



UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

**EVALUACIÓN DE RASGOS FLORALES EN COMPLEJO DE
HIBRIDIZACIÓN *Haplopappus chrysanthemifolius* x *H. foliosus* =
H. decurrens (Asteraceae)**

MEMORIA PARA OPTAR AL TÍTULO DE PROFESORA DE BIOLOGÍA Y CIENCIAS
NATURALES

AUTORA: PAULINA DEL CARMEN CAMPOS OYARZÚN

PROFESORES GUÍA: CRISTIAN VILLAGRA GIL
PAULETTE NAULIN GYSLING

SANTIAGO, JULIO de 2015

Autorizado para
Sibumce Digital

*A mi madre Lina Oyarzún Martínez por su
infinito amor e inmenso apoyo en todos los
aspectos de mi vida.*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Doctor Cristian Villagra Gil, mi Profesor Guía, por su orientación, comprensión, paciencia y consejos para el desarrollo de este trabajo en todos los aspectos. Agradezco también a la Doctora Paulette Naulin Gysling, mi profesora guía, y a Abraham Albornoz Donoso por los consejos que me ayudaron a entender de mejor forma el planteamiento de las ideas y los análisis que se realizaron a este trabajo; así como al Laboratorio de Biología de Plantas de la Facultad de Ciencias Forestales y de Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile por la facilitación de las dependencias e instrumentos del Laboratorio. Se agradece también a la administración del Bioparque El Puquén de Los Molles por facilitar las dependencias del parque para la colecta de muestras. Agradezco a Constanza Galaz Galaz y a mi amigo Fernando Acevedo Orellana por su enorme ayuda en el reconocimiento, colecta y almacenamiento de las muestras, así como en la comprensión e interpretación de ciertos aspectos del trabajo. Agradezco a mis amigos María José Flores, Liza Allende, Ariel Armijo, Sebastián Cataldo, Flavio Díaz y Diego Muñoz por su apoyo incondicional en el transcurso de este proceso. Agradezco también al Dr. Kester Bull Hereñu por las observaciones y consejos a este trabajo. Asimismo, agradezco al proyecto DIUMCE 08/12 y al proyecto de Iniciación FONDECYT n° 11100109 por ayudarme a financiar esta investigación.

INDICE DE MATERIAS

Índice de Figuras.....	vi
Índice de Gráficos.....	vii
Índice de Tablas.....	viii
Resumen.....	x
Abstract.....	xi
1. CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	1
1.1. Importancia de las flores como estructuras reproductivas.....	1
1.2. La polinización y su importancia para las plantas.....	1
1.3. Morfología floral y polinizadores.....	2
1.4. La herbivoría y sus efectos en plantas.....	6
1.5. Hipótesis del Puente híbrido y especiación simpátrica.....	8
1.6. <i>Haplopappus decurrens</i> : una especie híbrida en Chile Central.....	10
1.7. Consecuencias ecológicas de la hibridización.....	11
1.8. Hibridización en el género <i>Haplopappus</i>	12
1.9. Morfología floral de las especies.....	13
1.9.1. Familia Asteraceae o Compositae.....	13
1.9.2. Género <i>Haplopappus</i>	15
1.9.3. Especies de <i>Haplopappus</i> del complejo de hibridización.....	16
1.10. Problema de Investigación.....	17
1.10.1. Objetivos.....	18
1.10.1.1. Objetivo general.....	18
1.10.1.2. Objetivos específicos.....	18

2. CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODO	19
2.1. Área de estudio.....	19
2.2. Especies en estudio.....	19
2.3. Morfometría floral.....	21
2.4. Análisis estadístico.....	26
3. CAPÍTULO 3: RESULTADOS	28
3.1. Variación morfométrica floral en flores liguladas.....	28
3.1.1. Análisis descriptivo.....	28
3.2. Variación morfométrica floral en flores tubulares.....	31
3.2.1. Análisis descriptivo.....	31
3.3. Análisis de Componentes principales (ACP).....	36
3.3.1. ACP en flores liguladas	36
3.3.2. ACP en flores tubulares	37
4. CAPÍTULO 4: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	42
4.1. Discusión.....	42
4.1.1. Estructuras reproductivas y variación morfológica	42
4.1.2. Morfología de organismos híbridos y la Hipótesis del Puente Híbrido	45
4.1.3. Organismos híbridos y el concepto de Especie	47
4.1.4. Rol de los organismos híbridos en la naturaleza	48
4.2. Conclusiones.....	50
APÉNDICES	52
ANEXOS	65
REFERENCIAS	67

ÍNDICE DE FIGURAS		Pág.
FIGURA 1:	Hábito de las 3 especies de <i>Haplopappus</i> en estudio. (A) <i>H. chrysanthemifolius</i> , (B) <i>H. decurrens</i> y (C) <i>H. foliosus</i> .	19
FIGURA 2:	Capítulos en Antesis de las 3 especies de <i>Haplopappus</i> en estudio vistos desde arriba. (A) <i>H. chrysanthemifolius</i> , (B) <i>H. decurrens</i> y (C) <i>H. foliosus</i> .	20
FIGURA 3:	Capítulos en antesis de <i>Haplopappus decurrens</i> (híbrido) y sus plantas parentales vistos de lado. (A) <i>H. chrysanthemifolius</i> , (B) <i>H. decurrens</i> y (C) <i>H. foliosus</i> .	21
FIGURA 4:	Los cinco estados ontogenéticos bajo los criterios de Klingenberg (2007): yema, yema abierta, flor en antesis, flor senescente y flor con semillas.	22
FIGURA 5:	Capítulo en antesis de <i>H. chrysanthemifolius</i> en etanol al 70%. A) de costado y B) desde arriba.	23
FIGURA 6:	Figura 6: Flores tubulares y liguladas en etanol al 70% (completas y diseccionadas).	24
FIGURA 7:	Estados fenológicos de las flores tubulares al interior del capítulo de <i>H. decurrens</i> .	25
FIGURA 8: Apéndice C	Ejemplos de diversidad de insectos que visitan especies distintas de <i>Haplopappus</i> .	64
FIGURA 9: Anexo A	Esquema del Hábito, capítulo y floretes (flores tubulares y liguladas) de las 3 especies de <i>Haplopappus</i> del estudio.	65
FIGURA 10: Anexo B	Mapa físico de la V región de Valparaíso (30-33°), Chile. Instituto Geográfico Militar.	66

ÍNDICE DE GRÁFICOS		Pág.
GRÁFICO 1:	Diagrama de cajas para los caracteres medidos en flores liguladas en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	29
GRÁFICO 2: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud del tubo floral en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	57
GRÁFICO 3: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud del filamento en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	58
GRÁFICO 4: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud del filamento fusionado al tubo en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	59
GRÁFICO 5: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud del Apéndice conectivo en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	60
GRÁFICO 6: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud de las anteras en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	61
GRÁFICO 7: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud del estigma en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	62
GRÁFICO 8: Apéndice B	Diagrama de cajas para Longitud del Estilo en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> .	63

	ÍNDICE DE TABLAS	Pág.
TABLA 1	Valores promedio de cinco caracteres en flores liguladas de los capítulos en estado fenológico 3 de las tres especies de <i>Haplopappus</i> del estudio.	30
TABLA 2	Prueba de comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis resumida, con 2 g.l. y $\alpha=0,05$ para flores liguladas en las tres especies de <i>Haplopappus</i> en estudio.	30
TABLA 3	Valores promedio de siete caracteres en flores tubulares de los capítulos en estado fenológico 3 de de las tres especies de <i>Haplopappus</i> del estudio.	32
TABLA 4	Prueba de comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis resumida, con 2 g.l. y $\alpha=0,05$ para flores tubulares en las tres especies de <i>Haplopappus</i> en estudio.	34
TABLA 5	Valores promedio de número de flores liguladas y tubulares de los capítulos en estado fenológico 3 de de las tres especies de <i>Haplopappus</i> del estudio y resultados de sus comparaciones estadísticas.	35
TABLA 6	Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en número de flores tubulares y liguladas de <i>H. chrysanthemifolius</i> (H. chry), <i>H. decurrens</i> (H. dec) y <i>H. foliosus</i> (H. fol). Valor de $p = 0,05$.	35
TABLA 7	Coefficientes de correlación de los caracteres florales en flores liguladas de las tres especies de <i>Haplopappus</i> estudiadas con los componentes producidos por el Análisis de Componentes Principales.	36
TABLA 8	Coefficientes de correlación de los caracteres florales en flores tubulares de las tres especies de <i>Haplopappus</i> estudiadas con los componentes producidos por el Análisis de Componentes Principales.	39
TABLA 9 Apéndice A	Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis detallada en flores liguladas de las tres especies de <i>Haplopappus</i> en estudio.	52

TABLA 10 Apéndice A	Prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk para caracteres medidos en flores tubulares según fenología y especie.	53
TABLA 11 Apéndice A	Prueba de Análisis de Varianza de Kruskal-Wallis, con 2 g.l. para flores tubulares en las 3 especies de <i>Haplopappus</i> en estudio.	54
TABLA 12a Apéndice A	Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en flores tubulares de las tres especies de <i>Haplopappus</i> en estudio.	55
TABLA 12b Apéndice A	Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en flores tubulares de las tres especies de <i>Haplopappus</i> en estudio.	56

RESUMEN

Las flores son estructuras reproductivas vitales en Angiospermas. Asociado a estos órganos ocurren interacciones ecológicas positivas como la polinización, y negativas como la florivoría. Estas interacciones pueden llegar a determinar cambios evolutivos en los linajes interactuantes, por lo que el estudio de sus estructuras es fundamental para comprender la ecología y evolución de las plantas con flores. En este sentido, las diferencias morfológicas entre especies son determinantes en definir la capacidad de aislamiento reproductivo de cada linaje. Cuando esta diferenciación estructural no se cumple, se producen híbridos; los que pueden presentar características intermedias a ambas especies parentales o un mosaico de los rasgos florales de los fenotipos de sus padres. Al compartir caracteres con sus parentales, los animales que polinizan o parasitan las plantas parentales, pueden eventualmente pasar a los híbridos y especiar cuando han logrado vencer las barreras pre y postcigóticas (Hipótesis del Puente Híbrido); siendo, por lo tanto una característica de valor taxonómico, relevante en el mantenimiento de otros niveles tróficos. En este trabajo se estudió la variación de la morfología floral de las especies del complejo de hibridización *Haplopappus chrysanthemifolius* x *H. foliosus* = *H. decurrens* (Compositae) en la reserva privada “Bioparque El Puquén”, Los Molles, Provincia de Petorca, Región de Valparaíso, Chile. Las tres especies estudiadas presentan una inflorescencia llamada capítulo, que posee un disco central con flores tubulares o floretes, rodeado por flores con una lígula en la periferia. Las flores tubulares presentan maduración sexual protándrica de tipo centripeta, lo que produce una maduración diferencial de las estructuras masculinas y femeninas al interior de la flor desde el exterior hacia el centro del disco. A partir de mediciones lineales de distintos rasgos desde los floretes del capítulo de estas especies se encontró que las dimensiones florales del híbrido muestran rasgos intermedios y en mosaico respecto a su parental *H. foliosus*, que van apareciendo de forma intermitente durante los distintos estados de desarrollo de las estructuras florales. Por otro lado, las flores de *H. decurrens* presenta rasgos intermedios respecto a la otra especie parental, *H. chrysanthemifolius*, que se mantienen a través de toda la fenología.

ABSTRACT

Flowers are vital reproductive structures Angiosperm plants. These organs interact with other organisms such as animals in pollination and florivory. When hybrids are produced, they may exhibit intermediate characteristics to both parental species or it may express a mosaic of then phenotype. It has been proposed that such intermediate hybrid phenotype may promote colonization by flower associated-animals (such as pollinators or florívoros). Therefore, knowledge on floral structures in hybrid species is important both for taxonomy and the study of ecological interaction and evolution of plant reproduction. In this work we studied the variation of floral morphology in the hybridization complex; *Haplopappus chrysanthemifolius* x *H. foliosus* = *H. decurrens* (Compositae) at the private preserve “Bioparque El Puquén”, Los Molles, V Region, Chile. These bushes have a composed inflorescence called capitulum or “head”, which is composed by a set of central tubular disk flowers or florets surrounded by ray flowers with a ligule in the periphery. The tubular flowers are protandrous with a sexual maturation of centripetal type: producing a differential maturation of male and female structures inside the flower from the outside to the center of the disk. Based on lineal measurements of flowers from these three species, was discovered that *H. decurrens* (the hybrid species) had both intermediate and mosaic features regarding their parental *H. foliosus*. These characteristics appeared intermittently during the various stages of floral structure’s development. By the other hand, the hybrid species presented mostly intermediate traits relative to *H. chrysanthemifolius*, the other parental species. These differences are maintained throughout the phenology. The importance of these findings is discussed in terms of developmental windows for hybridization between parental species and the importance of traits from flowers of the capitulum as key for taxonomic identification.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Importancia de las flores como estructuras reproductivas

Sin duda el carácter más llamativo en las Angiospermas es la existencia de flores, estructuras especializadas en la reproducción sexual y que en general han evolucionado en estrecha relación con los vectores de polinización animal (insectos, aves, etc.), los que aseguran de manera eficaz el éxito de la reproducción en comparación con agentes abióticos de polinización (Crawley, 1983; Marquis, 1992). La notable radiación de las angiospermas en paralelo con los polinizadores (Grimaldi, 1999) y el mayor número de especies que presentan las familias de plantas con polinización biótica, en comparación con aquellas con sistemas de polinización abiótica (Dodd et al., 1999), sugieren que la polinización animal fue una innovación clave en la evolución de las plantas de floración (Jones, 2001). Al hermafroditismo dominante hay que sumar, en la mayoría de las plantas con flores, la existencia de piezas más o menos evidentes y atractivas para los polinizadores (sépalos y sobre todo, pétalos), así como la oferta de recompensas florales que, como el néctar, garantizan la visita de los polinizadores y aseguran la fecundación y la consiguiente supervivencia de las especies (Devesa, 1997).

1.2. La polinización y su importancia para las plantas

La polinización biótica, principalmente insectos y otros animales, es uno de los procesos ecológicos y evolutivos fundamentales para mantener la viabilidad y diversidad de las Angiospermas (Medel & Nattero, 2009). La relación que se establece entre plantas e insectos en el proceso de polinización es generalmente de tipo mutualista y las ventajas para el insecto son generalmente tróficas, mientras que la planta recibe beneficios reproductivos mediante un agente de transporte de gametos que compensa su situación de inmovilidad, ya que los polinizadores juegan un rol primario en el movimiento de polen, influyendo en el proceso reproductivo de las plantas que visitan (Brunet & Sweet, 2006). Para ambos

participantes del proceso las posibilidades de relación son complejas y resultantes de fenómenos coevolutivos (Roubik, 1992).

Para los insectos que buscan alimento, la condición óptima corresponde, en líneas generales, a una fuente de fácil detección y manipulación, que proporcione toda la cantidad y calidad nutritiva que ellos requieren. Para las plantas, en cambio, la condición óptima es disponer de un medio de transporte de polen a relativamente largas distancias, que tenga alta frecuencia de visitas y sea altamente constante, de manera de asegurar su fecundación por gametos conespecíficos; por lo que las recompensas son entregadas en forma gradual, de manera que en cada visita a una flor las necesidades nutritivas sean satisfechas solo parcialmente, pero con cantidades suficientemente atractivas que recompensen y promuevan la búsqueda de otras flores (Roubik, 1992).

1.3. Morfología Floral y polinizadores

La morfología floral es específica de cada especie y es clave para el aislamiento reproductivo (Fenster et al., 2004; Martin & Willis, 2007; Sargent, 2004); por ello, ha sido utilizada para la clasificación taxonómica desde Linnaeus (Stafleu, 2009; Stuessy, 2009).

