con flores de tubos cortos. Hymenoptera, en cambio, presentó asociación positiva con sólo dos caracteres: D y AC. Esto indicaría que los himenópteros también visitarían con mayor frecuencia flores de corola grande, y que a diferencia de los dípteros, también frecuentarían plantas con despliegues florales grandes (Tabla 8).

Finalmente, en esta localidad no se detectó la presencia de una especie dominante en el ensamble de polinizadores (Tabla 6), debido a lo que no se incluye en este trabajo resultados del análisis de la relación entre los caracteres florales y la tasa de visita de los polinizadores a nivel de especies, en Lo Vásquez.

Tabla 8. Resultados de la regresión multivariada entre cuatro caracteres fenotípicos de *A. ligtu* var. *simsii* y la tasa de visita de los polinizadores observados en la localidad de Lo Vásquez, obtenidos mediante GLM. Se presenta en forma separada, los resultados obtenidos al incluir en el análisis la tasa de visita de: el total de polinizadores y los grupos funcionales Diptera e Hymenoptera. Los resultados con significancia estadística se muestran en negrita.

Lo Vásquez Carácter	Total Polinizadores			Diptera			Hymenoptera		
	Estimación	EE	p	Estimación	EE	P	Estimación	EE	p
Despliegue floral (D)	-0,012	0,012	0,3165	-0,064	0,018	0,0003	0,067	0,02	0,0013
Área Corola (AC)	0,230	0,052	<0,0001	0,337	0,069	<0,0001	0,302	0,093	0,0015
Prop. mancha-corola (M/C)	-6,633	1,531	<0,0001	-9,223	1,861	<0,0001	-2,227	3,34	0,5019
Largo del tubo (LT)	-1,040	0,140	<0,0001	-1,895	0,240	<0,0001	-0,173	0,216	0,4240

En la localidad de Termas del Flaco, los resultados del GLM realizado mostraron asociación significativa sólo entre dos caracteres y la tasa de visita del total de polinizadores del ensamble (Tabla 9). En esta oportunidad, el ensamble estuvo compuesto por *Alloscirtetica gayi*, *C. nigerrima*, *Mesonychium gayi*, *Trichothurgus* sp., *Adrenido* sp. y *Lasia corvina* (Ver apéndice, Tabla 3). Los caracteres que presentaron asociación fueron despliegue floral (D) y proporción mancha-corola (M/C; único rasgo bajo selección en esta localidad). Según los valores positivos de estas relaciones, los polinizadores de esta localidad presentarían mayores tasas de visitas en plantas con

despliegues florales grandes y flores con mancha de tamaño grande respecto al área de la corola (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de la regresión multivariada entre cuatro caracteres fenotípicos de *A. ligtu* var. *simsii* y la tasa de visita de los polinizadores observados en la localidad de Termas del Flaco, obtenidos mediante GLM. Se presenta en forma separada, los resultados obtenidos al incluir en el análisis la tasa de visita de: el total de polinizadores y los grupos funcionales Diptera e Hymenoptera. Los resultados con significancia estadística se muestran en negrita.

Termas del Flaco Carácter	Total Polinizadores			Diptera			Hymenoptera		
	Estimación	EE	p	Estimación	EE	P	Estimación	EE	p
Despliegue floral (D)	0,037	0,007	<0,0001	0,092	0,01	<0,0001	-0,029	0,013	0,0248
Área Corola (AC)	-0,037	0,025	0,1346	0,014	0,037	0,6976	-0,089	0,034	0,0087
Prop. mancha-corola (M/C)	5,2	0,876	<0,0001	6,864	1,328	<0,0001	4,101	1,178	0,0006
Largo del tubo (LT)	0,046	0,101	0,6464	-0,173	0,152	0,2495	0,345	0,143	0,0163

En la misma localidad, al considerar la tasa de visitas de los grupos funcionales por separado, se obtuvo que Diptera presentó resultados similares a los obtenidos al realizar el análisis utilizando la tasa de visitas del total de polinizadores: significancia estadística para los mismos caracteres, y asociaciones positivas (Tabla 9). Hymenoptera presentó asociaciones significativas entre su tasa de visitas y todos los rasgos estudiados. D y AC presentaron un valor negativo, indicando que este grupo visitaría en mayor medida plantas con despliegues pequeños y flores de corolas también pequeñas. Mientras que M/C y LT mostraron valores positivos, sugiriendo que los himenópteros de

Termas del Flaco presentarían mayores tasas de visita en flores con proporción manchacorola grande y largo tubo floral (Tabla 9).

En esta localidad no se detectó la presencia de una especie dominante en el ensamble de polinizadores (Tabla 6), debido a lo que no se incluye en este trabajo resultados del análisis de la relación entre los caracteres florales y la tasa de visita de los polinizadores a nivel de especies, en Termas del Flaco.

6. DISCUSIÓN

La selección mediada por polinizadores y su importancia como factor causal de la evolución del fenotipo floral han sido un tema central y recurrentemente abordado por la ecología evolutiva (e.g. Stebbins, 1970; Faegri y van der Pijl, 1979; Waser, 1983; Fenster y col., 2004, Nattero y col. 2010). A pesar de esto, y de que la cantidad de estudios realizados sobre el tema ha incrementado significativamente en las últimas décadas, la comprensión de los mecanismos que subyacen a la selección es aún insuficiente (Renould y col. 2013). En particular, los sistemas generalistas han comenzado a ser estudiados por los investigadores en polinización en las últimas décadas (Gómez y col., 2007), encontrándose distintas apreciaciones respecto del escenario selectivo que ellos representan. En este contexto, este trabajo constituye una primera aproximación al estudio de la selección fenotípica mediada por polinizadores en la especie herbácea *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*, una especie endémica de Chile, autoincompatible y altamente generalista.