El despliegue floral es producto de la selección sexual para los rasgos que benefician el proceso de apareamiento, entre otros factores. El despliegue sexual de plantas usualmente señala a los polinizadores y herbívoros la maduración de las estructuras reproductivas; y con ello, el subsecuente transporte de gametos masculinos. Esto significa que un entendimiento de la evolución de señales florales requiere ideas adicionales de ecología sensorial animal (Chittka & Thompson, 2001; Wilmer, 2011), pues los mecanismos que poseen los insectos para relacionarse con el medio son importantes para entender como perciben las señales a las que se encuentran expuestos. El despliegue floral varía en color, patrones, formas y esencias, las cuales solas, o en combinación pueden actuar como señales atrayendo a polinizadores (Wilmer, 2011). La selección favorece las señales que explotan las preferencias y habilidades perceptivas de los polinizadores que son localmente más abundantes y/o efectivos (Dyer et al., 2012), ya que un típico animal polinizador que forrajea entre las plantas en una comunidad,

utiliza señales florales para reconocer las opciones disponibles (Jones, 1997). Así, la percepción de los polinizadores y su conducta asociada constituye una clave selectiva ambiental para los rasgos florales, porque esta media las relaciones entre las señales florales y, la recepción y exportación de polen (Schiestl & Johnson, 2013).

En términos generales, para que un rasgo pueda afectar las tasas de diversificación, debe influenciar la probabilidad de especiación, extinción o ambas. La especiación supone la evolución del aislamiento reproductivo (Coyne & Orr, 2004). Por lo tanto, un rasgo que promueve la colonización de nuevos hábitats, limita la dispersión entre poblaciones, o incrementa la propensión o habilidad para aparearse con individuos fenotípicamente similares, es un candidato que puede afectar la diversificación por medio del incremento de la especiación (Kay et al., 2006). La polinización biótica es uno de los rasgos sugeridos como amplificadores de las tasas de especiación por sus efectos en la especificidad de apareamiento en plantas. La tendencia de los recolectores individuales para restringir sus visitas a un subconjunto de las especies disponibles que se encuentran en floración aumenta la proporción de granos de polen que llegan a los estigmas apropiados, con el resultado de apareamiento selectivo según el tipo floral (Jones, 1997); la transferencia exitosa de polen es muy importante para la adecuación biológica, de manera que los polinizadores ejercen selección en los rasgos florales (Fenster et al., 2004).

Debido a esto, una variedad de rasgos florales puede afectar la probabilidad de especiación o contribuir a la extinción de las especies, ya que pueden permitir a sus poseedores diversificar rápidamente y crear nuevos nichos. Sin embargo, cada rasgo puede abarcar una gama de resultados, por lo que el efecto de cualquiera de estos rasgos en la diversificación es probable que sea dependiente del contexto, con otros factores que influyen casos específicos (Kay et al., 2006).

La evolución floral a menudo se ha asociado con diferencias en los síndromes de polinización, estructura conceptual que ha sido criticada argumentando que las flores atraen a un espectro más amplio de visitantes de los que cabría esperar en función de sus síndromes y

que las flores a menudo divergen sin excluir un tipo de polinizador en favor de otro (Fenster et al., 2004; Waser et al., 1996). A pesar de esto, los síndromes de polinización proporcionan gran utilidad en la comprensión de los mecanismos de diversificación floral, ya que arrojan luces sobre la importancia de la organización de los polinizadores en los grupos funcionales de acuerdo a la similitud de las presiones selectivas que ejercen. Además, los diferentes grupos funcionales varían ampliamente en su eficacia como polinizadores para especies de plantas particulares (Fenster et al., 2004; Johnson & Steiner, 2000). Así, aunque una planta pueda ser visitada por varios grupos funcionales, las presiones selectivas relativas que ejercen probablemente serán muy diferentes (Fenster et al., 2004).

Debido a su diversidad y abundancia, la mayoría de organismos que interactúan con las plantas son insectos (Dobson, 1994), los que presentan características que les permiten la detección de los diversos estímulos ambientales del lugar donde se desenvuelven: olfativos, visuales, táctiles y químicos (Gillott, 2005). Los polinizadores además presentan sistemas de navegación y reconocimiento de los estímulos ambientales altamente especializados que les permiten obtener referencias del paisaje como formas geométricas, estimación de distancias, referencias de rutas de vuelo, etc., lo que les permite estimar la ubicación de la fuente de alimento (Esch & Burns, 1995; Menzel et al., 1998; Wehner & Menzel, 1990) y el establecimiento de una memoria para la ruta de vuelo entre la colmena y un sitio de alimentación visitado con frecuencia (Chittka & Raine, 2006; Chittka & Thomson, 2001).

Muchas especies de plantas dependen de estrategias que aumentan la efectividad de los polinizadores, tales como las recompensas, por ejemplo, néctar y polen, y las señales como un despliegue floral atractivo, color, aroma y mecanismos que promueven la visita de polinizadores, los que interactúan incrementando la adecuación reproductiva de las especies de plantas polinizadas por animales (Wilmer, 2011). Además, las flores presentan características que permiten su individualización, como calidad química de la recompensa ofrecida al insecto, disponibilidad en una determinada época del año, ubicación geográfica, estructura mecánica que proporcione facilidades de aterrizaje y de posición cuando se alimente; y características del insecto en cuanto a comportamiento, aprendizaje y memoria (Chittka & Thomson, 2001; Mulligan & Kevan, 1973; Toro et al., 2003). Los diversos tipos de comportamiento no

aleatorio de los polinizadores contribuyen al fenómeno generalizado de constancia de la flor, en que los polinizadores tienden a restringir sus visitas a uno o unos pocos tipos extremos de flores, produciendo selección disruptiva en los rasgos florales (Campbell et al., 1997; Galen et al., 1987). Las preferencias innatas de diferentes taxa de polinizadores pueden producir selección sobre los rasgos florales. La selección puede dar forma a conjuntos de características que trabajan juntas (como forma de flor, tamaño, color, olor, y el momento de la floración) que atraen y recompensan a ciertos tipos de polinizadores, de manera que la interacción se vuelva más especializada (Chittka et al., 1999). Los rasgos que más podrían verse afectados en los animales cuando ocurre apareamiento selectivo son los utilizados para la elección de pareja o el reconocimiento de especies, incluyendo el patrón de color, olor, forma o tamaño. En las plantas, los rasgos afectados son los utilizados por los polinizadores para encontrar y reconocer las flores (Jones, 2001).

También la morfología y el color de la corola son dos de los caracteres más importantes en la interacción planta-polinizador (Schemske & Bradshaw, 1999). Además, la forma de la corola ha sido relacionada, especialmente en Compositae, con la atracción de polinizadores, ya que las inflorescencias ofrecen algunas ventajas en cuanto a su alta visibilidad, proporcionan área de sustentación a polinizadores de mayor tamaño, gradúan de mejor forma la cantidad de polen disponible en el tiempo, favorecen la maduración diferenciada de partes masculinas y femeninas o, atienden a distintos requerimientos de néctar (Toro et al., 2003); es aquí donde se comprende la importancia como pseudanto (inflorescencia que aparenta ser una sola flor) de los capítulos, pues la simple visita de un insecto permite una polinización múltiple. El valor ecológico del capítulo queda reforzado, a veces, por el desarrollo desigual de las flores de la periferia cuando éste es homógamo y consta sólo de flores tubulosas (las de la periferia mucho mayores), o bien mediante un reparto desigual de los tipos de flores cuando es heterógamo: hacia la periferia las flores liguladas y en el centro las tubulosas (Devesa, 1997), de esta forma se logra un despliegue floral mayor que atrae con mayor frecuencia las visitas de polinizadores (Mitchel et al., 2004).

1.4. La herbivoría y sus efectos en plantas

Además de la polinización como una interacción planta-animal que afecta de forma positiva el proceso reproductivo de las plantas, pudiendo además, ejercer selección sobre ellas; existe la herbivoría, fenómeno conocido por sus efectos negativos en el proceso reproductivo de las plantas. La herbivoría puede producirse en niveles distintos de la planta, teniendo cada uno de ellos efectos distintos en la adecuación biológica. La herbivoría modifica primariamente la asignación de recursos a la reproducción, ya que lleva a la producción de flores más pequeñas (Strauss, 1997) y por lo tanto, con menor hercogamia, influenciando de esta forma, las tasas de autofertilización (McCall, 2008). Entre los tipos de herbivoría encontramos la folivoría (herbivoría de hojas), que produce daño en los tejidos vegetativos y disminuye directamente la cantidad de tejido fotosintético en una planta (Poveda et al., 2003), así que indirectamente reduce el crecimiento de plantas, reproducción y sobrevivencia (Kulman, 1971). Otro tipo de herbívoros roban savia (Ivey & Carr, 2005), lo que reduce la adquisición de recursos (Strauss, 1997); mientras que la florivoría, o el daño por herbivoría a los tejidos reproductivos previo a la formación de la cubierta de la semilla (McCall, 2008) causa daño a las estructuras reproductoras, como las flores (Krupnick & Weiss, 1999; McCall & Irwin, 2006; Penet et al., 2009; Wolfe, 2002) y semillas (Louda, 1983).

La florivoría puede tener una influencia importante en la reproducción de plantas (Louda, 1983; Marquis, 1984), ya que está generalizada. Los herbívoros son agentes externos que pueden afectar directamente las interacciones de polinización, ya que alteran el servicio de polinizadores (Lehtilä & Strauss, 1997; Strauss et al., 1996) ya sea modificando los atributos florales (Strauss, 1997), dañando las estructuras de la flor y reduciendo el éxito reproductivo de las especies (Krupnick et al., 1999); alterando aspectos del despliegue floral, desalentando visitantes y destruyendo estructuras reproductivas de la flor (Leavitt & Robertson, 2006; Pohl et al., 2006; Sánchez-Lafuente, 2007); lo que significa que también pueden ejercer presión selectiva sobre las plantas (Marquis, 1992). El sistema reproductivo de una población particular de plantas puede ser alterado cuando el número de flores y/o tamaño del despliegue floral disminuye (Elle & Hare, 2002; Penet et al., 2009) y cuando los visitantes florales evitan

las flores que han sido desfiguradas por los florívoros (Leavitt & Robertson, 2006; Pohl et al., 2006; Sánchez-Lafuente, 2007).

Dependiendo de la naturaleza del daño, el impacto en el proceso de reproducción puede ser directo, debido a la pérdida de los gametos (Krupnick & Weiss, 1999), o indirecto, por reducción en la tasa de visitas por insectos u otros animales polinizadores (Strauss et al., 1996), ya que estos evitan visitar flores dañadas (Leavitt & Robertson, 2006; Karban & Strauss, 1993; Krupnick et al., 1999; Mothershead & Marquis, 2000; Murawski, 1987; Sánchez-Lafuente, 2007). Este efecto indirecto puede ser debido a una degradación de la apariencia floral, la pérdida de simetría, la reducción en la cantidad o calidad de néctar o disminución en el número de flores por pantalla (Aizen & Raffaele, 1996; Krupnick et al., 1999; Krupnick & Weiss, 1999). Además, cuando se producen niveles fijos de daño foliar se produce una reducción en el tamaño de pétalos y la producción de polen en las flores producidas luego del daño.

Entre los efectos de la florivoría se incluyen modificaciones de rasgos reproductivos tales como tamaño de las flores (Lehtilä & Strauss, 1999) y forma de las flores (Mothershead & Marquis, 2000). Estos cambios, especialmente el tamaño de la corola puede tener un efecto perjudicial en el proceso reproductivo como una consecuencia de los cambios en el comportamiento de los polinizadores (Armbruster & Mziray, 1987; Karban & Strauss, 1993; Krupnick et al., 1999; Mothershead & Marquis, 2000; Strauss, 1997). Las diferencias en el número de flores entre las plantas dañadas y no dañadas son parcialmente responsables de las diferencias en las visitas de los polinizadores. El daño a los pétalos o sépalos puede alterar la apariencia de flores o inflorescencias, las cuales pueden desalentar las visitas de polinizadores (Cardel & Koptur, 2010; Karban & Strauss, 1993).

Así, los cambios en la atracción floral y caracteres de recompensa como un resultado de la herbivoría podrían alterar tanto el número como la composición de las especies de polinizadores que visitan la planta (Karban & Strauss, 1993). Por lo tanto, la morfología es importante ya que es uno de los factores que promueven la atracción de polinizadores.

1.5. Hipótesis del Puente Híbrido y especiación simpátrica

La reproducción cruzada entre individuos pertenecientes a dos especies de plantas distintas puede conducir a la formación de nuevos ecotipos y morfologías híbridas (Jørgensen & Mauricio, 2005) y tiene varias consecuencias evolutivas entre las que se cuentan el cambio de la diversidad genética intraespecífica, el origen y la transferencia de adaptaciones genéticas (Anderson, 1948; Stebbins, 1950), el origen de nuevos ecotipos o especies (Perfectti, 2002; Whitham et al., 1994) y el refuerzo o deterioro de las barreras de reproducción (Ellstrand & Elam, 1993; Levin et al., 1996).

Los híbridos constantes en tiempo evolutivo alcanzan la condición de nuevas especies, por lo que sus caracteres pueden ser fijados en generaciones posteriores, facilitando la formación de especies (Rieseberg, 1997). Aunque la especiación híbrida parece más probable que ocurra en familias o géneros con altas tasas de hibridación contemporánea, incluso raros eventos de hibridación pueden ser evolutivamente importantes, porque un solo individuo híbrido parcialmente fértil, puede ser suficiente como progenitor de un nuevo linaje evolutivo (Ellstrand et al., 1996).

Cuando las especies híbridas están presentes y sirven como puente entre las especies, los polinizadores se mueven libremente entre las especies parentales y los híbridos de forma constante, por ejemplo, en los enjambres híbridos, donde la constancia de los polinizadores en las especies parentales es lo suficientemente fuerte como para no deprimir la producción de híbridos F_1 (Leebens-Mack & Milligan, 1998), por lo que la especialización de los polinizadores puede ser más difícil de conseguir (Hodges et al., 1996; Rieseberg & Carney, 1998). Cuando los mismos tipos de polinizadores visitan especies vegetales incipientes, hay pocas oportunidades de que se produzca selección disruptiva (en simpatría) directamente sobre los rasgos florales (Cook & Soltis, 1999; Segraves & Thompson, 1999); si no hay divergencia en las señales florales, no ocurre transporte de polen a la especie correspondiente ni apareamiento selectivo, independientemente de los cambios en las comunidades de polinizadores. El apareamiento selectivo a través de la especialización de los polinizadores es una posibilidad cuando los híbridos tienen flores distintas (Cook & Soltis, 1999; Segraves &

Thompson, 1999); de manera que las especies incipientes necesitan utilizar su(s) rasgo(s) variable(s) como base para la constancia o preferencia lábil, mejorando así el blanco del polen (Jones, 2001).

Los individuos híbridos a menudo tienen morfología intermedia respecto a sus padres (Boecklen & Spellenberg, 1990; Campbell & Aldridge, 2006; Fritz et al., 1994; Jørgensen & Mauricio, 2005; Martin & Willis, 2007; Whitham et al., 1994) o un mosaico de rasgos característicos de ambos, intermedios y extremos (Rieseberg, 1995); sin embargo, de vez en cuando los híbridos pueden tener morfología transgresora (Rieseberg et al., 1993), presentando caracteres o rasgos novedosos que no se encuentran presentes en las especies parentales de donde se originaron. Como los híbridos comparten características con ambas especies parentales, deben compartir también sus especies herbívoras como también polinizadores (Whitham, 1989; Whitham et al., 1999).

La variación en un solo rasgo floral puede ser suficiente para causar apareamiento selectivo a través de la constancia de comportamiento o preferencia lábil, si el rasgo se utiliza como una señal de reconocimiento por parte del forrajeo; por lo que las diferencias en los grupos de rasgos tienden a inducir una fuerte constancia (Gegear & Laverly, 2001) por parte de los insectos asociados a estas especies de plantas. Debido a esto, la presencia de plantas híbridas intermedias facilita que los herbívoros cambien de hospedero, así como aumenta la probabilidad de que ocurra el cambio cuando éstas se encuentran presentes actuando como un “Puente Híbrido” (Floate & Whitham, 1993). Sin embargo, si las especies parentales hibridizan, se unen espacialmente las lagunas existentes en su distribución por los híbridos intermedios (DePamphilis & Wyatt, 1989; Keim et al., 1989; Potts, 1986) y los herbívoros pueden entonces, visitar constantemente la nueva especie hospedera a través de estos intermediarios. Similarmente, los híbridos pueden unir los “espacios morfológicos o genéticos” entre especies de plantas por la experiencia de los herbívoros y polinizadores a nuevas morfologías y genomas en una serie de pasos graduales. Porque los enjambres de híbridos pueden incluir plantas individuales con posibles combinaciones de los genomas parentales (i.e., parentales puros, F_1 's y complejos retrocruzamientos con proporciones variadas de cada genoma), los colonizadores herbívoros de estos híbridos encuentran varios

niveles de cada nuevo genoma contenido en el hospedero para cambiar directamente a la nueva especie hospedera (Berlocher & Feder, 2002; Floate & Whitham, 1993, Schwarz et al., 2005).