A la luz de nuestros resultados, fue posible detectar selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral de la especie *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* sólo para algunas poblaciones estudiadas. Los resultados obtenidos en aquellas poblaciones que presentaron selección sugieren que ésta ocurriría sobre distintos caracteres florales, variando tanto en forma, como dirección y magnitud a lo largo de la distribución geográfica de la especie. Esto se condice con aquello predicho en la literatura (Nattero y col. 2010), acerca de que las respuestas del fenotipo floral a las fuerzas ejercidas por un conjunto de polinizadores serían complejas y responderían a situaciones locales o sitio

dependientes. En este aspecto, nuestros resultados se asemejan a los obtenidos por Murúa y col. (2010) en un estudio anterior, realizado en la especie *Viola portalesia*, la que al igual que *Alstroemeria ligtu*, es una herbácea endémica de Chile, autoincompatible y generalista. En éste, los autores examinaron la selección mediada por polinizadores en dos poblaciones de esta especie, ubicadas en ambientes contrastantes, comprobando a través de sus resultados cómo se modifica el foco de la selección fenotípica entre una población y otra, cuando cambian las condiciones ambientales, y con ellas, la composición del ensamble de polinizadores. En este contexto, la selección ejercida por los polinizadores en cada población, podría ser explicada por convergencias en las preferencias florales y la conducta de forrajeo de los polinizadores, las que serían similares entre especies pertenecientes a un mismo grupo funcional y se traducirían en fuerzas selectivas análogas, según lo propuesto por Fenster y colaboradores (2004), modulando de esta forma, el escenario selectivo local.

En este trabajo, no fue posible dilucidar un patrón general de selección fenotípica a través de la distribución geográfica de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*. Esto debido en parte a que, pese a haberse registrado la presencia marcada de un mismo grupo funcional de polinizadores en varias de las poblaciones estudiadas, no se observó selección convergente, o sobre un mismo conjunto de caracteres. Por otro lado, las poblaciones de esta especie que exhibieron selección fueron sólo tres de un total de diez y en todas ellas ésta ocurrió en rasgos de distintos, por lo que a partir de estos resultados no sería pertinente aventurar interpretaciones sobre un patrón general de selección. De manera adicional, al realizar el análisis de la estructura espacial de los rasgos medidos en este

estudio, no se detectó autocorrelación espacial para ninguno de ellos. De acuerdo a esto, tampoco existiría evidencia de un patrón general de distribución de los rasgos evaluados que sugiriera influencia de factores inherentes a la geografía sobre adaptaciones locales de éstos, a través de las poblaciones de esta especie.

Debido a que la selección mediada por polinizadores operaría en los sistemas naturales en una escala local, resulta apropiado examinar los patrones selectivos observados para cada una de las poblaciones de *A. ligtu* var. *simsii*, por separado.

En la población de La Dormida existirían dos posibles blancos de selección mediada por polinizadores: la longitud del tubo floral y la proporción mancha-corola. Según los coeficientes obtenidos, la selección favorecería tanto a plantas con tubos florales largos, como a plantas con flores que presentan una mancha grande respecto al área de la corola. El largo del tubo floral, por un lado, es un rasgo relacionado con el acceso al néctar y con el ajuste mecánico entre la flor y las estructuras del polinizador que hacen contacto en el proceso de polinización. Según lo sugerido por Darwin (1862), la selección sobre este tipo de rasgos estaría asociada a una transferencia eficiente del polen, ya que un mejor acoplamiento entre ambas partes se traduciría en un aumento del éxito reproductivo para la planta. Numerosas investigaciones han enfocado su atención sobre este mecanismo, sugiriendo que en algunas especies, la selección natural favorecería a flores de tubos largos a través de su interacción con polinizadores de largas probóscides (Nilsson, 1988; Herrera, 1993; Johnson y Steiner 1997; Hodgins y Barret, 2008; Boberg y Agren, 2009; Benitez-Viera y col., 2012). De acuerdo a lo anterior, la selección observada en el largo del tubo floral en La Dormida, podría ser atribuida a la

acción de polinizadores de probóscide larga; sin embargo los polinizadores que poseían este atributo (e.g. el Díptero *Tabanido sp.*) en esta localidad, no exhibieron una preferencia definida por flores de tubo largo. El análisis de regresiones multivariadas mostró que fue la especie dominante del ensamble de polinizadores *C. nigerrima*, quien habría visitado con mayor frecuencia flores de tubos largos. En este escenario, sería ésta la especie que probablemente tendría un rol predominante en la selección direccional sobre el largo del tubo floral observada en esta localidad. Consideremos que no sólo el largo de la probóscide es capaz de determinar el tamaño del tubo floral, sino también otros aspectos del fenotipo de los polinizadores, como lo son sus conductas de forrajeo (Schemske y Horvitz, 1984). Estos observaron que flores de tubos largos de la especie *Calathea ovandensis* eran polinizadas por himenópteros de probóscide corta. Para acceder al néctar los visitantes debían ingresar obligatoriamente en el tubo floral y de esta forma interactuaban más estrechamente con la flor, incrementando la probabilidad de polinización, traducándose esto en una mayor eficiencia de estos polinizadores en flores de tubo largo. En nuestro caso, el polinizador *C. nigerrima* reúne algunos atributos morfológicos y conductuales que podrían explicar el mecanismo mediante el que esta especie podría estar ejerciendo selección direccional sobre este rasgo. Posee una probóscide prolongada y además, es un abejorro que presenta abundante pilosidad y un gran tamaño respecto al de la flor de *A. ligtu* (observaciones realizadas en terreno). Debido a esto, su conducta de forrajeo, que consiste en ingresar al tubo floral, podría resultar en una gran capacidad de captación de granos de polen proveniente de las flores que visita, y de esta manera, en una significativa eficiencia de polinización en esta especie.

Por otra parte, en la misma localidad, el rasgo definido por la proporción mancha-corola exhibió selección fenotípica y también presentó una asociación significativa con la tasa de visitas de los polinizadores. Sin embargo, presentó resultados significativos sólo para el diferencial de selección, que mide selección total y no aporta mayor información sobre la dirección o forma de ésta. Aún así, la ausencia de resultados significativos en los gradientes de selección para este carácter podría ser justificada a través de dos razonamientos. El primero, en esta localidad podría haber ocurrido selección correlacional entre este carácter y otro medido en este estudio, y ésta no haberse detectado debido a que un tamaño muestral insuficiente podría impedir la detección de los gradientes cuadráticos de selección. Según el modelo propuesto por Lande y Arnold (1983), se necesitaría un mayor tamaño muestral para detectar selección cuadrática que selección direccional. El segundo razonamiento guarda relación con que el rasgo en cuestión podría estar siendo seleccionado indirectamente a través de selección correlacional, en la que podría participar otro carácter no medido en el presente trabajo. En general, la selección correlacional ha sido muy pocas veces investigada y rara vez detectada en estudios previos de selección fenotípica sobre rasgos florales (pero véase Benitez-Vieyra y col., 2012; Zhang y Li, 2014).