1.6. *Haplopappus decurrens*: una especie híbrida en Chile Central

En el ambiente del matorral esclerófilo costero de Chile Central encontramos la planta híbrida *Haplopappus decurrens* J. Rémy, que es producto de la hibridación interespecífica entre *Haplopappus foliosus* D.C. y *Haplopappus chrysanthemifolius* (Less) D.C., todas pertenecientes a la familia Asteraceae. Las especies parentales presentan aislamiento de microhábitat y estacional que impide el flujo génico significativo entre ellas. El cariotipo del híbrido *H. decurrens* posee 22 cromosomas, de los cuales 10 de ellos corresponden a *H. foliosus* y 12 a *H. chrysanthemifolius*; sin embargo, el híbrido muestra un mosaico cariotípico, constituido por células diferentes que poseen, independientemente, el cariotipo de cada planta parental. Además, la evidencia morfológica muestra que *H. decurrens* presenta caracteres intermedios en comparación a sus plantas parentales en lo que se refiere a la morfología del capítulo, mientras que el número de semillas es similar a *H. foliosus* y el número de pétalos es similar a *H. chrysanthemifolius* (Frías, 2005).

Adicionalmente, *H. foliosus* es infestado por *Trupanea foliosi* Frías (Díptera: Tephritidae), mientras que *H. decurrens* es infestado por *Trupanea simpátrica* n. sp.; especie que parece haberse originado a partir de una población de *T. foliosi* que colonizó *H. decurrens* bajo condiciones simpátricas luego que esta planta se formara por hibridación interespecífica entre *H. foliosus* y *H. chrysanthemifolius*. La planta híbrida, *H. decurrens*, crece sólo en las regiones donde la distribución de *H. foliosus* y *H. chrysanthemifolius* se superpone, por lo que se sugiere que *H. decurrens* se formó recientemente como una hibridación entre *H. foliosus* y *H. chrysanthemifolius*; favoreciendo el establecimiento de un híbrido estable, que proporciona un hábitat recientemente disponible (Frías, 2005), de manera similar a lo que ocurre con otras angiospermas (Stebbins, 1950).

Las plantas híbridas de *H. decurrens* poseen rasgos cariotípicos, morfológicos y bioquímicos que presentan valores intermedios o similares a una u otra de sus especies parentales, a modo de mosaico (Frías, 2005); pero no existen estudios acerca de lo que sucede a nivel de las flores de las inflorescencias, ni si estas presentan rasgos morfológicos intermedios o un mosaico de estos, y si contribuyen, al igual que otras características, a unir el sesgo morfológico existente entre las especies parentales.

1.7. Consecuencias ecológicas de la hibridización

La hibridación natural es un fenómeno frecuente entre las plantas vasculares. La hibridación se considera una fuerza evolutiva, ya que puede dar lugar a (1) un aumento de la diversidad genética intraespecífica de las poblaciones, (2) la creación de nuevas especies, (3) la extinción de especies a través de la asimilación genética, y (4) la generación de genotipos altamente invasivos. Debido a esto, este proceso evolutivo es importante para identificar con precisión individuos híbridos. Por lo tanto, como un primer paso en el estudio de estos procesos, es vital hacer una correcta identificación de los individuos híbridos (López-Caamal & Tovar-Sánchez, 2014).

Algunas de las herramientas empleadas para el reconocimiento de los híbridos y su patrón de expresión en individuos híbridos son los rasgos morfológicos, rasgos químicos, el número de cromosomas, y la técnica de análisis de ADN. Aún cuando las tres primeras técnicas mencionadas son de uso limitado para el reconocimiento de híbridos en ausencia de técnicas de análisis de ADN, su utilización puede dar una idea sobre el rendimiento ecológico de los híbridos; lo que es de interés cuando la hibridación conduce a la formación de novedades evolutivas, expresión de caracteres transgresores, o la expresión de nuevos metabolitos secundarios que no se encuentran presentes en las especies parentales (López-Caamal & Tovar-Sánchez, 2014).

Las técnicas de análisis de ADN son parte de las herramientas para el reconocimiento de híbridos, pero en cualquier caso aún se debe utilizar rasgos clave como aspectos

morfológicos, perfiles químicos y número de cromosomas de los híbridos, ya que estos marcadores adicionales pueden develar la existencia de individuos híbridos que no es posible detectar con algunos tipos de marcadores de ADN (Kirk et al., 2012); además de que los caracteres morfológicos son una importante herramienta para el reconocimiento de especies en condiciones de campo (Barriuso et al., 2008).

Existen importantes desarrollos teóricos acerca de la resistencia/tolerancia a los patógenos de los híbridos versus sus especies parentales (Fritz et al., 1994; Fritz et al., 1999), inclusive el hecho de que los organismos híbridos puedan exhibir mayor aptitud que sus parentales (Burke & Arnold, 2001; Martínez, 2002). Además, es importante considerar la hibridización a nivel mundial como consecuencia de los cambios que ocurren en la tierra como el calentamiento global, la deforestación, y la introducción de especies exóticas en simpatria entre especies previamente alopatricas (Hoffmann & Sgrò, 2011; Martínez, 2002). Dado que en una revisión *a priori* de los sujetos de estudio, no es posible establecer perfiles químicos, genéticos ni moleculares, los enfoques basados en el estudio de la morfología de los organismos son útiles debido a la facilidad de su uso en condiciones de campo (Eynard & Galetto, 1999).

1.8. Hibridización en el género *Haplopappus*

Existen variados estudios que dan cuenta de la frecuente hibridación interespecífica entre especies del género *Haplopappus*. Por ejemplo, en *H. gracilis* x *H. ravenii* (Jackson & Crovello, 1971), *H. glaberrimus* x *H. spinulosus* (Hauber, 1986), *H. phyllocephalus* complex (Jackson & Dimas, 1981), *H. arenarius* x *H. squarrosus* (Jackson, 1979), *H. gracilis* x *H. spinulosus* (Jackson, 1962), *Isopappus* de *Haplopappus* (Smith, 1968) y las especies que forman parte de este complejo de estudio, *H. chrysanthemifolius* x *H. foliosus* = *H. decurrens* (Frías D, 2005).

1.9. Morfología floral de las especies

1.9.1. Familia Asteraceae o Compositae

Asteraceae o Compositae es la familia de plantas vasculares más rica en el mundo, con sobre 1.600 géneros y 23.000 especies (Anderberg et al., 2007) y es también la familia más rica de la flora chilena. En Chile, la familia está compuesta por 123 géneros nativos y aproximadamente 838 especies nativas, y de estas, un gran número son endémicas (Funk et al., 2009). Las tribus más representadas en la familia son Senecioneae, (224 especies) (Teillier & Marticorena, 2006) y Astereae (173 especies); y el género más rico es *Haplopappus*, con 54 especies (Moreira-Muñoz, 2011).

Miembros de la familia Asteraceae se encuentran en casi todos los ambientes y continentes, excepto en la Antártica, pero la distribución a nivel de géneros y especies es muy heterogénea y presenta altos niveles de endemismo a diferentes escalas (Funk et al., 2005). La familia incluye hierbas anuales o perennes (casi el 52% de las especies), arbustos o pequeños árboles, lianas, epífitas e incluso plantas acuáticas (Takhtajan, 2009), a veces con notables adaptaciones para defenderse de los herbívoros o sobrevivir en condiciones de alta aridez o de frío intenso (Devesa, 1997).

La inflorescencia típica de la familia Asteraceae es el capítulo, que funcionalmente se comporta como una flor (pseudanto) y puede aparecer solitario o formando inflorescencias de rango superior de forma muy variada. La parte del tallo que sostiene a la inflorescencia, el pedúnculo, se encuentra ensanchado, formando el receptáculo común, que es la estructura sobre la que se insertan las flores sésiles (sin pedicelo o pedúnculo) y que puede encontrarse más o menos engrosado, de forma variable (aplanado o convexo) y puede ser desnudo o estar tapizado por brácteas interflorales. Sobre él se insertan las flores, generalmente de pequeño tamaño y en número muy elevado. Delimitando externamente los capítulos aparece una estructura que protege las flores cuando el capítulo es joven, el involucre, que está constituido por brácteas que se disponen en una o más hileras, las que aparecen generalmente libres entre

sí. Además, presenta un androceo isómero, y epipétalo (los estambres se encuentran dispuestos sobre los pétalos) y con filamentos generalmente libres, a veces soldados, siendo característico en ellos la fusión de las anteras, las que forman un cilindro alrededor del estilo, condición conocida como singenesia. Además, el estigma y estilo crecen hacia arriba a través del cilindro, empujando las anteras y facilitando la dispersión de polen, evitando de esta forma, la autofecundación (Devesa, 1997).

Las flores son pentámeras, pues presentan 5 planos de simetría con respecto al eje, y pueden ser hermafroditas (con ambos verticilos reproductivos) o unisexuales (con solo un verticilo reproductivo), aunque pueden existir flores estériles dentro de los capítulos (sin los verticilos reproductivos). Carecen de cáliz o éste aparece muy reducido y persiste sobre el fruto formando el vilano, constituido por escamas o pelos que ayudan a la diseminación del fruto (Devesa, 1997).

Dentro de un mismo capítulo las flores pueden ser todas tubulares, todas liguladas, o una mezcla de ambas, y en función de su sexualidad existen capítulos de tipo homógamos o heterógamos. Los capítulos homógamos tienen todas las flores de un mismo tipo (todas hermafroditas, o en la capítulos unisexuales pueden ser todas masculinas o todas femeninas), mientras que los capítulos heterógamos tienen todas las flores diferentes desde el punto de vista sexual, donde generalmente las flores de la periferia son todas liguladas (compuestas de un tubo basal y un limbo) y femeninas, mientras que las flores del disco (centro del capítulo) son tubulares (corola formada por un tubo) y hermafroditas (Roque & Bautista, 2008).

La corola de las Asteraceae es de tipo gamopétala, pues sus pétalos se encuentran soldados en su base o totalmente. Según sus planos de simetría, las flores pueden clasificarse en dos tipos: las flores del disco (también llamadas flores tubulosas, flores tubulares o flósculos), presentan simetría radiada y corola actinomorfa, ya que tienen tres o más planos de simetría con respecto al eje, son hermafroditas o estériles y en general poco vistosas; presentando una estructura basal tubulosa que suele expandirse en un limbo tubuloso o campanulado, a veces lobuladas (poco profundo y más o menos redondeado). Las flores ubicadas en la periferia de las inflorescencias, las flores liguladas, presentan una corola de tipo

zigomorfa, ya que tienen un solo plano de simetría (simetría bilateral). Estas pueden ser hermafroditas, femeninas o estériles; el limbo puede poseer dos labios (uno bidentado y otro tridentado) o más frecuentemente una lengüeta o lígula, resultante de la fusión unilateral de todos los pétalos en una estructura con 3 (flores hemiliguladas) o 5 dientes (flores liguladas) (Takhtajan, 2009).

Las anteras son sagitadas (con forma de punta de flecha) y en ocasiones superadas por el conectivo, carácter taxonómico importante (Roque & Bautista, 2008). Las flores hermafroditas son protándricas, ya que sus estambres maduran antes que el aparato sexual femenino y lo hacen en el seno del capítulo en una secuencia centrípeta, es decir, en una secuencia espiral que va desde el exterior hacia el centro y son llamadas inflorescencias racemosas, abiertas o indefinidas (Yeo, 1993) lo que entraña en la inflorescencia delimitaciones zonales en distinta fase sexual (Pozner et al., 2012).

El estilo suele presentar pelos apicales o subterminales que contribuyen a extraer los granos de polen depositados en el tubo formado por las anteras; en la madurez suele abrirse distalmente en dos lóbulos estigmáticos receptivos en su cara interna. El ovario generalmente es ínfero (sépalos, pétalos y estambres insertos sobre el ovario) compuesto de dos carpelos unidos para formar una cámara con un óvulo que madura en un fruto llamado aquenio, sin endosperma (tejido de reserva de las semillas); aunque a veces es una cipsela (aquenio procedente de un ovario ínfero de más de un carpelo) que contiene en su interior una semilla a menudo rica en reservas oleaginosas; su forma es extraordinariamente variable y lleva generalmente en su parte superior un vilano de pelos o escamas (Devesa, 1997).

1.9.2. Género *Haplopappus*

El género *Haplopappus* encuentra en la familia Compositae (The Plant List, 2015). Se localiza en Los Andes centrales, en el altiplano de Perú, Chile, Bolivia y Argentina (Moreira-Muñoz, 2011) y se caracteriza por poseer menos de seis hileras de brácteas, desigualmente distribuidas hacia el pedúnculo, y no agrupadas, bajo los capítulos; hojas con forma variada,

raramente lanceoladas, casi nunca agrupadas hacia la transición entre la rama y el pedúnculo; capítulos con flores radiales fértiles, siempre con estilos, brácteas involucrales agudas, raramente terminando en una seta delgada (Klingenberg, 2007).

1.9.3. Especies de *Haplopappus* del complejo de hibridización

Entre las características de la inflorescencia de las tres especies del estudio (*H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* (híbrido) y *H. foliosus*) según (Klingenberg, 2007), es posible destacar:

H. chrysanthemifolius presenta un solo capítulo en la punta de los brotes, con los pedicelos claramente delimitados. Tiene capítulos radiados, que miden 12-18 mm de longitud y 34-45 mm de diámetro. Su involucro tiene forma de copa, con brácteas involucrales dispuestas en cinco a siete hileras. 25-43 lígulas por capítulo, femeninas, de color amarillo, 16-25 mm de largo, lígula 2,8-4,0x10-14 mm. 80 a 150 flores tubulares de color amarillo por capítulo, hermafroditas, 6,5-8,0 mm de largo. Ramas del estigma de igual longitud, con gran densidad de apéndices (Klingenberg, 2007).

H. decurrens presenta un solo capítulo en la punta de los brotes, con pedicelos cortos de distinta longitud que no se encuentran claramente delimitados. Tiene capítulos radiados, que miden 14-16 mm de longitud y 32-38 mm de diámetro. Su involucro tiene forma de copa, con brácteas involucrales dispuestas en cinco a ocho hileras. 15-25 lígulas por capítulo, femeninas, de color amarillo, 17-18,5 mm de largo. Lígula 11,0-11,5x3,0-3,6 mm. 70-90 flores tubulares de color amarillo por capítulo, hermafroditas, 8,5-9,0 mm de largo. Ramas del estigma de igual longitud, con gran densidad de apéndices (Klingenberg, 2007).

H. foliosus presenta un solo capítulo en la punta de los brotes, donde los pedicelos no están claramente delimitados. Tiene capítulos radiados, que miden 12-22 mm de longitud y 20-38 mm de diámetro. Su involucro tiene forma de copa, con brácteas involucrales dispuestas en cinco a siete hileras. 18-33 lígulas por capítulo, femeninas, de color amarillo azufre, 13-16

mm de largo. Lígula 2,8-4,0x10,0-14,0 mm. 65-70 flores tubulares de color amarillo azufre por capítulo, hermafroditas, 6,0-10,0 mm de largo. Ramas del estigma de igual longitud, con gran densidad de apéndices (Klingenberg, 2007).

1.10. Problema de investigación

Asociadas a las flores ocurren interacciones ecológicas positivas y negativas como la polinización y la florivoría. Estas interacciones pueden llegar a determinar cambios evolutivos en los linajes interactuantes y por ello, el estudio de las estructuras reproductivas de las plantas es importante para comprender la ecología y evolución de las flores. Las diferencias morfológicas entre las especies de plantas pueden determinar la capacidad de aislamiento reproductivo de cada linaje, y con ello, llevar a las especies de insectos interactuantes al aislamiento reproductivo. Cuando esta diferenciación estructural no se cumple, puede llevar a que se produzcan híbridos, los que pueden presentar características intermedias, en mosaico o transgresoras respecto a sus especies parentales. Cuando los híbridos presentan características intermedias o en mosaico respecto a los parentales, eventualmente las especies que polinizan o parasitan las especies parentales, pueden visitar a los individuos híbridos y especiar cuando se han vencido las barreras de aislamiento (Hipótesis del Puente Híbrido), cambiando de especie hospedera, ya que los insectos son capaces de detectar los rasgos de cada especie, entre ellos, los rasgos morfológicos.