Un patrón distinto a lo descrito anteriormente fue observado en la localidad de Termas del Flaco. En dicha población, también pudo detectarse selección en el rasgo proporción M/C, sin embargo los gradientes calculados sugieren que ésta sería de tipo direccional. De acuerdo a esto, flores cuya mancha fue pequeña respecto al área total de la corola, mostraron mayor éxito reproductivo. Nuestras observaciones focales, en esta

localidad, también sugieren que existe una tendencia de los polinizadores a visitar con mayor frecuencia flores de un determinado fenotipo floral definido por la proporción M/C. Sin embargo, contrario a lo señalado por los gradientes de selección, las regresiones muestran que ellos estarían prefiriendo flores que presentan manchas grandes con respecto al área de la corola. Respecto al comportamiento de los polinizadores frente a este rasgo en esta localidad (así como también en La Dormida), éste puede ser justificado si se contempla a la mancha presente en la corola como una señal visual para los polinizadores. Medel y col. (2003), cuantificaron la selección impuesta por los polinizadores de la especie *Mimulus luteus*, una especie herbácea que en el sitio de estudio (ubicado en la IV Región, Chile) era visitada cuatro especies de insectos (tres himenópteros y un lepidóptero) y una especie de picaflor. Al igual que en *A. ligtu*, la guía de néctar presente en la corola de *Mimulus luteus* sería seleccionada por los insectos presentes en el ensamble de polinizadores, los que coincidentemente también favorecerían flores con guías grandes (Medel y col., 2003). Para explicar ambos resultados, consideremos como antecedente que en general, se ha descrito que los distintos colores y los patrones de manchas que presentan las flores servirían para ser reconocidas por sus polinizadores a larga distancia (Waser y Price, 1985). Principalmente los Himenópteros y Lepidópteros, utilizarían los pigmentos florales como señales visuales en las que basan su búsqueda (Spaethe y col., 2001) de modo de facilitarla y minimizar el tiempo y costo del vuelo durante el forrajeo (Heinrich, 1975; Waser y Price, 1981; Medel y col., 2003). Volviendo a nuestra especie modelo, a lo anterior se suma evidencia entregada por un estudio experimental, realizado en *A. ligtu* var. *simsii* por Botto-Mahan y col. (2011). Sus resultados muestran que la frecuencia de

visita del polinizador responsable de gran parte del servicio de polinización (i.e., *C. nigerrima*) disminuye significativamente en aquellos tratamientos donde los tépalos que presentan la guía de néctar fueron removidos. A partir de esto, estos autores sugieren que las guías de néctar en esta especie representarían una fina adaptación floral de atracción hacia algunas especies de polinizadores. En este contexto, la proporción M/C podría representar un tipo de señal asociada a recompensas florales (e.g. mayor cantidad de polen o de néctar en flores con proporción de mancha más grande) en *Alstroemeria.ligtu* var. *simsii* que explique las visitas realizadas por los polinizadores. Sin embargo, se desconoce la existencia estudios que examinen relación entre ambos rasgos en el género *Alstroemeria*.

Los resultados aparentemente antagónicos entre las preferencias florales de los polinizadores y la selección fenotípica experimentada por los individuos en esta población pueden tener al menos cuatro explicaciones posibles. La primera: aún cuando las regresiones multivariadas reportadas en este trabajo sugieren una preferencia de los polinizadores por proporciones M/C grandes, al realizar un análisis exploratorio considerando a cada especie por separado, se encontró resultados significativos que sugieren una preferencia por proporciones M/C pequeñas por parte de tres especies de polinizadores presentes en el ensamble visitante de Termas del Flaco (*Alloscirtetica gayi*: Estimación = -16,159, $p < 0,0001$; *Adrenido* sp. 2: Estimación = -13.565 , $p = 0,011$; *Mesomychium gayi*: Estimación = -5,316, $p = 0,013$). Es posible que éstas ejercieran fuerzas selectivas sobre el carácter proporción M/C en esta población, sin embargo esta evidencia no sería suficiente para señalar a estas tres especies como

responsables de la selección fenotípica detectada, debido a que en este estudio no se midió la eficiencia de los visitantes florales, y a que éstas presentan una tasa de visitas significativamente menor que los otros representantes del ensamble de polinizadores de esta localidad.

Una segunda explicación podría basarse en variables no medidas en este trabajo. La selección detectada sobre proporciones pequeñas de mancha-corola, por ejemplo, podría estar siendo causada por otra fuerza selectiva de carácter biótico como la acción de herbívoros. Así, flores con proporción M/C grande, podrían ser un blanco detectado tanto por polinizadores como por herbívoros, los que podrían estar reduciendo la adecuación biológica de estas plantas. Estudios señalan que los herbívoros podrían afectar directa o indirectamente el éxito reproductivo de las plantas (Valdivia y Niemeyer, 2005; Zamora y col., 1999; Gómez y col., 2009), constituyendo una fuerza que podría reforzar u oponerse a la selección ejercida por los polinizadores, actuando incluso sobre los mismos caracteres fenotípicos.

Otra posible explicación para lo ocurrido tiene que ver con factores de tipo abiótico propios de los sistemas naturales que tampoco han sido incluidos en este estudio. En un escenario de recursos limitados en que plantas con grandes tamaños de mancha significaran una importante inversión de recursos en pigmentos que generen contraste entre los colores de la flor y los patrones presentes en la guía de néctar, podría ocurrir que plantas con flores de mancha más pequeña respecto del tamaño de la corola presentaran un mayor éxito reproductivo, en Termas del Flaco. Estudios señalan que el éxito reproductivo de las plantas está determinado, no sólo por la disponibilidad de



polen para la fertilización, sino también por la cantidad de recursos disponible, como nutrientes y agua, para la producción de semillas (Zimmerman y Pyke, 1988; Mustajärvi et al. 2001). Debido a esto, la competencia por recursos entre flores de proporción M/C pequeña versus grande, podría explicar lo observado en esta localidad, de cumplirse estas condiciones.

Otra justificación plausible para los resultados obtenidos, podría tener relación a la cantidad de horas dedicadas a la observación de los polinizadores en esta localidad. El esfuerzo de muestreo podría haber sido insuficiente para reflejar verdaderamente la composición o preferencia de los visitantes del ensamble, dada una baja representatividad de los de los mismos durante el período destinado al muestreo , o incluso debido a variaciones en su fenología a lo largo del período de floración de *A. ligtu* var. *simsii*.

Finalmente, en la población de Lo Vásquez, el tercer blanco de selección detectado en este estudio se relacionó al despliegue floral, otro factor constantemente asociado por los investigadores al reconocimiento visual de las flores por parte de los polinizadores, y a la atracción de éstos (Benitez-Vieyra y col., 2006; Hodgins y Barret, 2008; Parachnowitscj y Kessler 2010). Debido a que la selección fenotípica sobre este rasgo sólo fue detectada a partir del diferencial de selección, sin resultados significativos para gradientes de selección directa, es posible que éste carácter estuviera siendo seleccionado de manera indirecta, a través de selección correlacional con otro rasgo medido en este trabajo o no. Sin embargo, ya que el diferencial mide la selección total sobre el carácter, no es posible determinar ni la dirección, ni la forma en la que ésta

estaría actuando. Los resultados de las regresiones multivariadas para este rasgo sugieren que mientras los polinizadores pertenecientes al grupo funcional Diptera frecuentan plantas con despliegues florales pequeños, los que pertenecen al grupo Hymenoptera visitan en mayor medida plantas con despliegues grandes, en esta localidad. Habiendo señalado todo esto, también existe la posibilidad de que este rasgo experimentara selección de tipo disruptiva y que esta no estuviera siendo detectada a través de esta metodología. Resultados de un estudio anterior en otra especie presente en Chile del género *Alstroemeria* (Suárez y col., 2009) sugieren que el número de visitas de sus polinizadores se correlacionaría positivamente con el número de flores abiertas por planta. Sin embargo, en otras especies vegetales, se ha encontrado tanto escenarios que muestran un incremento del número de visitas al aumentar el número de flores (Conner y Rush, 1996; Benitez-Vieyra y col., 2006; Gómez y col., 2009), como también escenarios de selección sobre despliegues pequeños, a través del componente masculino de la adecuación biológica (Hodgins y Barret, 2008).

En cuanto a los caracteres de estas tres localidades, que pese a no haber presentado selección según nuestros coeficientes, sí presentaron asociación con la tasa de visita de los polinizadores de acuerdo a las regresiones multivariadas realizadas, es preciso señalar que aunque los polinizadores hayan manifestado preferencias florales por nosotros detectables, éstas no necesariamente repercutirán de la misma forma o en la misma medida en el éxito reproductivo de los individuos de esta población. La selección es un fenómeno complejo en el que intervendrían numerosos factores bióticos y

abióticos, propios de los sistemas naturales (Murúa y col., 2010; Schaeffer y col., 2013), que escapan tanto de nuestra comprensión como de los alcances de este estudio.

Con respecto a las localidades restantes, resulta interesante considerar que a pesar de que en cinco pudo observarse un grupo funcional dominante, en ellas no se detectó selección. Sólo en La Dormida, la presencia de un grupo funcional y una especie dominante coincidió con resultados positivos de los coeficientes de selección fenotípica calculados. Es posible que esto sea consecuencia de que en esta localidad los integrantes del ensamble que resultaron ser los más abundantes, fueran además efectivos. Sin embargo, esta combinación puede no cumplirse necesariamente, dado que el visitante más común no siempre es el polinizador más eficiente (Fenster y col., 2004). Es importante considerar que en este trabajo no se midió la efectividad de los polinizadores, sólo se estimó el componente cuantitativo de la eficiencia de éstos en cada ensamble (i.e. dominancia a través de tasa de visitas). Si bien la selección ejercida por los polinizadores dependería de su frecuencia de visita relativa (Sahli y Conner, 2011), la marcada presencia de una especie o un grupo funcional en estas cinco localidades no determinaría por sí sola su importancia. Así, la similitud en la eficiencia de los polinizadores del ensamble (tanto en las localidades que presentaron un grupo funcional o especie dominante, como en las que no), sería un posible factor ecológico influyendo en la mantención de un sistema puramente generalista que no experimenta selección (Gómez, 2002).

Otro aspecto a tener en cuenta, y que puede estar evitando la detección de selección mediada por polinizadores en las otras siete localidades, radica en la existencia

de otras fuerzas selectivas que actúan en los sistemas naturales, como la selección ejercida por herbívoros (Gómez y Zamora, 2000; Herrera y col., 2002; Gómez, 2003, Pohl y col., 2006; Gómez y col., 2009) mencionada anteriormente. La herbivoría puede afectar la expresión de rasgos fenotípicos involucrados en la interacción planta-polinizador y reducir la atracción de los polinizadores (Botto-Mahan y col., 2011; Suárez y col., 2009). Según diversos autores, la polinización y la herbivoría raramente operan de manera independiente una de la otra (Strauss y Armbruster, 1997; Gómez, 2003), y si fuerzas selectivas de ambas fuentes actuaran en un sistema sobre el mismo rasgo fenotípico, la selección mediada por herbívoros podría incluso cancelar o enmascarar a la mediada por polinizadores (revisado en Straws e Irwin, 2004; Gómez y col., 2009), por lo que podría ser un factor de ésta índole el que explique, en parte, la ausencia de resultados significativos obtenidos en estas localidades.

Por otra parte, los resultados de este trabajo, al igual que muchos otros que estudian los efectos bióticos y/o abióticos sobre la adecuación biológica de angiospermas, se basan en la estimación del componente femenino de la misma (Schaefer y col., 2013). Es importante mencionar que representarían una visión incompleta de los procesos que examinan, al prescindir del otro componente de la adecuación biológica: la función reproductiva masculina (Parachnowitscj y Kessler, 2010). Es lógico pensar que si se hubiese utilizado estimaciones del componente masculino en este estudio, los diferenciales y gradientes de selección habrían sido distintos, puesto que se ha predicho teóricamente que existirían diferencias en la selección de un mismo rasgo fenotípico entre ambas funciones (Morgan y Schoen,

1997), y que entre éstas podría ocurrir incluso selección contradictoria (Sahli y Conner, 2011). Por otro lado, la producción de semillas contiene el efecto de factores de tipo abiótico además de biótico (como disponibilidad de recursos), mientras que las estimaciones del componente masculino no siempre reflejan el efecto de factores de esta índole (Schaefer y col., 2013). No obstante estos supuestos teóricos, se ha documentado que en ciertas especies como algunas orquídeas, la selección a través de las funciones masculina y femenina no presentaría diferencias sustanciales (O'Connell y Johnston, 1998; Maad, 2000; Cuartas y Medel, 2010). Hasta la fecha, no hay estudios que hayan medido selección a través de ambas funciones en Alstroemiáceas, por lo que no existirían referencias cercanas a partir de las cuáles establecer predicciones concretas.