En este trabajo se propone que los rasgos morfológicos florales de la especie híbrida *H. decurrens* pueden presentarse como características intermedias o en mosaico respecto a sus especies parentales, y de ser así, serían una característica más que facilitaría el cambio de especies hospederas a los insectos polinizadores y herbívoros.

1.10.1. Objetivos

1.10.1.1. Objetivo general

Evaluar la variación morfométrica floral de los distintos individuos de las especies parentales *H. foliosus*, *H. chrysanthemifolius*, e híbrida *H. decurrens* bajo condiciones silvestres.

1.10.1.2. Objetivos específicos

1. Estudiar la variación morfológica floral de las especies parentales *Haplopappus chrysanthemifolius* y *H. foliosus*, y la especie híbrida, *H. decurrens*.
2. Investigar si la morfología floral del híbrido, es o no, intermedia respecto a parentales.
3. Explorar si la morfología de las especies parentales sirve además, para conocer si la proporción de cruces que se produce entre los híbridos y sus parentales es semejante.

2. MATERIALES Y MÉTODO

2.1. Área de Estudio

El presente estudio se realizó en el Bioparque El Puquén, ubicado en la localidad de Los Molles (32°14'16''S, 71°31'16''O), Provincia de Petorca, V Región de Valparaíso, Chile (ver Figura 10, Anexo B). Se encuentra ubicado en la zona de transición entre el matorral esclerófilo dominante en la región de Coquimbo y el bosque esclerófilo característico de la vegetación de Chile central; con un bioclima de tipo mediterráneo xérico oceánico y piso de vegetación de tipo matorral arborescente esclerófilo mediterráneo costero (Luebert & Pliscoff, 2006), a 10 msnm, con precipitaciones anuales que bordean los 275 mm anuales (Climate Data, 2015), una temperatura media anual de 14°C y humedad de 75%.

2.2. Especies en estudio

Las tres especies en estudio son *Haplopappus chrysanthemifolius* (Less), *H. decurrens* (Remy) y *H. foliosus* D.C, tres especies nativas de Chile, ubicadas en la zona Central de la Cordillera de la Costa de la V región de Valparaíso.

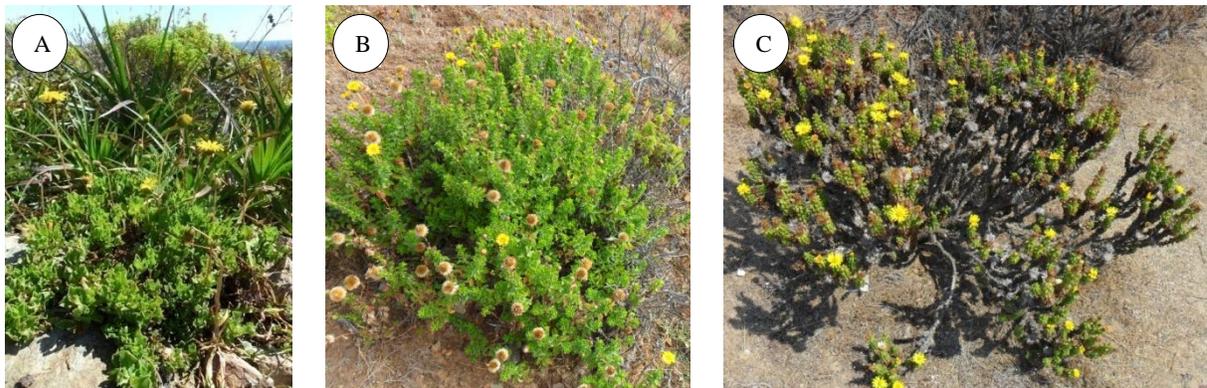


Figura 1: Hábito de las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) *H. chrysanthemifolius*, (B) *H. decurrens* y (C) *H. foliosus*.

A lo largo de la V región, existen localidades donde se encuentran solo las especies parentales *H. chrysanthemifolius* y *H. foliosus* por separado, mientras que en los lugares donde se encuentran ambas especies parentales simultáneamente, también es posible encontrar la especie híbrida *H. decurrens*. La primera especie parental, *H. chrysanthemifolius*, se distribuye a lo largo de amplias zonas arenosas de la Cordillera de la Costa. La especie híbrida, *H. decurrens*, se distribuye sólo en las localidades donde la distribución de las plantas parentales se sobrepone; encontrándose restringido a hábitats degradados o perturbados, diferente a los de cada uno de los hábitats de las especies parentales (“Hábitat híbrido”). La otra especie parental, *H. foliosus*, se localiza en entornos rocosos de la ladera oeste de la Cordillera de la Costa, a nivel del mar, cerca del Océano Pacífico. La floración de la especie *H. chrysanthemifolius* se produce desde la segunda mitad del mes de Noviembre al final del mes Enero; *H. decurrens* florece desde la segunda mitad del mes de Octubre hasta la primera mitad del mes de Marzo; y por último, *H. foliosus* florece desde la primera mitad del mes de Enero hasta la primera mitad del mes de Abril (Frías, 2005). La colecta de material se realizó durante los meses de floración de las tres especies en los años 2012-2013.



Figura 2: Capítulos en Antesis de las 3 especies de *Haplopappus* en estudio vistos desde arriba. (A) *H. chrysanthemifolius*, (B) *H. decurrens* y (C) *H. foliosus*.

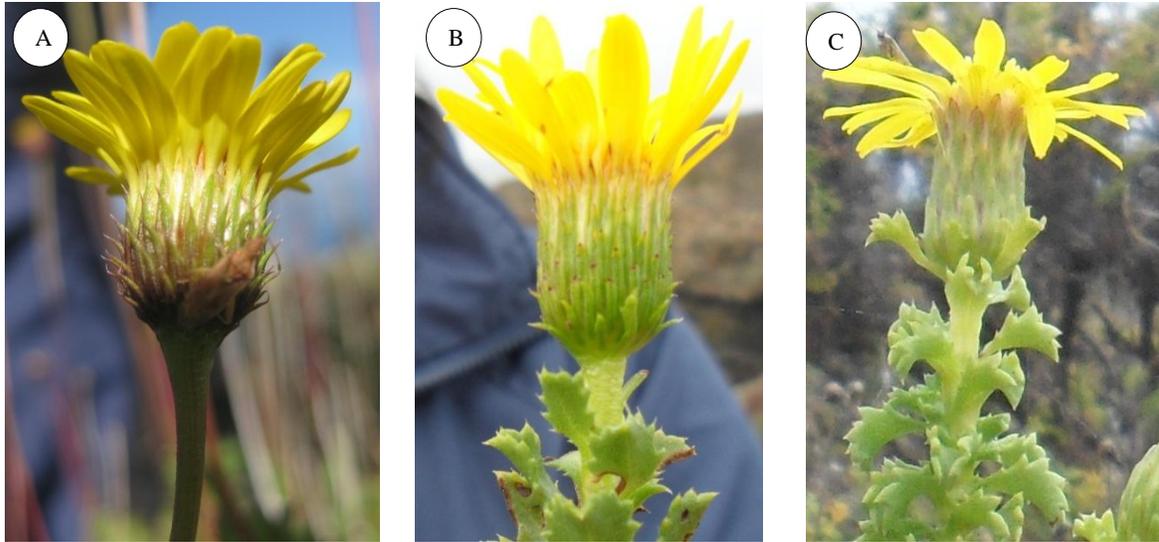


Figura 3: Capítulos en antesis de *Haplopappus decurrens* (híbrido) y sus plantas parentales vistos de lado. (A) *H. chrysanthemifolius*, (B) *H. decurrens* y (C) *H. foliosus*.

2.3. Morfometría floral

La inflorescencia de las tres especies de *Haplopappus* estudiadas corresponde al tipo llamado “capítulo” (Izco & Barreno, 1997), que presenta un disco central compuesto por flores tubulares sésiles hermafroditas asentadas sobre un receptáculo, y rodeando a estas se encuentran las flores liguladas, femeninas, que presentan una lengüeta o lígula que sobresale en cada una; todo esto en su conjunto se encuentra rodeado por brácteas, dando la apariencia de que toda la inflorescencia fuera una sola flor (pseudanto). Las tres especies estudiadas de *Haplopappus* presentan maduración sexual protándrica, de manera que las estructuras masculinas maduran antes que las femeninas. Además, esta maduración al interior del capítulo, se produce en una secuencia temporal centrípeta (Pozner et al., 2012) de forma que las flores tubulares que maduran primero son aquellas que se encuentran en la periferia del capítulo, y las últimas en hacerlo son aquellas que se encuentran al centro del capítulo. Debido a esto, en estas tres especies las flores tubulares de un mismo capítulo se encuentran en distintos estados fenológicos, mientras que todas las flores liguladas se encuentran con igual grado de desarrollo.

Para cada especie, se colectaron al azar diez capítulos de individuos distintos previamente identificados e individualizados, en fase fenológica 3 de acuerdo a los criterios de Klingenberg (2007) para el género *Haplopappus*, donde la fase 1 corresponde al botón, la fase 2 corresponde al botón comenzando su apertura, la fase 3 al capítulo abierto por completo la fase 4 al capítulo senescente y la fase 5 al fruto. Los capítulos fueron conservados en etanol 70%. De cada capítulo que se obtuvo por especie, se extrajeron al azar 30 flores tubulares y 30 flores liguladas; en este último caso, algunas veces se extrajeron menos, ya que algunos capítulos contaban con menos de 30 flores liguladas).

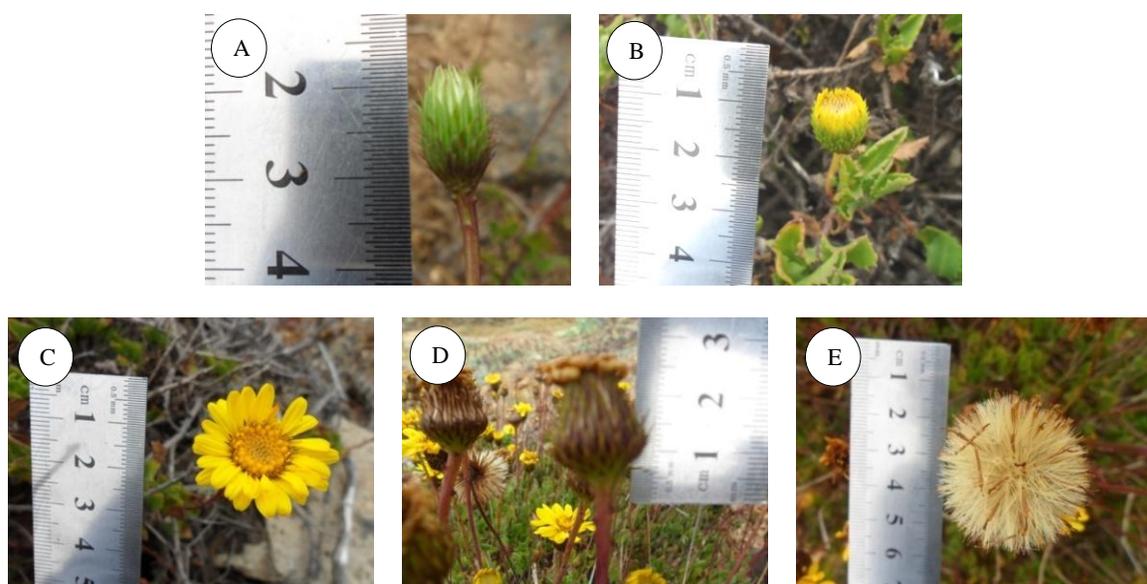


Figura 4: Los cinco estados ontogenéticos bajo los criterios de Klingenberg (2007):

(A) Yema (E1: lígulas no visibles e involucro cerrado), (B) Yema abierta (E2: pétalos y disco visible), (C) capítulo maduro (E3), en Antesis, (D) flor senescente (E4; pétalos y disco seco), y (E) con Semillas (E5: semillas maduras).

Las flores liguladas fueron agrupadas solo por especie, ya que todas se encontraban en la misma etapa fenológica. Para las flores tubulares, sin embargo, se establecieron cinco categorías, ya que estas presentan distintas etapas fenológicas. Las categorías establecidas según esto son: F1) botón completamente cerrado, F2) botón comenzando su apertura, F3) tubo floral abierto con anteras asomadas (antesis), F4) tubo floral abierto con estigma asomando y F5) tubo floral abierto con estigma receptivo (Figura 4).

Se contó el total de flores liguladas y tubulares de cada capítulo, en cada especie. Los capítulos fueron posteriormente seccionados con bisturí para extraer y medir cada una de las estructuras florales consideradas atractivas para polinizadores y florívoros. Se consideró un total de siete medidas florales en flores tubulares y cuatro medidas florales en flores liguladas.

En flores liguladas, las estructuras medidas fueron: lígula completa, estilo y estigma; mientras que en las flores del disco, se midió el tubo floral, filamentos con sus anteras y, estilo y estigma. En flores tubulares se consideró largo del tubo, largo del estilo, largo del estigma, largo de los filamentos, largo de las anteras, largo del apéndice de tejido conectivo y longitud del filamento fusionado al tubo, mientras que en flores liguladas se consideró largo de la lígula, ancho de la lígula en su punto más extenso, largo del estilo y largo del estigma.

Se observaron las estructuras bajo una lupa Wild Heerbrugg M3 con un aumento de 10x16; en cada cápsula Petri se puso junto a la muestra, un trozo de papel milimetrado para ser usado como referencia en las mediciones posteriores. Cada estructura fue fotografiada con una cámara Samsung® modelo ES75 y las estructuras se midieron con el programa de procesamiento de imágenes digitales “ImageJ”.

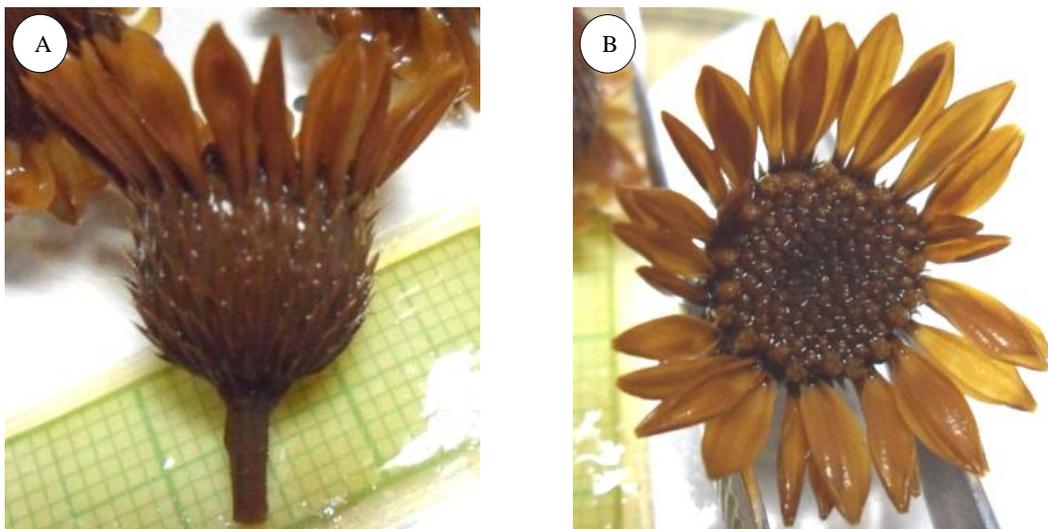


Figura 5: Capítulo en antesis de *H. chrysanthemifolius* en etanol al 70%. A) de costado y B) desde arriba.