Por último, cabe mencionar que los resultados obtenidos así como la selección encontrada en las tres localidades, corresponden al período reproductivo de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en la temporada de verano 2012 – 2013. Con sólo estos antecedentes no podemos afirmar que exista una divergencia evolutiva ocurriendo en las distintas poblaciones de esta especie. La generalización es producida y mantenida por ciertos factores ecológicos entre los que se encuentran variación espacial, fluctuación temporal de la identidad de los polinizadores importantes, y la existencia de factores externos que limitan la habilidad de los polinizadores de afectar a la adecuación biológica de las plantas (Gómez, 2002). Por lo tanto, para establecer si se trata o no de un escenario evolutivo en desarrollo, sería necesario continuar la observación de esta especie y de la selección experimentada por sus distintas poblaciones a través de los años.

7. CONCLUSIÓN

El presente trabajo tuvo como objetivo determinar si era posible detectar selección mediada por polinizadores en un sistema planta-polinizador de tipo generalista utilizando como modelo de estudio la especie *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*. Los resultados muestran que esta especie puede ser sensible a la acción de la selección. Ésta (i.e. su magnitud, dirección y forma) actuaría en cada población de manera local, pudiéndose observar como consecuencia diferentes escenarios selectivos, o la ausencia de selección, entre una población y otra. No se detectó convergencias de los regímenes selectivos en poblaciones que presentaron el mismo grupo funcional como polinizador principal. Tampoco la existencia de un patrón general de selección fenotípica a través de la distribución geográfica de esta especie.

Los resultados obtenidos en esta investigación evidenciaron fenómenos de selección direccional y posible selección correlacional. De este modo, plantas con tubos florales largos estarían siendo seleccionadas por los polinizadores en la localidad de La Dormida, donde *C. nigerrima* (especie de polinizador dominante en esta población) estaría manifestando esta tendencia. En Termas del Flaco, la selección favorecería plantas con mancha pequeña respecto al área de la corola. Ésta podría constituir una señal visual para los polinizadores afectando sus preferencias florales, o ser resultado de otras fuerzas selectivas. Otros rasgos podrían estar siendo seleccionados en La Dormida y Lo Vásquez de manera indirecta a través de selección correlacional con otros caracteres florales.

Los resultados de este estudio adquieren relevancia al ser el primer estudio que examina la selección fenotípica mediada por polinizadores en *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*, una especie endémica, autoincompatible y con un sistema planta-polinizador altamente generalista. Desde esta perspectiva, representaría una contribución a la comprensión de los sistemas de interacción planta-polinizador, en el contexto de la discusión mundial reciente, en torno al tópico central de este trabajo.

A partir de lo señalado en este estudio, especie *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* no sólo se vería afectada directamente por perturbación antrópica y fragmentación de hábitat, sino también influenciadas algunas de sus poblaciones por selección impuesta por sus polinizadores a través del servicio de polinización brindado por éstos, del que depende su reproducción.

8. LITERATURA CITADA

Aigner, P. 2001. Optimality modeling and fitness tradeoffs: when should plants become pollinator specialists? *Oikos* 95: 177 – 184

Armbruster, W., Fenster, C. y Dudash, M. 2000. Pollination “principle” revisited: specialization, pollination syndromes and the evolution of flowers. *Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskabelige Klasse. Skrifter. Ny Serie* 39: 179-200.

Arroyo, M.T.K. y Uslar, P. 1993. Breeding systems in a temperate Mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111:83–102.

Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quarterly Review of Biology* 36: 64 – 73.

Bayer, E. 1998. Alstroemeriaceae. *En: Kubitzki, K. (ed.) Flowering Plants. Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants Volume 3. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. pp 79-83.*

Benitez-Viera, S., Glinos, E., Medina, A.M. y Cocucci, A.A. 2012. Temporal variation in the selection on floral traits in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology* 26: 1451 - 1468.

Benoit, I.L. 1989. (Ed.) Libro Rojo de la Flora Terrestre de Chile (Primera Parte): 157 p. CONAF. Santiago, Chile.

Boberg, E. y Agren, J. 2009. Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Functional Ecology* 23:1022–1028

Botto-Mahan, B., Ramírez, P.A., Ossa, C.G., Medel, R., Ojeda-Camacho, M. y González, A.V. 2011. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences* 172: 1130 – 1136.

Colwell, R.K, Mao, C.X., y Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727

Cuartas-Domínguez, M. y Medel, R. 2010. Pollinator-mediated selection and experimental manipulation of the flower phenotype in *Chloraea bletioides*. *Functional Ecology* 24: 1219 - 1227.

Darwin, C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrossing. John Murray, London.

Faegri, K. y van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. Tercera edición. Pergamon Press. Oxford. United Kingdom. 244 pp.

Feisinger, P. 1983. Coevolution and pollination. *En*: Futuyama y Slatkin (eds.) "Coevolution". Sinauer Associated Publishers. Massachusetts. pp 282 - 292.

Fenster, C.B., Ambruser, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. y Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology. Evolution and Systematics* 35: 375 – 403.

Gómez, J.M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105 - 116.

Gómez, J.M. 2003. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *The American Naturalist* 162: 242 – 256.

Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fenández, J.D. y Abdelaziz, M. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the tradeoffs of generalization. *Oecología* 153: 597 – 605.

Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fenández, J.D., Abdelaziz, M. y Camacho, J.P.M. 2008. Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 2241–2249.

Gómez, J. M., Perfectti, F., Bosch, J., y Camacho, J. P. M. 2009. A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system. *Ecological Monographs*, 79: 245 - 263.

Gómez, J.M. y Zamora, R. 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796 – 805.

Gómez, J.M. y Zamora, R. 2000. Spatial Variation in the selective Scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *The American naturalist* 155: 657 – 668.

Gómez, J.M. y Zamora, R. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. En: Waser, N.M. y Ollerton, J. (eds) *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. University of Chicago Press. Chicago. Ill.

González, A.V., Murúa, M., Ramírez, P.A. 2014. Temporal and spatial variation of the pollinator assemblages in *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *Revista Chilena de Historia Natural* 1:5.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.

Hargreaves, A.L., Johnson, S.D. y Nol, E. 2004. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an “ornithophilous” African *Protea*. *Oecologia* 140: 295 – 301.

Heinrich, B. 1975. The energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 139 – 170.

Herrera, C.M. 1987. Components of pollinator ‘quality’: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79 – 90.

Herrera, C.M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95–125.

Herrera, C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the 'quantity' component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241 – 248.

Herrera, C.M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs* 63: 251–275.

Herrera, C. M., Medrano, M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A.M., García, M.B., Guitián, J., Manzaneda, A.J. 2002. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism-and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 16823 - 16828.

Hodgins, K. y Barret, S. 2008. Natural selection on floral traits through male and female function in wild populations of the heterostylous daffodil *Narcissus triandrus*. *Evolution* 62:1751–1763.

Johnson, S. y Steiner, K. 1997. Long-tongued fly-pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51:45–53



Johnson, S. y Steiner, K. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140 - 143.

Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.M., Regetz, J. and Ricketts, T. H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299 - 314.

Lande, R. y Arnold, S. 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: 112–123.

Mayfield, M.M., Waser, N.M. y Price, M.V. 2001. Exploring the 'Most Effective Pollinator Principle' with Complex Flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88: 591 – 596.

Medel, R., Botto-Mahan, C. y Arroyo, M.T.K. 2003. Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* 84: 1721 - 1732.

Morgan, M.T., y Schoen, D.J. 1997. Selection on reproductive characters:floral morphology in *Asclepias syriaca*. *Heredity* 79: 433 - 441.

Muñoz, M. y Moreira, A. 2003. Alstroemerias de Chile: diversidad, distribución y conservación. Taller La Era. Santiago. Chile. 140 pp.

Murúa, M., Espinoza, C., Bustamante, R., Marín, V. H., y Medel, R. 2010. Does human-induced habitat transformation modify pollinator-mediated selection? A case study in *Viola portalesia* (Violaceae). *Oecologia*, 163: 153-162.

Mustajärvi, K., Siikamäki, P., Rytönen, S. y Lammi, Mustajärvi K., Siikamäki P., Rytönen S., Lammi A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89:80-87

Nattero, J., Cocucci, A.A. y Medel, R. 2010. Pollinator-mediated selection in specialized pollination system: matches and mismatches across populations. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1957 – 1968.

Nilsson, L. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147–149.

O'Connell, L.M. y Johnston, M.O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid: a selection study. *Ecology* 79: 1246 - 1260.

Olsen, K.M. 1997. Pollinator effectiveness and pollinator importance in a population of *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *Oecologia* 109: 114 - 121.

Parachnowitsch, A. L. y Kessler, A. 2010. Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in *Penstemon digitalis*. *New Phytologist*, 188: 393 - 402.

Pellmyr, O. y Thompson, J.N. 1996. Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. *Oecologia*, 107: 595 - 604.

Pielou, E.C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *The American Naturalist* 100: 463 - 465.

Pohl, N., Carvalho, G., Botto-Mahan, C. y Medel, R. 2006. Nonadditive effects of flower damage and hummingbird pollination on the fecundity of *Mimulus luteus*. *Oecologia*, 149(4), 648-655.

Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon. pp 479.

R Core Team. 2014.. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F y Bini, L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46-50.

Renoult, J.P., Thomann, M., Schaefer, H.M. y Cheptou, P.-O. 2013. Selection on quantitative colour variation in *Centaurea cyanus*: the role of the pollinator's visual system. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2415 – 2427.

SAS Institute. 1997. JMP software 11.1.1 SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.

Sahli, H.F. y Conner, J.K. 2011. Testing for conflicting and nonadditive selection: floral adaptation to multiple pollinators through male and female fitness. *Evolution* 65: 1457 - 1473.

Sargent, R. y Otto, S.P. 2006. The role of local species abundance in the evolution of pollinator attraction in flowering plants. *American Naturalist* 167: 67 – 80.

Schaeffer, R.N., Manson, J.S. y Irwin, R.E. 2013. Effects of abiotic factors on species interactions on estimates of male function: a meta-analysis. *Ecology Letters* 16: 399 – 408.

Schemske, D. y Horvitz, C. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: A precondition for mutualism specialization. *Science* 225: 519 - 521.

Spaethe, J., Tautz, J. y Chittka, L. 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98: 3898 –3903.

Stebbins, G. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307 - 326.

Strauss, S.Y. y Armbruster, W.S. 1997. Linking herbivory and pollination – new perspectives on plant and animal ecology and evolution. *Ecology* 78: 1617 – 1618.

Strauss, S.Y. e Irwin, R.E. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 435 – 466.

Suárez, L.H., González, W.L. y Gianoli, E. 2009. Foliar damage modifies floral attractiveness to pollinators in *Alstroemeria exerens*. *Evolutionary Ecology* 23: 545 – 555.

Thompson, J. 2006. Mutualistic web of species. *Science* 312: 372 - 373.

Valdivia, C.E. y Niemeyer, H.M. 2005. Reduced maternal fecundity of the high Andean perennial herb *Alstroemeria umbellate* (Alstroemeriaceae) by aphid herbivory. *New Zealand Journal of Ecology* 292: 321 - 324.

van der Pijl, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44 – 59.

Waser, N. M., y Price, M.V. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35: 376 – 390.

Waser, N.M. y Price, M.V. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. In: Jones, C.E. Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology* pp 341 – 359. Van Nostrand Reinhold, New York.

Waser, N.M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. *En: Real, L. (ed). Pollination Biology* pp 242 - 286. Academic Press, New York.

Waser, N.M. y Price, M. 1985. The effect of nectar guides on pollinator preference: experimental studies with a montane herb. *Oecologia* 67: 121 - 126.

Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.M. 1999. Plant/herbivore interaction: beyond a binary vision. *En: Pugnaire, F. I. and Valladares, F. (eds). Handbook of functional plant ecology.* Marcel Dekker Inc. pp 677 – 718.

Zháng, B. y Li, Q. J. 2014. Phenotypic selection on the staminal lever mechanism in *Salvia digitaloides* (Labiaceae). *Evolutionary Ecology*, 28: 373-386.

Zimmerman, M. y Pyke, G.H. 1988. Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set. *American Naturalist* 131: 723–738.

9. APÉNDICE

9.1 Anexo 1

Tabla 1. Coordenadas geográficas de las poblaciones de *A. ligtu* var. *simsii* estudiadas en Chile Central.

Localidad	Latitud	Longitud
Jardín Botánico	33°02'42''	71°30'01''
La Dormida	33°03'40''	71°03'33''
Lo Vásquez	33°16'43''	71°24'57''
Farellones	33°22'51''	70°25'04''
Lagunillas	33°39'19''	70°19'23''
Rio clarillo	33°43'40''	70°28'46''
Cuesta Zapata	33°46'80''	71°49'72''
Coya	34°29'63''	70°58'72''
Termas del Flaco	34°89'47''	71°01'97''
Radal	35°36'66''	71°33'61''

9.2 Anexo 2

Tabla 2. Correlograma que incluye 10 poblaciones de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii*. Autocorrelación espacial de cuatro rasgos florales: Despliegue floral (D), área de la corola (AC), proporción mancha-corola (MC), y Largo del tubo floral (LT).