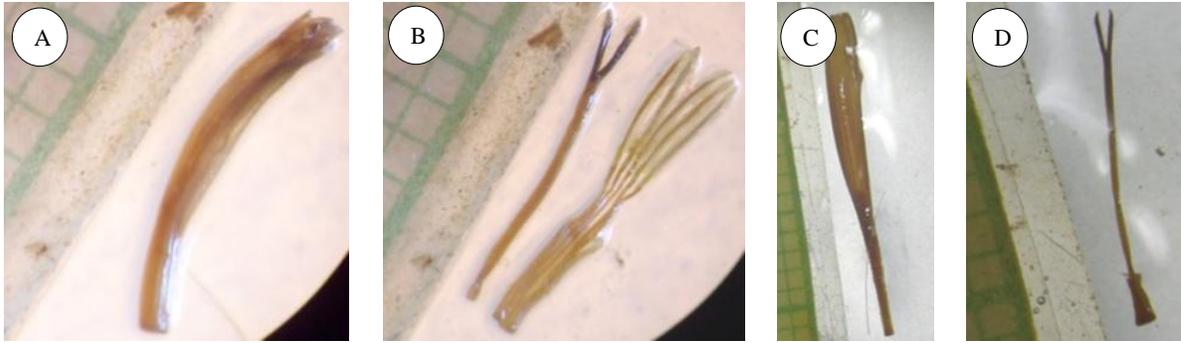


Figura 6: Flores tubulares y liguladas en etanol 70%. (A) Flor tubular completa y (B) Flor tubular sin tubo (estilo con su estigma y filamentos con sus anteras y apéndices) y (C) Flor ligulada completa y (D) Flor ligulada sin lígula (estilo con su estigma).

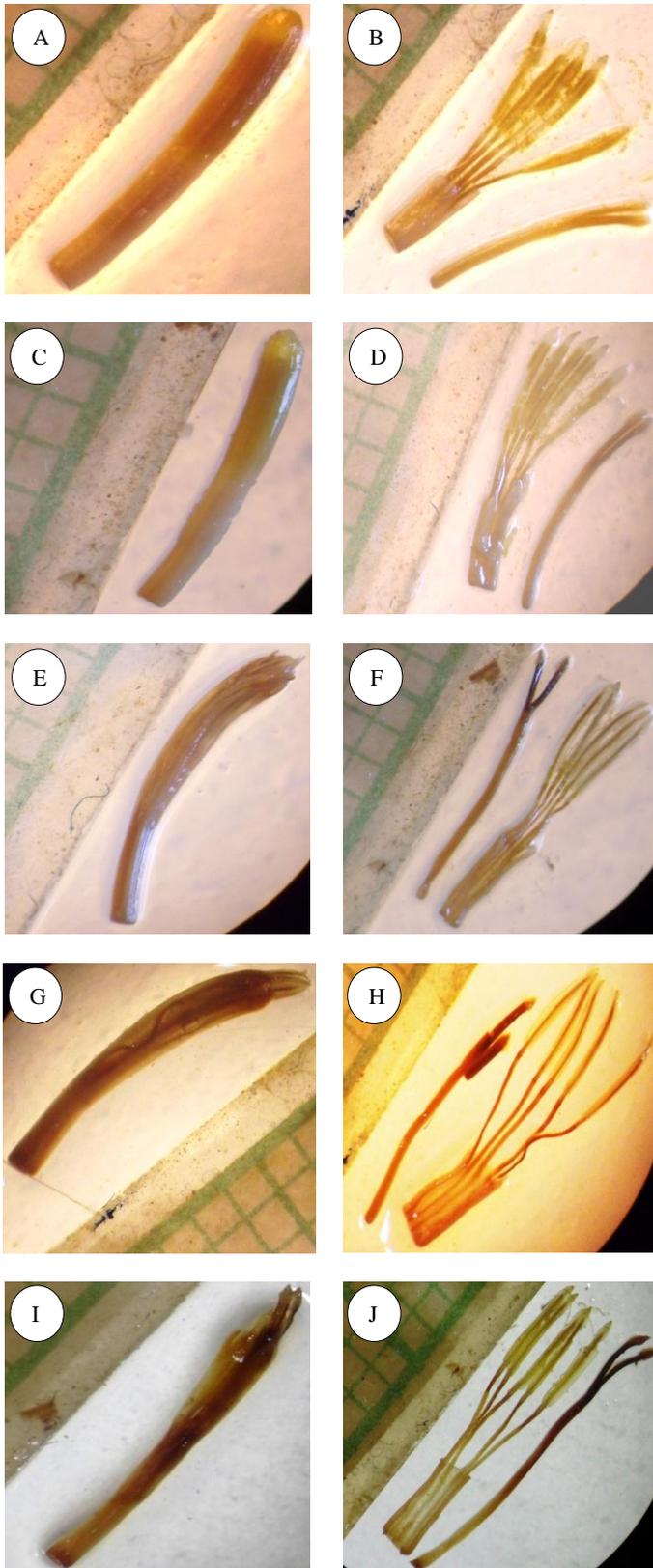


Figura 7: Estados fenológicos de las flores tubulares al interior del capítulo de *H. decurrens*.

Estado fenológico 1 (A) con tubo y (B) sin tubo, solo estilo y estigma; filamentos con anteras y apéndices, y filamento fusionado al tubo.

Estado fenológico 2 (C) con tubo y (D) sin tubo, solo estilo y estigma; filamentos con anteras y apéndices, y filamento fusionado al tubo.

Estado fenológico 3 (E) con tubo y (F) sin tubo, solo estilo y estigma; filamentos con anteras y apéndices, y filamento fusionado al tubo.

Estado fenológico 4 (G) con tubo y (H) sin tubo, solo estilo y estigma; filamentos con anteras y apéndices, y filamento fusionado al tubo.

Estado fenológico 5 (I) con tubo y (J) sin tubo, solo estilo y estigma; filamentos con anteras y apéndices, y filamento fusionado al tubo.

2.4. Análisis estadístico

Cada flor tubular presenta una maduración distinta determinada por la disposición que presenta al interior del disco del capítulo, mientras que en flores liguladas, el análisis se hizo considerando que todas presentan el mismo grado de desarrollo. Se construyeron dos matrices para los análisis, una con los datos de las mediciones de flores liguladas y otra con los de flores tubulares; para esta última, se establecieron cinco categorías correspondientes a las cinco etapas fenológicas y cada una de ellas con los individuos correspondientes a *H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* y *H. foliosus*.

La distribución de las variables florales fue comparada según su fenología (Klingenberg, 2007) y especie en flores tubulares y solo por especie en flores liguladas usando la prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk con $\alpha = 0,05$ (Royston, 1982). Se consideró normalidad en la distribución de los datos cuando $p > 0,05$ y distribución no normal cuando $p < 0,05$. La prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk fue realizada: 1. Solo por especie en flores liguladas y 2. Por especie y fenología en flores tubulares.

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los caracteres medidos en flores liguladas, se aplicó la Prueba No Paramétrica Kruskal-Wallis (Triola, 2009), con $\alpha = 0,05$ y 2 grados de libertad. Se determinó la existencia de diferencias significativas cuando $p < 0,05$. Las flores del disco fueron analizadas según su grado de desarrollo. Los análisis de Varianza de Kruskal-Wallis fueron realizados: 1. Solo por especie en flores liguladas y 2. Por especie y fenología en flores tubulares.

Por último, para identificar los caracteres y especies que presentan diferencias significativas, se aplicó la prueba de Comparaciones Múltiples luego de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan, 1988), con $\alpha = 0,05$ y 2 grados de libertad. La prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis fue realizada, al igual que los análisis anteriores: 1. Solo por especie en flores liguladas y 2. Por especie y fenología en flores tubulares.

Para hallar las causas de la variabilidad del conjunto de datos de los rasgos por fenología y especie, se realizó de forma adicional el Análisis de Componentes Principales;

donde previo a su aplicación, se normalizó el conjunto de datos. Para la extracción de los ejes se utilizó el criterio de Kaiser, donde se retienen los componentes con valor propio (autovalor) mayor del que tendrían por puro azar, es decir, los ejes con autovalores superiores a uno.

Para la realización de las pruebas estadísticas se utilizó el programa de procesamiento para análisis estadísticos “R” versión 3.0.2.

3. RESULTADOS

3.1. Variación morfométrica floral en flores liguladas

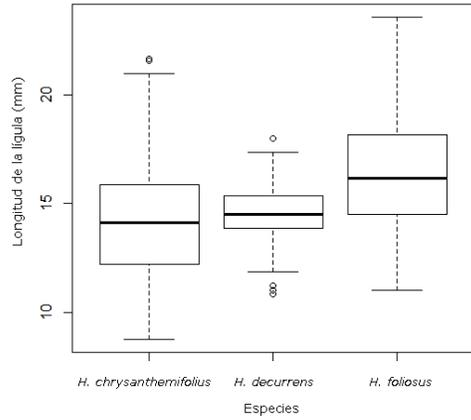
3.1.1. Análisis descriptivo

De los cuatro caracteres medidos en flores liguladas, tres de ellos presentaron los mayores valores promedio en *H. decurrens*, como largo de la lígula, largo del estilo y largo del estigma, mientras que el mayor valor promedio para ancho de la lígula fue presentado por *H. chrysanthemifolius*. Los intervalos de variación de los caracteres florales son mayores en *H. chrysanthemifolius* en tres de los caracteres medidos: largo de la lígula, ancho de la lígula, y largo del estilo; mientras que el largo del estigma varió más en el híbrido *H. decurrens*. Los menores valores promedio y el menor rango de variación en todos los caracteres medidos en flores liguladas fueron presentados por *H. foliosus*. El largo de la lígula varió entre 14,2 y 16,4 mm, el ancho de la lígula varió entre 2,2 y 3,0 mm, el largo del estilo varió entre 5,0 y 6,3 mm y el largo del estigma varió entre 1,0 y 1,3 mm. *H. decurrens* presenta tanto la menor cantidad de flores liguladas como de flores tubulares, mientras que la mayor cantidad de flores liguladas y tubulares es observada en los individuos de *H. foliosus*. Además los caracteres morfológicos de flores liguladas de los híbridos presentan morfología transgresora en el rasgo “Ancho de la lígula en parte del cuartil inferior de valores (Gráfico 1), pues parte de este cuartil sale del rango de valores que abarcan las especies parentales.

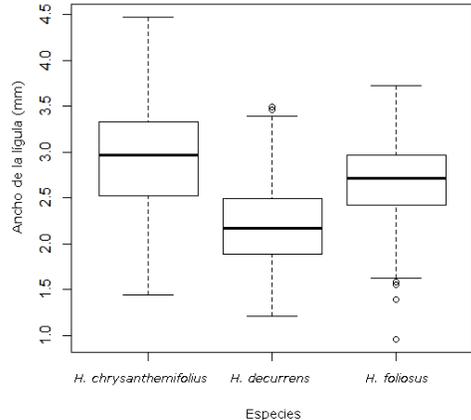
Las comparaciones realizadas por especie en las estructuras reproductivas de flores liguladas, arrojaron la existencia de diferencias significativas. El detalle de los valores arrojados por la prueba de Kruskal-Wallis se encuentra en la Tabla 1.

La mayoría de los caracteres florales arrojaron diferencias significativas al realizar las comparaciones entre especies mediante la prueba de comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis. Solo los rasgos “largo de la lígula” entre las especies parentales *H. chrysanthemifolius* – *H. foliosus* y “largo del estigma” entre *H. foliosus* - *H. decurrens* (especie híbrida) no presentaron diferencias significativas al realizar las comparaciones respectivas. En este último caso, el híbrido *H. decurrens* presenta características similares a la especie parental *H. foliosus*. Los resultados en detalle se presentan en la Tabla 2.

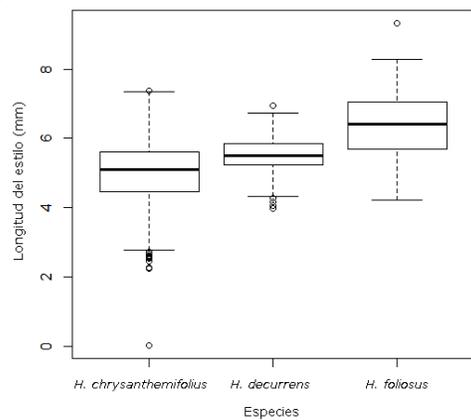
A



B



C



D

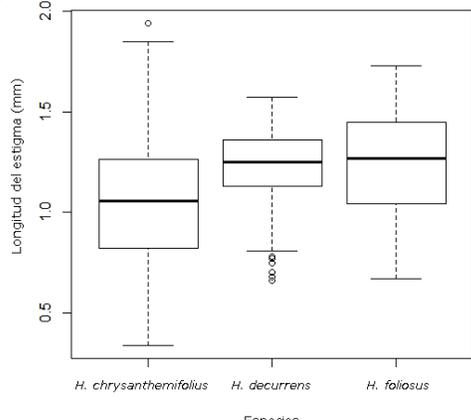


Gráfico 1: Diagrama de cajas para los caracteres medidos en flores liguladas en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Longitud de la lígula, (B) Ancho de la lígula, (C) Longitud del estilo y (D) Longitud del estigma. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos ($\circ = 1,5$ a 3 veces el rango intercuartil).

Medidas florales en flores liguladas (mm) y comparaciones estadísticas					
Especies	Flores n	Largo Lígula X (s)	Ancho Lígula X (s)	Largo Estilo X (s)	Largo Estigma X (s)
<i>H. chrysanthemifolius</i>	292	14,21 (2,71)	2,98 (0,66)	4,98 (1,09)	1,04 (0,30)
<i>H. decurrens</i>	289	16,38 (2,57)	2,69 (0,43)	6,30 (0,83)	1,27 (0,39)
<i>H. foliosus</i>	252	14,58 (1,23)	2,21 (0,47)	5,52 (0,42)	1,23 (0,19)
<i>Shapiro-Wilk</i> ($p < 0,05$ y 2 g.l)		1,828E-07	1,351E-05	3,3E-12	<2,2E-16
<i>Distribución</i>		No Normal	No Normal	No Normal	No Normal
<i>Kruskal-Wallis valor p</i> ($p < 0,05$ y 2 g.l)		<2,2E-16	<2,2E-16	<2,2E-16	<2,2E-16
<i>Diferencias significativas</i>		Si	Si	Si	Si

Tabla 1: Valores promedio (X) y desviación estándar (s) de cinco caracteres en flores liguladas de los capítulos en estado fenológico 3 de *H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* y *H. foliosus* y resultados de sus comparaciones estadísticas.

Prueba de Comparaciones Múltiples para caracteres medidos en flores liguladas		
Carácter	Comparaciones	Diferencias
Largo ligula	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	●
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	●
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	●
Largo Estilo	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	●
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	●
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	●
Largo Estigma	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	●
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	●
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	●
Ancho ligula	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	●
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	●
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	●

Tabla 2: Prueba de comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis, con 2 g.l. y $\alpha=0,05$ para flores liguladas en las tres especies de *Haplopappus* en estudio, *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*), *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*). Círculos rojos, presencia de diferencias significativas y círculos verdes, ausencia de diferencias significativas.

3.2. Variación morfométrica floral en flores tubulares

3.2.1. Análisis descriptivo

Los valores más altos para cada uno de los caracteres florales fueron exhibidos por *H. foliosus* o por el híbrido *H. decurrens* en todos sus estados fenológicos. La excepción fue el carácter largo del apéndice en estado fenológico (1) y (2), donde los mayores valores fueron presentados por *H. chrysanthemifolius*. Los valores más bajos para cada uno de los caracteres florales los presentó el parental *H. chrysanthemifolius* en todos sus estados fenológicos, excepto en el rasgo largo del apéndice, donde *H. foliosus* presentó los valores más bajos en los estados fenológicos (1) y (2) (Tabla 3).

La especie que presenta mayor variación en sus valores a nivel general es el parental *H. chrysanthemifolius*, así como también en cada uno de los estados fenológicos; mientras que la mayor variación por rasgo la presenta la otra especie parental *H. foliosus*. El híbrido *H. decurrens* es la especie que varía menos en las mediciones realizadas a sus caracteres florales a nivel general y por estado fenológico; mientras que la menor variación por rasgo la presentan simultáneamente el híbrido *H. decurrens* y su especie parental *H. foliosus* (Tabla 3).

Los rasgos morfológicos presentan un mosaico de valores en su fenología y especie, ya que las especies que presentan los valores más altos o más bajos van cambiando en el transcurso de su fenología, así como también el rango de variación que se produce en estos valores (Tabla 3).