Carácter	Nº de Clase	Recuento	DistCntr	Moran's I	p	I (max)	I/I (max)
D	1	18	43.047	0.193	0.45	0.971	0.199
	2	16	97.829	0.063	0.765	1.018	0.062
	3	16	124.556	0.007	0.975	1.6	0.004
	4	16	165.294	-0.803	0.025	1.584	-0.507
	5	16	245.969	0.008	0.965	0.453	0.017

Carácter	Nº de Clase	Recuento	DistCntr	Moran's I	p	I (max)	I/I (max)
AC	1	18	43.047	0.291	0.355	1.008	0.289
	2	16	97.829	-0.731	0.02	1.322	-0.553
	3	16	124.556	-0.186	0.5	0.576	-0.322
	4	16	165.294	-0.105	0.575	0.314	-0.335
	5	16	245.969	-0.033	0.78	0.146	-0.224

Carácter	Nº de Clase	Recuento	DistCntr	Moran's I	p	I (max)	I/I (max)
MC	1	18	43.047	0.653	0.03	1.411	0.463
	2	16	97.829	-0.317	0.362	1.181	-0.268
	3	16	124.556	-0.435	0.181	1.332	-0.327
	4	16	165.294	-0.346	0.312	0.672	-0.515
	5	16	245.969	-0.007	0.985	0.661	-0.01

Carácter	Nº de Clase	Recuento	DistCntr	Moran's I	p	I (max)	I/I (max)
LT	1	18	43.047	0.399	0.2	0.84	0.475
	2	16	97.829	-0.395	0.205	1.052	-0.375
	3	16	124.556	-0.233	0.37	0.919	-0.254
	4	16	165.294	-0.459	0.115	1.208	-0.38
	5	16	245.969	-0.018	0.94	0.556	-0.033

9.3 Anexo 3

Tabla 3. Número y tasa de visita de insectos polinizadores de *Alstroemeria ligtu* var. *simisi* en las 10 poblaciones estudiadas.

Orden	Polinizador Especie	J. Botánico		La Dormida		Lo Vásquez		Farellones		Lagunillas	
		Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/ flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/ flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/ flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/ flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/ flor/hora)
Diptera	<i>Bombyliido sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Lasia aenea</i>	322	6.47	0	0	34	0.68	0	0	0	0
	<i>Lasia corvina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	98	2.7
	<i>Tabanido sp.</i>	0	0	1	0.02	0	0	8	0.16	1	0.03
	<i>Altoescritica gayi</i>	21	0.42	0	0	0	0	46	0.92	132	3.28
	<i>Andrenido sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Andrenido sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Bombus ruderatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Bombus terrestris</i>	3	0.06	0	0	2	0.04	0	0	0	0
	<i>Centris nigerrima</i>	21	0.42	59	1.18	17	0.34	6	0.12	23	0.63
Hymenoptera	<i>Cerceris gayi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Lasioglossum sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Manuelia gayi</i>	2	0.04	5	0.1	4	0.08	26	0.52	0	0
	<i>Megachile cinerea</i>	0	0	4	0.08	0	0	0	0	0	0
	<i>Megachile sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Megachile sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Mesonychiium gayi</i>	0	0	7	0.14	0	0	0	0	2	0.06
	<i>Ruizantheda mutabilis</i>	71	1.43	0	0	0	0	92	1.84	6	0.17
	<i>Ruizantheda proxima</i>	150	3.02	0	0	0	0	12	0.24	103	2.84
	<i>Svastrides melanura</i>	13	0.26	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera	<i>Trichofurgus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Batus Archidamas</i>	5	0.10	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Nymphalido sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Nymphalido sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0.11
	<i>Phoebis sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tatochila sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0.17	

Continuación Tabla 3.

Orden	Especie	Río Clariflo		Cuesta Zapata		Coya		T del Flaco		Radal	
		Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/flor/hora)	Nº de visitas	Tasa de visita (Nº visitas/flor/hora)
Diptera	<i>Bombylido sp.</i>	0	0	0	0	1	0.005	0	0	0	0
	<i>Lasia aenea</i>	2	0.04	102	2.04	0	0	0	0	0	0
	<i>Lasia corvina</i>	0	0	7	0.14	78	1.18	48	0.96	0	0
	<i>Tabanido sp.</i>	0	0	0	0	15	0.3	0	0	9	0.18
	<i>Allosirtetica gayi</i>	23	0.46	1	0.02	23	0.38	7	0.14	3	0.06
Hymenoptera	<i>Andrenido sp. 1</i>	0	0	11	0.22	0	0	0	0	0	0
	<i>Andrenido sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	2	0.04	0	0
	<i>Bombus ruderatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	153	3.06
	<i>Bombus terrestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.06
	<i>Centris nigerrima</i>	19	0.38	23	0.46	52	0.84	31	0.62	4	0.08
	<i>Cerceris gayi</i>	0	0	1	0.02	0	0	0	0	0	0
	<i>Lastoglossum sp.</i>	0	0	0	0	4	0.08	0	0	0	0
	<i>Manuelita gayi</i>	4	0.08	6	0.12	7	0.04	0	0	9	0.18
	<i>Megachile cinerea</i>	0	0	0	0	4	0.06	1	0.02	1	0.02
	<i>Megachile sp. 1</i>	5	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Megachile sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.06
	<i>Mesorychium gayi</i>	2	0.04	0	0	0	0	17	0.34	0	0
	<i>Ruizantheda mutabilis</i>	0	0	0	0	23	0.44	0	0	0	0
<i>Ruizantheda proxima</i>	0	0	8	0.16	0	0	0	0	0	0	
<i>Svastrides melanura</i>	6	0.12	0	0	0	0	0	0	15	0.3	
<i>Trichothurgus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1	0.02	0	0	
Lepidoptera	<i>Battus Archidamas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Nymphalido sp. 1</i>	0	0	1	0.02	0	0	0	0	0	0
	<i>Nymphalido sp. 2</i>	0	0	1	0.02	0	0	0	0	0	0
	<i>Phoebis sp.</i>	0	0	8	0.16	0	0	0	0	0	0
	<i>Tatochila sp.</i>	0	0	0	0	2	0.04	0	0	0	0

9.4 Anexo 4

Tabla 4. Coeficientes de selección en cuatro rasgos florales de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* en 10 poblaciones de *Alstroemeria ligtu* var.

simsii. Los resultados con significancia estadística luego del ajuste de Bonferroni, se muestran en negrita.

Jardín Botánico		Lo Vásquez				Farellones						
Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)		Cuadrático (γ _i ²)		Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)		Cuadrático (γ _i ²)		
		AC γ _i ²	MC γ _i ²	LT γ _i ²	Carácter /			Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)	Cuadrático (γ _i ²)	AC γ _i ²	MC γ _i ²
Despliegue floral (D)	-0,055	-0,109	-0,087	-0,011	0,008	0,021	0,062	0,146	-0,035	0,102	-0,062	0,069
Área de la corola (AC)	0,031	0,061	0,196		-0,162	0,177	0,045	0,106	0,053	0,086	0,086	0,027
Proporción mancha-corola (M/C)	0,027	0,052	0,089			-0,229	-0,063	-0,147	-0,086			0,027
Largo del tubo (LT)	-0,029	-0,056	0,103				-0,048	-0,113	0,016			
La Dormida		Farellones				Farellones						
Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)		Cuadrático (γ _i ²)		Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)		Cuadrático (γ _i ²)		
		AC γ _i ²	MC γ _i ²	LT γ _i ²	Carácter /			Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)	Cuadrático (γ _i ²)	AC γ _i ²	MC γ _i ²
Despliegue floral (D)	0,002	0,006	-0,093	-0,095	0,127	-0,075	0,043	0,113	0,127	0,087	0,097	0,080
Área de la corola (AC)	0,022	0,057	-0,035		-0,091	0,025	-0,002	-0,004	0,067		0,047	0,063
Proporción mancha-corola (M/C)	0,060	0,157	-0,102			0,090	0,001	0,025	-0,001			-0,028
Largo del tubo (LT)	0,087	0,226	-0,004				-0,040	-0,106	-0,063			

Continuación Tabla 4.

Lagunillas	Carácter /						
	Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)	Cuadrático (γ _i)	AC γ _i ²	MC γ _i ³	LT γ _i ⁴
Despliegue floral (D)		0.018	0.040	0.108	0.117	0.015	-0.016
Área de la corola (AC)		0.037	0.082	0.115		0.120	0.010
Proporción mancha-corola (M/C)		-0.034	-0.076	0.016			0.004
Largo del tubo (LT)		-0.002	-0.004	-0.059			

Cuesta Zapata	Carácter /						
	Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)	Cuadrático (γ _i)	AC γ _i ²	MC γ _i ³	LT γ _i ⁴
Despliegue floral (D)		-0.002	-0.006	0.067	-0.081	0.107	-0.111
Área de la corola (AC)		0.001	0.002	-0.002		0.085	-0.018
Proporción mancha-corola (M/C)		-0.011	-0.029	-0.066			-0.156
Largo del tubo (LT)		-0.027	-0.072	0.033			

Río Clarillo	Carácter /						
	Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)	Cuadrático (γ _i)	AC γ _i ²	MC γ _i ³	LT γ _i ⁴
Despliegue floral (D)		-0.017	-0.053	-0.066	-0.029	0.071	0.016
Área de la corola (AC)		0.002	0.007	-0.094		0.036	0.004
Proporción mancha-corola (M/C)		0.020	0.062	0.120			0.010
Largo del tubo (LT)		0.027	0.083	-0.088			

Coya	Carácter /						
	Carácter /	Dif. Selección (S _i)	Lineal (β _i)	Cuadrático (γ _i)	AC γ _i ²	MC γ _i ³	LT γ _i ⁴
Despliegue floral (D)		0.018	0.053	0.047	0.046	0.011	0.002
Área de la corola (AC)		0.030	0.087	0.103		0.004	0.041
Proporción mancha-corola (M/C)		0.032	0.094	-0.098			0.127
Largo del tubo (LT)		0.029	0.085	0.012			

Continuación Tabla 4.

Temas del Fiasco	Carácter /					
	Carácter /	Dif. Selección	Lineal	Cuadrático		
	(S _i)	(β _i)	(γ _i)	AC γ _{ii} '	MC γ _{ii} '	LT γ _{ii} '
Despliegue floral (D)	-0.050	-0.016	-0.173	-0.021	0.138	-0.126
Área de la corola (AC)	0.104	0.090	0.029		0.084	-0.027
Proporción mancha-corola (M/C)	-0.008	-0.244	-0.102			-0.008
Largo del tubo (LT)	0.014	0.053	0.012			

Raíces	Carácter /					
	Carácter /	Dif. Selección	Lineal	Cuadrático		
	(S _i)	(β _i)	(γ _{ii})	AC γ _{ii} '	MC γ _{ii} '	LT γ _{ii} '
Despliegue floral (D)	0.030	0.069	0.049	0.094	-0.081	0.095
Área de la corola (AC)	0.012	0.027	0.011		-0.060	-0.010
Proporción mancha-corola (M/C)	-0.058	-0.131	-0.021			-0.049
Largo del tubo (LT)	-0.085	-0.193	-0.047			

9.5 Anexo 5

Tabla 5. Promedio poblacional y desviación estándar de los cuatro rasgos fenotípicos de *Alstroemeria ligtu* var. *simsii* considerados en este trabajo, en las 10 poblaciones estudiadas.

Localidad	n (número de plantas)	Carácter i							
		D		AC		MC		LT	
		Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.
Jardín Botánico	136	16.24	10.30	8.05	2.64	0.24	0.05	4.87	0.61
La Dormida	148	17.05	8.39	10.92	4.41	0.27	0.06	4.86	0.52
Lo Vásquez	149	17.25	8.30	7.24	2.04	0.27	0.07	4.33	0.98
Farellones	200	14.47	5.60	12.34	3.95	0.20	0.05	5.64	0.99
Lagunillas	129	14.33	7.24	9.72	2.60	0.19	0.06	4.98	0.48
Río clarillo	172	13.23	5.55	13.63	3.81	0.18	0.05	5.09	0.56
Cuesta Zapata	148	15.76	12.33	10.59	3.81	0.28	0.06	4.63	0.78
Coya	191	9.49	4.86	11.06	2.73	0.20	0.06	5.50	0.80
Ternas del Flaco	160	16.18	7.30	10.85	2.68	0.25	0.08	5.22	0.60
Radal	112	13.49	7.70	10.59	3.10	0.25	0.05	4.72	0.43
TOTAL	1545								