La distribución de las variables en flores tubulares para las tres especies de *Haplopappus* estudiadas no presenta una distribución normal, ya que la normalidad de los datos se manifiesta de forma intermitente en cada uno de los rasgos a través de su fenología. Al comparar las tres especies, todas las estructuras florales presentan diferencias significativas entre ellas. El detalle de los valores de la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk y los valores arrojados por la prueba de Kruskal-Wallis se encuentra en la Tabla 10 y Tabla 11 del apéndice A, respectivamente.

Medidas florales en flores tubulares (mm)									
Especies	Fen.	Flores N	Largo Tubo X (s)	Largo Estilo X (s)	Largo Estigma X (s)	Largo Filamentos X (s)	Largo Anteras X (s)	Largo fusión filamentos al tubo X (s)	Largo Apéndices estériles X (s)
<i>H. chry</i>	1	67	6,31 (0,41)	3,90 (0,65)	1,39 (0,28)	3,92 (0,47)	2,19 (0,23)	1,38 (0,36)	0,54 (0,08)
<i>H. dec</i>		46	7,05 (0,57)	4,44 (0,30)	1,64 (0,20)	4,22 (0,50)	2,68 (0,17)	1,63 (0,33)	0,53 (0,05)
<i>H. fol</i>		5	7,50 (0,46)	4,72 (0,48)	1,51 (0,08)	4,55 (0,51)	2,81 (0,17)	2,42 (0,41)	0,52 (0,03)
<i>H. chry</i>	2	89	6,34 (0,64)	4,05 (0,47)	1,31 (0,29)	3,99 (0,64)	2,25 (0,21)	1,47 (0,37)	0,54 (0,07)
<i>H. dec</i>		120	6,94 (0,58)	4,42 (0,34)	1,55 (0,20)	4,29 (0,49)	2,54 (0,23)	1,70 (0,35)	0,54 (0,07)
<i>H. fol</i>		15	7,15 (0,63)	4,66 (0,62)	1,51 (0,16)	4,45 (0,35)	2,53 (0,29)	2,15 (0,38)	0,51 (0,05)
<i>H. chry</i>	3	35	6,93 (0,38)	4,96 (0,75)	1,44 (0,25)	5,05 (0,63)	2,07 (0,19)	1,88 (0,38)	0,52 (0,08)
<i>H. dec</i>		38	8,45 (0,73)	6,67 (0,71)	1,69 (0,19)	6,28 (0,58)	2,54 (0,25)	2,69 (0,35)	0,53 (0,06)
<i>H. fol</i>		139	7,78 (0,61)	6,10 (0,75)	1,64 (0,21)	5,84 (0,64)	2,35 (0,24)	2,87 (0,34)	0,57 (0,06)
<i>H. chry</i>	4	52	6,78 (0,49)	5,71 (0,87)	1,51 (0,23)	5,21 (0,79)	2,12 (0,22)	2,00 (0,46)	0,48 (0,07)
<i>H. dec</i>		29	7,85 (0,55)	6,66 (0,57)	1,66 (0,23)	5,84 (0,61)	2,55 (0,27)	2,55 (0,29)	0,52 (0,07)
<i>H. fol</i>		82	7,92 (0,60)	6,70 (0,69)	1,72 (0,22)	6,10 (0,58)	2,37 (0,25)	2,93 (0,70)	0,55 (0,07)
<i>H. chry</i>	5	57	7,11 (0,47)	6,14 (0,66)	1,62 (0,20)	5,48 (0,65)	2,21 (0,30)	2,06 (0,33)	0,54 (0,10)
<i>H. dec</i>		67	8,25 (0,54)	7,58 (0,55)	1,80 (0,23)	6,46 (0,55)	2,65 (0,33)	2,69 (0,26)	0,56 (0,08)
<i>H. fol</i>		59	8,32 (0,69)	7,23 (0,79)	1,75(0,18)	6,32 (0,70)	2,45 (0,20)	2,82 (0,39)	0,56 (0,07)

Tabla 3: Valores promedio (X) y desviación estándar (s) de siete caracteres en flores tubulares de los capítulos en estado fenológico 3 de *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*), *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*) y Fen (Estado fenológico).

La mayoría de los caracteres florales variaron significativamente al realizar las comparaciones entre especies. A nivel general, un 72,4% de las estructuras varió significativamente por fenología y especie.

Las especies parentales *H. chrysanthemifolius* y *H. foliosus* presentan un 88,6% de diferencias significativas en los valores de los caracteres en todos sus estados fenológicos, y solo los rasgos largo del tubo en estado fenológico 1, largo del estigma en estado fenológico 1 y largo del apéndice en estados fenológicos 3 y 4, no presentan diferencias significativas entre ellos. Los resultados se encuentran resumidos en la Tabla 4.

La especie parental *H. chrysanthemifolius* y el híbrido *H. decurrens* presentan un 85,7% de diferencias significativas entre todos los rasgos medidos a través de toda su fenología, y solo el rasgo largo del apéndice no presenta diferencias significativas en ninguno de sus estados fenológicos entre estas especies. Los resultados se encuentran resumidos en la Tabla 4.

Por último, la especie parental *H. foliosus* y la especie híbrida *H. decurrens* presentan un 42,9% de diferencias significativas entre sus estructuras florales; diferencias que pueden o no, estar presentes en los rasgos al inicio de su desarrollo y aparecer de forma intermitente a medida que avanza su fenología. Solo el rasgo largo del estigma no presenta diferencias significativas entre estas especies a lo largo de toda su fenología. Los resultados se encuentran resumidos en la Tabla 4.

El detalle de las comparaciones múltiples se encuentra en la Tabla 12a y 12b del Apéndice A.

Especies	Carácter	Diferencias significativas por fenología				
		E1	E2	E3	E4	E5
<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	Largo del tubo	○	●	●	●	●
	Largo del Estilo	●	●	●	●	●
	Largo del Estigma	○	●	●	●	●
	Largo del Filamento	●	●	●	●	●
	Largo de la Antera	●	●	●	●	●
	Filamento fusionado	●	●	●	●	●
	Largo del apéndice	●	●	○	○	●
<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	Largo del tubo	●	●	●	●	●
	Largo del Estilo	●	●	●	●	●
	Largo del Estigma	●	●	●	●	●
	Largo del Filamento	●	●	●	●	●
	Largo de la Antera	●	●	●	●	●
	Filamento fusionado	●	●	●	●	●
	Largo del apéndice	○	○	○	○	○
<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	Largo del tubo	●	○	●	●	○
	Largo del Estilo	●	●	○	●	●
	Largo del Estigma	○	○	○	○	○
	Largo del Filamento	○	○	●	○	○
	Largo de la Antera	○	○	●	●	●
	Filamento fusionado	●	●	○	●	○
	Largo del apéndice	○	○	●	○	○

Tabla 4: Prueba de comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis, con 2 g.l. y $\alpha=0,05$ para flores tubulares en las tres especies de *Haplopappus* en estudio, *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*), *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*) para cada uno de los cinco estados fenológicos (E1 a E5). Los círculos rojos representan la presencia de diferencias significativas y los círculos verdes, la ausencia de diferencias significativas.

A nivel de número de flores, la especie que presenta el valor promedio más alto de flores liguladas por capítulo es *H. foliosus* (33,5) y el valor promedio más bajo lo presenta *H. decurrens*. En tanto, el valor promedio de flores tubulares por capítulo más alto es *H. chrysanthemifolius* (97,7), mientras que el híbrido *H. decurrens* presenta el valor más bajo (69,0). En flores liguladas, el mayor rango de variación promedio lo exhibe *H. foliosus* (6,8), y el valor promedio más bajo lo muestra *H. chrysanthemifolius* (4,2). En el número de flores

tubulares en tanto, la mayor variación la presenta la especie híbrida *H. decurrens* (25) y la menor variación el parental *H. foliosus* (14,2). Revisar Tablas 5 y 6.

Número de flores por especie y Comparaciones estadísticas		
Especies	Flores liguladas	Flores tubulares
	X (s)	X (s)
<i>H. chrysanthemifolius</i>	32,33 (4,21)	97,66 (16,16)
<i>H. decurrens</i>	26,80 (4,75)	69,00 (24,98)
<i>H. foliosus</i>	33,50 (6,77)	98,00 (14,19)
<i>Shapiro-Wilk</i> ($p < 0,05$ y 2 g.l)	0,0794	0,6454
<i>Distribución</i>	Normal	Normal
<i>Kruskal-Wallis</i> ($p < 0,05$ y 2 g.l)	0,0214	0,0042
<i>Diferencias</i> <i>Significativas</i>	Si	Si

Tabla 5: Valores promedio y desviación estándar de número de flores liguladas y tubulares de los capítulos en estado fenológico 3 de *H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* y *H. foliosus* y resultados de sus comparaciones estadísticas. Valor de $\alpha = 0,05$.

Prueba de Comparaciones Múltiples en Número de flores por especie						
Comparaciones	Flores Liguladas			Flores Tubulares		
	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.
<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	9,55	9,36	V	11,2	9,36	V
<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	0,75	9,36	F	0,4	9,36	F
<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	8,8	9,11	F	10,8	9,11	V

Tabla 6: Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en número de flores tubulares y liguladas de *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*), *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*). V = presencia de diferencias significativas y F = ausencia de diferencias significativas. Valor de $p = 0,05$.

La distribución del número de flores para las tres especies presenta una distribución normal y diferencias significativas entre ellas. El detalle de los valores de la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk se encuentra en la Tabla 5.

Las comparaciones realizadas por especie en el número de flores liguladas arrojaron que solo las especies parentales *H. chrysanthemifolius* – *H. foliosus* presentan diferencias significativas, mientras que a nivel de número de flores tubulares, las especies parentales *H. chrysanthemifolius* – *H. foliosus* y *H. foliosus* – *H. decurrens* presentan diferencias significativas. El detalle de los valores de la prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis se encuentra en la Tabla 6.

3.3. Análisis de Componentes Principales (ACP)

3.3.1. ACP en flores liguladas

El ACP para los cuatro rasgos examinados en flores liguladas del capítulo en las especies *H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* y *H. foliosus*, determinó la existencia de dos ejes, que en su conjunto explican el 78,17 % de la variabilidad. Ver tabla 7.

Análisis de Componentes Principales en Flores liguladas		
	Comp.1	Comp.2
Ancho de la Lígula	0,36	0,64
Largo del Estigma	-0,27	0,75
Largo del Estilo	-0,62	0,16
Largo de la Lígula	0,65	0,11
Autovalores	2,07	1,06
Desviación estándar	1,44	1,03
% de la varianza explicado	51,80	26,38
% de la varianza acumulado	51,80	78,17

Tabla 7: Coeficientes de correlación de los caracteres florales en flores liguladas de las tres especies de *Haplopappus* estudiadas con los componentes producidos por el **Análisis de Componentes Principales**. Los componentes fueron extraídos con el criterio de Kaiser, donde los autovalores >1. Los datos fueron normalizados mediante el programa de análisis estadístico R.

Los rasgos largo del estilo y largo de la lígula sobresalen en el primer eje, y explican el 51,8 % de la varianza, pero el rasgo largo de la lígula presenta valor positivo (0,65), lo que podría explicar que esta estructura crece de forma acelerada a diferencia de las otras estructuras florales de flores liguladas. El segundo eje, que considera el 26,38 % de la varianza, destaca porque los caracteres ancho de la lígula y largo del estigma presentan valores superiores al 60%, por lo que se podría suponer que estas estructuras también crecen de forma importante, pero a un ritmo más pausado que los elementos del primer eje. El detalle de los valores del Análisis de Componentes Principales se encuentra en la Tabla 7.

3.3.2. ACP en flores tubulares

El ACP para los ocho rasgos examinados en cada estado fenológico de las flores tubulares del capítulo en las especies *H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* y *H. foliosus*, determinó la existencia de dos ejes para el estado fenológico 1, que explican el 63,2 % de la variabilidad. Para el estado fenológico 2, determinó la existencia de dos ejes, que explican el 67,7 % de la variabilidad. Para el estado fenológico 3, determinó la existencia de dos ejes que explican el 74,8 % de la variabilidad. Para el estado fenológico 4 determinó la existencia de solo un eje, que explica el 61,7 % de la variabilidad y por último, para el estado fenológico 5, determinó la existencia de dos ejes, que explican el 78,6 % de la variabilidad.

El primer eje para cada uno de los cinco estados fenológicos se relaciona con el crecimiento de los filamentos y el tubo, sumado al segmento del filamento fusionado al tubo, los que presentan valores negativos en fenología 1, 4 y 5, mientras que en fenología 2 y 3, sus valores de correlación son positivos; esta situación puede deberse a que durante la etapa fenológica 1, cuando la flor es un botón, las estructuras pueden crecer a un ritmo muy lento, principalmente el tubo y el filamento del estambre; y en consecuencia, el segmento de este fusionado al tubo. En fenología 4 y 5, cuando la flor está senescente y cuando se forma el fruto, respectivamente, los valores negativos pueden deberse a que las estructuras ya han cumplido su función y se encuentran en período de deshidratación. En estado fenológico 2 en cambio, cuando el botón está abriéndose, y estado fenológico 3, durante la antesis, las estructuras ya son visitadas por insectos polinizadores, por lo que adquiere importancia la

aceleración del crecimiento de las estructuras, ya que permiten que las flores sean localizadas y visitadas por insectos polinizadores. El Largo del Estilo se presenta con valor negativo probablemente porque crece relativamente lento al principio de su fenología, pero en los estados fenológicos 2 y 3, presenta un crecimiento acelerado que posteriormente comienza a disminuir debido a la deshidratación de las estructuras.

El segundo eje, presente solo en cuatro estados fenológicos, debido a que en estado fenológico 4 el autovalor del segundo eje es menor a uno; presenta valores de correlación similares en las estructuras visibles de la flor, como son el apéndice conectivo, las anteras y el estigma, los que presentan valores positivos y negativos de manera intermitente a través de los dos primeros estados fenológicos; mientras que en los estados fenológicos 3 y 5, solo la variable “largo del apéndice” adquiere relevancia de manera considerable, obteniendo valores muy por encima de los mostrados en estados anteriores. Esto podría deberse al crecimiento diferencial de estas estructuras a medida que transcurre el desarrollo floral. El apéndice conectivo presenta valores altos y crecientes a través de los estados fenológicos 1 al 3, mientras que en el estado 5 decrece levemente. En este eje, el largo de la antera presenta valores variables entre estados fenológicos que decrecen sustancialmente al llegar al final de ellos. Esto podría explicarse por el crecimiento acelerado y turgencia que presenta previo a la anthesis y la posterior maduración y deshidratación de estas estructuras, ya que las anteras pierden turgencia al liberar el polen contenido en las tecas durante la anthesis; y durante la senescencia, las estructuras se deshidratan, dando paso a la formación de los frutos. El detalle de los valores del Análisis de Componentes Principales se encuentra en la Tabla 8.

Análisis de Componentes Principales en Flores tubulares									
	FEN1		FEN2		FEN3		FEN4	FEN5	
	Comp.1	Comp.2	Comp.1	Comp.2	Comp.1	Comp.2	Comp.1	Comp.1	Comp.2
Largo Apéndice	0,16	0,51	0,11	0,72	0,07	0,98	-0,27	-0,13	0,85
Largo Antera	-0,37	0,51	0,36	-0,46	-0,39	0,17	-0,34	-0,40	-0,01
Largo Estigma	-0,30	0,51	-0,34	0,42	0,33	-0,07	-0,35	-0,33	0,40
Largo Estilo	-0,39	0,03	0,37	0,14	0,43	-0,07	-0,42	-0,43	-0,16
Largo Filamento	0,46	0,27	-0,45	-0,25	0,43	0,04	-0,43	-0,44	0,01
Longitud de la fusión del Filamento	-0,43	-0,37	-0,41	-0,08	0,42	0,06	-0,38	-0,40	-0,28
Largo Tubo	0,45	-0,01	0,49	0,08	-0,43	-0,02	-0,42	-0,42	-0,15
Autovalores	3,27	1,15	3,64	1,11	4,23	1,01	4,32	4,41	1,10
Desviación estándar	1,81	1,07	1,91	1,05	2,06	1,00	2,08	2,10	1,05
% de la varianza explicado	46,69	16,47	51,93	15,81	60,41	14,42	61,73	62,95	15,68
% de la varianza acumulado	46,69	63,16	51,93	67,74	60,41	74,83	61,73	62,95	78,64

Tabla 8: Coeficientes de correlación de los caracteres florales en flores tubulares de las tres especies de *Haplopappus* estudiadas con los componentes producidos por el **Análisis de Componentes Principales**. FEN1: Estado fenológico 1, FEN2: Estado fenológico 2, FEN3: Estado fenológico 3, FEN4: Estado fenológico 4, FEN5: Estado fenológico 5. Los componentes fueron extraídos con el criterio de Kaiser, donde los autovalores >1. Los datos fueron normalizados mediante el programa de análisis estadístico R.

Al realizar la comparación de los rasgos morfológicos en flores liguladas y tubulares entre las tres especies estudiadas, se encontró que existen diferencias significativas que se dan en las dimensiones de flores liguladas según la especie; y entre especies y estado fenológico, en flores tubulares.

De manera contraria, en flores tubulares en estado fenológico 3, extraídas de capítulos en anthesis, existen caracteres como “largo del estigma”, “largo del estilo”, “longitud del filamento fusionado al tubo” y “Largo del apéndice”, que no presentan diferencias significativas en estado fenológico 3 en ninguna de las comparaciones entre las especies estudiadas (*H. foliosus* – *H. decurrens*, *H. chrysanthemifolius* – *H. foliosus* y *H. chrysanthemifolius* - *H. decurrens*). Además, existen estructuras que en algunos de sus estados fenológicos no presentan diferencias significativas entre las tres especies.

Al realizar las comparaciones entre las tres especies, en el par *H. foliosus* – *H. decurrens*, todas las estructuras de las flores tubulares no presentan diferencias significativas en todos, o al menos en uno de sus distintos estados fenológicos (diferencias significativas intermitentes); mientras que en el par *H. chrysanthemifolius* – *H. decurrens* solo se encontró una estructura que no presenta diferencias significativas (largo del apéndice) y en el par de especies parentales *H. chrysanthemifolius* – *H. foliosus*, se encuentran tres características sin diferencias significativas en alguno de sus estados fenológicos.

Al analizar en conjunto la prueba de comparaciones múltiples y los diagramas de cajas para cada uno de los rasgos, encontramos que junto a presentar o no, diferencias significativas entre especies, los rasgos del híbrido se manifiestan en general como un mosaico (gráficos 2 a 8, Apéndice B), ya que presentan valores superiores, inferiores o intermedios de forma muy marcada entre especies y estados fenológicos, los que sin embargo desaparecen en estados siguientes. Además, todos los rasgos de flores tubulares presentan en uno o más estados fenológicos, parte de su rango de valores fuera de los correspondientes a las especies parentales, preferentemente el cuartil superior, presentando de esta forma, morfología transgresora de forma parcial y discontinua.

Haplopappus decurrens, la especie híbrida, presenta morfología floral con características de mosaico en algunas estructuras, y morfología intermedia en otras con respecto a sus especies

parentales (longitud tubo en fenología 3; longitud del estigma en fenología 3 y 5; longitud de las anteras en fenología 3, 4 y 5; Longitud del estilo en fenología 3; y longitud del filamento en fenología 3 y 5); valores que aparecen de forma intermitente a través de su fenología en los individuos híbridos.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.1. Discusión

4.1.1. Estructuras reproductivas y variación morfológica

Carl Linnaeus utilizó la variación en las estructuras reproductivas como base de su clasificación en plantas (Barrett, 2010), ya que la morfología de las estructuras reproductivas es única para cada especie y ha sido fundamental para los sistemas de clasificación en taxonomía de plantas.

En la naturaleza se producen organismos formados por fertilización cruzada entre individuos de diferentes especies mediante el proceso conocido como hibridación interespecífica (Caponi, 2013; Harrison, 1990; Strasburger, 2004), como *H. decurrens*, la especie híbrida de este estudio (Frías, 2005). El proceso de hibridación lleva a la formación de híbridos funcionales en algunos géneros y su posterior divergencia y especiación (Perfectti, 2002; Tinaut & Ruano, 2002). A veces, estos híbridos interespecíficos no poseen morfología completamente distinta a sus especies parentales, como el caso que aquí se presenta, donde se analizan las estructuras reproductivas a nivel de las flores que componen el capítulo.

Al comparar los rasgos morfológicos en flores liguladas y tubulares entre las tres especies, se encontró que existen diferencias significativas en las dimensiones de flores liguladas según la especie; y entre especies y estado fenológico, en flores tubulares. En flores liguladas, los caracteres “ancho de la lígula” y “largo de Estilo” pueden ser utilizados para ayudar a determinar correctamente las especies, pues presentan diferencias significativas en sus valores entre las tres especies. Asimismo se puede utilizar los caracteres “Largo del tubo”, “Largo de la antera” y “Largo del filamento” de flores en E3, para ayudar a determinar correctamente las especies, ya que estas estructuras presentan diferencias significativas en este estado fenológico y entre las 3 especies estudiadas, por lo que podrían ser indicadores de diferenciación a nivel de especie.

Por el contrario, en las flores tubulares en estado fenológico 3 solo el carácter “Largo del apéndice” no presenta diferencias significativas entre las tres especies y solo en un momento determinado (E4). Además, esta no presenta diferencias significativas en dos estados fenológicos entre los parentales *H. chrysanthemifolius* y *H. foliosus*; entre el parental *H. chrysanthemifolius* y el híbrido *H. decurrens* nunca presenta diferencias significativas y entre el parental *H. foliosus* y el híbrido *H. decurrens* solo presenta diferencias en E3. Dado lo anterior, se presume que esta estructura podría encontrarse relativamente conservada a nivel del género *Haplopappus*.

Al realizar las comparaciones entre las tres especies, en el par de especies parentales *H. chrysanthemifolius* – *H. foliosus*, se encuentran tres rasgos que en algún momento de su fenología no presentan diferencias significativas. En el par *H. chrysanthemifolius* – *H. decurrens* solo se encontró una estructura que no presenta diferencias significativas en ningún estado fenológico (largo del apéndice) y en el par *H. foliosus* – *H. decurrens*, solo el Largo del estigma no presenta diferencias significativas en toda su fenología, ya que el resto de las estructuras presenta diferencias significativas de forma intermitente en su desarrollo.

Al analizar en conjunto la prueba de comparaciones múltiples y los diagramas de cajas para cada uno de los rasgos, encontramos que junto a presentar o no, diferencias significativas entre especies, los rasgos del híbrido se manifiestan en general como un mosaico (gráficos 2 a 8, Apéndice B), ya que presentan valores superiores, inferiores o intermedios de forma muy marcada entre especies y estados fenológicos, los que sin embargo desaparecen en estados siguientes, mostrando nuevamente un carácter intermitente en la expresión de los rasgos. Además, todos los rasgos de flores tubulares presentan en uno o más estados fenológicos, parte de su rango de valores fuera de los correspondientes a las especies parentales, presentando de esta forma, morfología transgresora de forma parcial y discontinua. Este carácter intermitente de las diferencias significativas presentes en la comparación entre la especie parental *H. foliosus* y el híbrido *H. decurrens* puede deberse a que parte de los individuos colectados sea producto de la probable hibridación interespecífica entre las dos especies parentales en la actualidad, mientras que el resto sea descendiente de la especie híbrida en las zonas donde coexistan ambas especies o en sitios geográficos muy cercanos.

Haplopappus decurrens, la especie híbrida, exhibe morfología floral con características de mosaico, intermedias y transgresoras en el transcurso de su fenología respecto a sus especies parentales, de forma similar a lo descrito en la literatura.

Los valores lineales intermedios, tanto en flores liguladas como en flores tubulares; son similares a lo propuesto para los híbridos con morfología intermedia (Boecklen & Spellenberg, 1990; Campbell & Aldridge, 2006; Fritz et al., 1994; Jørgensen & Mauricio, 2005; Martin & Willis, 2007; Whitham et al., 1994). Junto con presentar valores intermedios respecto a las especies parentales, las flores tubulares muestran, en el transcurso de su fenología, un mosaico (Rieseberg, 1995) que se expresa con valores intermedios, pero que en momentos determinados de su desarrollo, muestran valores superiores a los mostrados por sus especies parentales, características llamadas transgresoras (Rieseberg et al., 1993) debido a que son rasgos novedosos que no estaban presentes anteriormente en las especies parentales. Estas características aparecen de manera intermitente, pudiendo o no, mantenerse hasta el final.

Además, el híbrido *H. decurrens* presenta morfología a modo de mosaico con respecto al parental *H. foliosus*, ya que las diferencias significativas existentes aparecen de forma intermitente en el transcurso de la fenología de las flores tubulares (Rieseberg et al., 1995), no así con el parental *H. chrysanthemifolius*, con quién solo comparte valores similares para el carácter “longitud del apéndice”, pues presenta diferencias significativas en todo el resto de los otros caracteres, por lo que podría considerarse que presenta morfología transgresora (Rieseberg et al., 1993) con respecto a este último.

Cabe destacar que en este sistema, existen estructuras reproductivas que aportan en mayor o menor grado a la variabilidad mostrada por las especies, según se trate de flores liguladas o flores tubulares; en estas últimas, dependiendo además, de su estado fenológico, lo que puede interpretarse como el cambio en las dimensiones producto del desarrollo de las estructuras, ya que no todas las estructuras se desarrollan simultáneamente, lo que ha sido estudiado en otras especies de esta familia (Cerana, 2004).

Aunque a veces no hay diferencias, o estas no son marcadas, es importante incluir rasgos reproductivos en comparaciones morfológicas intra e interespecíficas de plantas porque

la morfología en sí, es una herramienta útil para la identificación de especies en terreno. Conocer la morfología de las especies junto a otras características, nos permite establecer relaciones entre ellas, especialmente cuando sus relaciones filogenéticas no están claras. Por ejemplo, a la fecha, no existe reconstrucción filogenética para el género *Haplopappus*, pues sus especies presentan una gran cantidad de resina y compuestos secundarios complejos (Faini et al., 1999; Urzúa, 2004; Urzua et al., 1995) que hacen muy difícil la extracción de ADN. Los marcadores moleculares permiten acceder directamente al soporte de la información genética, sin embargo, no siempre están disponibles los laboratorios o las técnicas adaptadas a las especies estudiadas. Al contrario, los marcadores morfológicos son de fácil acceso (Primot et al., 2005) y su información es indispensable para la identificación de las diferencias morfológicas entre especies. La caracterización morfológica pretende mostrar atributos que diferencian o relacionan las plantas evaluadas. Por lo cual, los rasgos observados en el complejo híbrido aportan información a un género que no posee filogenia aún.

4.1.2. Morfología de organismos híbridos y la Hipótesis del Puente Híbrido

Las características en mosaico, intermedias y transgresoras de los individuos híbridos de *H. decurrens* permiten la unión de las lagunas o espacios en la distribución de los valores morfológicos tanto intermedios (DePamphilis & Wyatt, 1989; Keim et al., 1989; Potts, 1986) como transgresores (Rieseberg et al., 1993), mediante la experiencia de polinizadores y herbívoros a las nuevas morfologías en una serie de pasos graduales (Berlocher & Feder, 2002; Floate & Whitham, 1993; Schwarz et al., 2005), que en este caso particular, serían los rangos de longitudes de las estructuras florales que muestran los individuos híbridos.

Frías (2005) describió y propuso, mediante análisis de cariotipos y comparación univariada de rasgos morfológicos, que *H. decurrens* es un híbrido aloploiploide fértil entre *H. chrysantemifolius* y *H. foliosus*. En otro estudio relativo a la composición de la fragancia del híbrido, se encontró que esta tiene una composición intermedia de metabolitos secundarios con respecto a sus especies parentales (C. A. Villagra 2011, comunicación personal). Estos

resultados muestran coherencia con lo propuesto por Frías (2005) acerca de las características híbridas de *H. decurrens* y lo propuesto en el marco de la Hipótesis del Puente Híbrido (Floate y Whitham , 1993), que permitirían que tanto polinizadores como herbívoros se enfrenten a rasgos comunes y novedosos en los organismos híbridos, que favorecerían el cambio de hospedero con el tiempo. Todo esto en su conjunto, explicaría por qué razón el híbrido presenta especies de polinizadores y herbívoros comunes a ambas especies parentales (C. A. Villagra 2011, comunicación personal).

Lo descrito nos lleva a pensar que los híbridos producen un deterioro de las barreras reproductivas (Ellstram & Ellam, 1993; Levin et al., 1996), ya que permitirían que la separación existente originalmente entre las especies parentales, se destruya por estar actuando como un puente a distintos niveles, donde los insectos que visitan regularmente las especies parentales podrían visitar también la especie híbrida, debido a que en ella encontrarán características de las especies parentales, coincidiendo con la “Hipótesis del Puente Híbrido” propuesta por Floate & Whitham (1993). Además, en este caso particular, al no encontrar diferencias significativas entre el híbrido y el parental *H. foliosus* por ser estas de carácter intermitente, podría proponerse que si los resultados de otros análisis comparativos fueran similares a estos, tanto los polinizadores como los florívoros de *H. decurrens* tenderían a ser similares entre estas especies. De esta forma, la especie híbrida compartiría al menos parte de sus polinizadores y herbívoros con esta especie parental; mientras que la composición de la comunidad de insectos polinizadores y herbívoros de *H. decurrens* con respecto a su parental *H. chrysanthemifolius* si presentaría diferencias debido a las diferencias significativas que presentan ambas especies en su morfología. (Figura 8, Apéndice C y C.A. Villagra, comunicación personal).

4.1.3. Organismos híbridos y el concepto de Especie

De forma adicional, este trabajo pretende abordar un punto importante tratado en pedagogía, y es el uso del concepto de “Especie”. El concepto biológico de especie es el más

utilizado por los biólogos evolutivos interesados en los mecanismos genéticos de especiación, puesto que establece un criterio claro (reproducción sexual y fertilidad de la descendencia) de especiación. Sin embargo, este concepto es utilizable únicamente en organismos con reproducción sexual. Es fundamental entender que la reproducción sexual provoca la homogeneización de los acervos genéticos de las poblaciones a través de la recombinación genética, previniendo la excesiva divergencia entre individuos pertenecientes a la misma especie. Un problema adicional para el concepto biológico de especie es la hibridización, ya que multitud de especies de plantas y hongos y algunas especies animales hibridizan con éxito. En estos casos, la aplicación de esta definición de especie provoca claros problemas (Perfectti, 2002).

Actualmente existen varias revisiones donde se aborda el problema del concepto de Especie y los más de veinte conceptos (Caponi, 2013; De Queiroz, 2007; Hey, 2001; Mayden, 1997; Perfectti, 2002) existentes que han sido propuestos por existir problemas operacionales con su uso, principalmente en el ámbito de las especies que producen híbridos funcionales que con el tiempo son capaces de colonizar nuevos hábitats y acceder de esta forma, a recursos distintos a los de sus parentales (Perfectti, 2002). Sin embargo, hay que enfatizar que el concepto biológico de Especie (Mayr, 1963) propone que el grado de especie es alcanzado cuando el proceso de especiación llega a ser irreversible, aunque algunos de los mecanismos secundarios de aislamiento no hayan concluido, pues estos se construyen paso a paso y la mayoría de ellos están incompletos. Esto lleva a la formación de nuevas especies debido a la divergencia ecológica que supone, como es el caso de las especies de *Haplopappus* que se estudiaron en este trabajo, además de muchas otras del mismo género, ya que este género en sí, presenta eventos de hibridización recurrente, reportados en varios estudios al respecto (Frías, 2005; Hauber, 1986; Jackson, 1979; Jackson & Crovello, 1971; Jackson & Dimas, 1981; Jackson, 1962; Smith, 1968).

He aquí la importancia del uso del concepto de especie, ya que en los distintos campos de estudio de la Biología, se utilizan conceptos de especie más o menos similares que se han ido adecuando con el tiempo a las áreas de trabajo respectivas; debido a que deben proporcionar los criterios para ser utilizados (Caponi, 2013; Hey, 2001), más allá de la definición de especie que pueda utilizarse y considerando que las características de los seres

vivos no son unidades discretas, sino un continuo que se ha clasificado para hacerlo operativo en las distintas áreas de trabajo que existen (Caponi, 2013).

Entender esto es importante para la comprensión del currículum educativo en Biología Evolutiva y Ecología, ya que los mecanismos evolutivos que se enseñan comúnmente en los contenidos del currículum no abarcan todos los mecanismos de especiación ni los nuevos descubrimientos que se realizan día a día; además el concepto de especie propuesto por Mayr (1963) es tratado generalmente como un criterio excluyente y no considera la formación de especies como un proceso continuo que en algún momento alcanza el estado de irreversible, de manera que deja fuera los individuos híbridos, tan comunes en la naturaleza y desconocidos a la vez por los estudiantes, ya que no forman parte del currículum en evolución ni en ecología según consta en los Programas de estudio de enseñanza media en Chile (Mineduc, 2000; Mineduc, 2001a; Mineduc, 2001b; Mineduc, 2002).

4.1.4. Rol de los organismos híbridos en la naturaleza

Además de la problemática que pueda existir con el uso del concepto de Especie debida entre otros factores a la existencia de los organismos híbridos funcionales, estos juegan un rol importante en la naturaleza, ya que la hibridización ha contribuido a la extinción de muchas especies a través de medios directos e indirectos; sin embargo, estudios recientes han encontrado que la hibridización natural ha jugado un rol importante en la evolución de muchos taxa de plantas y animales. Los taxa que han surgido a través de la hibridización natural deberían ser susceptibles de protección, ya que el aumento de la hibridación antropogénica está provocando la extinción de muchos taxa (especies, subespecies y poblaciones adaptadas localmente) tanto por el reemplazo de las especies parentales como por la mezcla genética de los parentales con los individuos híbridos (Allendorf et al., 2001; Martínez, 2002). Debido a que las poblaciones con hibridación antropogénica presentan distintos grados de hibridización entre sus individuos (Aldridge & Campbell, 2009), es que las políticas de manejo y conservación que se adopten con estas especies deben ser diseñadas para reducir la hibridación antropogénica. Los taxa híbridos resultantes de causas antropogénicas deben ser protegidos

sólo si es para llenar el papel ecológico del taxón nativo o cuando los híbridos contienen los únicos remanentes de información genética de un taxón que se ha perdido por la mezcla genética o cuando las circunstancias de su origen no están claras. Se debe tener cuidado para determinar las condiciones que favorezcan la protección de las especies nativas y mejoren su estado de conservación, reduciendo el desperdicio del esfuerzo reproductivo a causa de la hibridización, manteniendo y expandiendo las especies puras remanentes (Allendorf et al., 2001).

Además, las tasas de hibridización están incrementándose dramáticamente en el mundo debido a la introducción de organismos exóticos y las modificaciones del hábitat por los seres humanos (Allendorf et al., 2001). El ritmo creciente de las actividades humanas que más contribuyen al aumento de las tasas de hibridización (introducción de plantas y animales, fragmentación y modificación del hábitat) sugiere que este problema será aún más serio con el paso del tiempo (Rhymer & Simberloff, 1996).

Según Frías (2005), esta especie híbrida se originó hace 10.000 a 8.000 años antes del presente, durante el Pleistoceno tardío y según estudios en curso (C. A. Villagra, comunicación personal), *H. decurrens* es una especie presente solo en tres lugares de la V región de Chile (Los Molles, Tunquén y Mirasol). Esto nos permite afirmar que esta especie híbrida se originó de manera natural, y que además presenta serios problemas de conservación, ya que se encuentra solo donde es posible encontrar ambas especies parentales simultáneamente.

4.2. Conclusiones

El estudio de las estructuras reproductivas en plantas es fundamental, ya que nos permite la identificación de las especies, provee información valiosa sobre el tipo de organismos que potencialmente visitan la planta y nos permite comprender los procesos ecológicos y evolutivos que allí ocurren.

En determinados géneros de plantas se producen híbridos funcionales de forma recurrente que presentan características intermedias, en mosaico, o transgresoras con respecto a sus especies parentales. Las especies *H. chrysanthemifolius* y *H. foliosus* producen el híbrido funcional *H. decurrens* que en sus capítulos presenta maduración simultánea de las flores liguladas y maduración centrípeta y protándrica en las flores tubulares. En las estructuras florales presenta toda la gama de características descritas para los híbridos en la literatura, como características intermedias, en mosaico y transgresoras en determinadas estructuras florales en las flores liguladas, y tubulares, aunque en estas últimas aparecen de forma intermitente durante el desarrollo. Además de la morfología que presentan los híbridos, algunas de sus características aportan en mayor o menor medida a la variabilidad de estas especies.

Los rasgos morfológicos de una especie, junto a otras características, pueden determinar el comportamiento de los organismos que interactúan con ella, ya que tanto los insectos polinizadores como los florívoros cuentan con una serie de receptores sensoriales que les permiten reconocer y desenvolverse en el medio. Dado que el proceso evolutivo es continuo en el tiempo, cualquier modificación que se produzca en una de las poblaciones de la comunidad puede afectar al resto de sus individuos, tanto a nivel local como de especie si la novedad se mantiene en el tiempo y es susceptible de ser utilizada por algunos organismos como un nuevo hospedero; que en este caso serían los organismos híbridos, los que permitirían unir los espacios o lagunas morfológicas entre las especies parentales y permitir la colonización de las especies de plantas híbridas por los insectos polinizadores y herbívoros que previamente se encontraban solo en las especies parentales.

De forma adicional, hay dos puntos atinentes a este tema, el primero es el uso del concepto de “Especie” y el segundo es el estado de conservación en que se encuentra el híbrido *H. decurrens* y la importancia de su conservación.

Cuando se trabaja con organismos híbridos, existe la problemática del uso que se hace del concepto de “Especie”, el que en la actualidad ha sido abordado por varios autores con el fin de adecuar el concepto a la realidad y al campo de estudio en que ha sido formulado. Cuando se aborda el concepto de Especie en la enseñanza de la Biología, se hace un uso parcial de este, ya que solo se enfatiza desde el proceso reproductivo, pero no desde el hecho que el proceso de formación de especies es continuo en el tiempo y que en algún momento alcanza el estado de irreversible, aunque alguno de los mecanismos secundarios de aislamiento no haya concluido, pues estos se construyen paso a paso y la mayoría de ellos están incompletos. He aquí la importancia de su enseñanza, pues el concepto biológico propuesto por Mayr en 1963 se enseña parcialmente en los establecimientos educacionales y se desconoce el concepto de “Hibridización” y organismos “Híbridos”, ya que este ni siquiera aparece en los programas de estudio de enseñanza media general ni optativo chilenos, a pesar de ser un proceso común en la naturaleza y tener importancia a nivel evolutivo, pues este proceso puede darse de forma natural o debido a causas antropogénicas. En el primer caso, este tiene un rol de importancia en la evolución de muchos taxa de plantas y animales, mientras que la hibridización antropogénica ha llevado a la extinción de muchos taxa en nuestro planeta. Es por esto que las políticas de manejo y conservación de estas especies deben ser diseñadas para reducir la hibridación antropogénica, teniendo en cuenta condiciones que favorezcan la protección de las especies nativas y mejoren sus condiciones de conservación, ya que es importante destacar que la especie híbrida *H. decurrens* solo se encuentra en los lugares donde la floración de las especies parentales *H. chrysanthemifolius* y *H. foliosus* se traslapa, y en la actualidad estas especies solo se encuentran simultáneamente en tres lugares de la V región de Chile, por lo estos híbridos producidos naturalmente, se encuentran al borde de la extinción.

APÉNDICE A

Variación morfométrica floral

Prueba de Comparaciones Múltiples luego de Kruskal-Wallis para caracteres medidos en flores liguladas.				
Carácter	Comparaciones	Dif. Obs.	Dif. críticas	Diferencias
Largo lígula	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	39,62	49,52	Falso
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	201,87	47,79	Verdadero
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	162,24	49,64	Verdadero
Largo Estilo + Estigma	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	142,93	49,54	Verdadero
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	316,27	47,96	Verdadero
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	173,34	49,66	Verdadero
Largo Estigma	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	157,26	49,54	Verdadero
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	178,03	47,96	Verdadero
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	20,76	49,66	Falso
Ancho lígula	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. foliosus</i>	298,71	49,52	Verdadero
	<i>H. chrysanthemifolius</i> - <i>H. decurrens</i>	89,95	47,79	Verdadero
	<i>H. foliosus</i> - <i>H. decurrens</i>	208,76	49,64	Verdadero

Tabla 9: Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en flores liguladas de *H. chrysanthemifolius*, *H. decurrens* y *H. foliosus*. Valor de $p = 0,05$.

Prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk para caracteres medidos en flores tubulares															
Fen	Especie	Largo tubo		Largo Estilo		Largo Estigma		Largo Filamento		Largo Antera		Filam. fusionado		Largo apéndice	
		P-Value	Norm	P-Value	Norm	P-Value	Norm	P-Value	Norm	P-Value	Norm	P-Value	Norm	P-Value	Norm
1	<i>H. chry</i>	0,00909	No	0,00031	No	1,03E-05	No	0,04938	No	0,1269	Si	0,05951	Si	0,3865	Si
	<i>H. dec</i>	0,00011	No	0,309	Si	0,04278	No	0,1107	Si	0,3603	Si	0,00722	No	0,6163	Si
	<i>H. fol</i>	0,5062	Si	0,3333	Si	0,9268	Si	0,00032	No	0,5677	Si	0,2708	Si	0,2137	Si
2	<i>H. chry</i>	0,00334	No	1,13E-07	No	0,00088	No	0,01824	No	0,01254	No	0,01865	No	0,00102	No
	<i>H. dec</i>	7,65E-06	No	0,854	Si	0,1135	Si	0,3817	Si	0,4439	Si	0,00661	No	0,0324	No
	<i>H. fol</i>	0,2139	Si	5,43E-07	No	0,09247	No	0,00036	No	0,3798	Si	0,174	Si	0,00037	No
3	<i>H. chry</i>	0,3444	Si	0,06137	Si	0,2555	Si	0,00679	No	0,1011	Si	0,06451	Si	0,9863	Si
	<i>H. dec</i>	0,2534	Si	0,8617	Si	0,1654	Si	0,0163	No	0,3249	Si	0,1437	Si	0,1962	Si
	<i>H. fol</i>	0,9208	Si	0,1791	Si	0,2928	Si	0,4208	Si	4,51E-09	No	0,1463	Si	0,6415	Si
4	<i>H. chry</i>	0,3452	Si	0,00707	No	0,4353	Si	0,05006	Si	0,6855	Si	0,1765	Si	0,3437	Si
	<i>H. dec</i>	0,05518	Si	0,00269	No	0,2171	Si	0,00566	No	0,4975	Si	0,0361	No	0,07535	Si
	<i>H. fol</i>	0,6312	Si	0,6661	Si	0,2907	Si	0,2758	Si	0,8645	Si	1,52E-15	No	0,392	Si
5	<i>H. chry</i>	0,5302	Si	7,46E-05	No	0,3731	Si	6,09E-05	No	0,2986	Si	0,04103	No	0,2245	Si
	<i>H. dec</i>	0,9859	Si	0,181	Si	0,6571	Si	0,486	Si	0,03109	No	0,799	Si	0,03076	No
	<i>H. fol</i>	0,2754	Si	0,03329	No	0,6283	Si	0,832	Si	0,675	Si	0,5265	Si	0,9178	Si

Tabla 10: Prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk para caracteres medidos en flores tubulares según fenología y especie. Fen (Estado fenológico) y Norm (Normalidad de la muestra).

Prueba de Análisis de Varianza de Kruskal-Wallis para caracteres medidos en flores tubulares				
Carácter	Especies	Fenología	P-value	Diferencias significativas
Largo del tubo	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	1,485e-11	Si
		2	1,307e-12	Si
		3	<2,2e-16	Si
		4	<2,2e-16	Si
		5	<2,2e-16	Si
Largo del Estilo	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	1,514e-7	Si
		2	4,967e-13	Si
		3	5,974e-15	Si
		4	1,511e-10	Si
		5	<2,2e-16	Si
Largo del Estigma	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	5,064e-6	Si
		2	9,32e-9	Si
		3	4,285e-6	Si
		4	3,412e-6	Si
		5	2,212e-5	Si
Largo del Filamento	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	6,69 e-4	Si
		2	2,408e-5	Si
		3	3,907e-13	Si
		4	5,292e-9	Si
		5	4,297e-14	Si
Largo de la Antera	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	<2,2e-16	Si
		2	4,048e-15	Si
		3	1,005e-11	Si
		4	6,977e-11	Si
		5	6,535e-13	Si
Longitud del filamento fusionado al tubo	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	5,672e-6	Si
		2	5,547e-9	Si
		3	<2,2e-16	Si
		4	<2,2e-16	Si
		5	<2,2e-16	Si
Largo del apéndice estéril	<i>H. chry – H. dec – H. fol</i>	1	0,4293	No
		2	0,2114	No
		3	1,47 e-4	Si
		4	3,335e-7	Si
		5	0,4492	No

Tabla 11: Prueba de Análisis de Varianza de Kruskal-Wallis, con 2 g.l. para flores tubulares en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio, *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*), *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*).

Prueba de Comparaciones Múltiples en caracteres de flores tubulares										
Fen	Comparaciones	Largo tubo			Largo estilo			Largo estigma		
		Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.
1	<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	39,63	49,53	F	47,13	31,96	V	8,02	37,97	F
	<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	201,88	47,8	V	33,94	15,68	V	32,27	15,68	V
	<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	162,25	49,65	V	13,18	38,56	F	24,25	38,56	F
2	<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	88,13	43,3	V	84,75	43,3	V	44,89	43,3	V
	<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	61,04	21,7	V	63,36	21,7	V	54,67	21,7	V
	<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	27,1	42,49	F	21,38	42,48	F	9,78	42,49	F
3	<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	73,47	27,55	V	72,99	27,77	V	49,11	27,55	V
	<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	123,23	34,08	V	114,29	34,4	V	66,89	34,08	V
	<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	49,76	26,67	V	41,29	26,88	V	17,78	26,67	F
4	<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	73,47	27,55	V	52,81	20,03	V	41,74	19,96	V
	<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	123,23	34,08	V	54,73	26,18	V	28,34	26,03	V
	<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	49,76	26,67	V	1,92	24,41	F	13,4	24,3	F
5	<i>H. chry</i> - <i>H. fol</i>	81,06	23,52	V	64,95	23,55	V	33,29	23,52	V
	<i>H. chry</i> - <i>H. dec</i>	77,3	22,73	V	86,36	22,85	V	42,33	22,73	V
	<i>H. fol</i> - <i>H. dec</i>	3,75	22,62	F	21,41	22,64	F	9,05	22,62	F

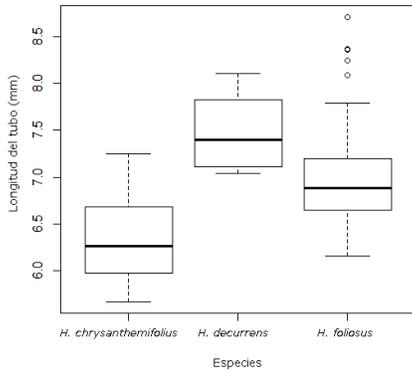
Tabla 12a: Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en flores tubulares de *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*), *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*). Valor de $p = 0,05$.

Prueba de Comparaciones Múltiples													
Fen	Comparaciones	Largo filamento			Largo antera			Filamento Fusionado			Largo apéndice		
		Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.	Dif. Obs.	Dif. Crít.	Dif. Sign.
1	<i>H. chry - H. fol</i>	43,43	37,96	V	65,13	37,96	V	63,74	37,97	V	17,53	37,96	F
	<i>H. chry - H. dec</i>	20,24	15,68	V	52,53	15,68	V	22,69	15,68	V	5,61	15,68	F
	<i>H. fol- H. dec</i>	23,18	38,56	F	12,6	38,56	F	41,06	38,56	V	11,91	38,56	F
2	<i>H. chry - H. fol</i>	63,96	43,3	V	67,14	43,3	V	100,54	43,3	V	25,12	43,3	F
	<i>H. chry - H. dec</i>	34,92	21,7	V	72,58	21,7	V	37,66	21,7	V	5,76	21,7	F
	<i>H. fol- H. dec</i>	29,03	42,48	F	5,43	42,48	F	62,88	42,49	V	30,89	42,48	F
3	<i>H. chry - H. fol</i>	64,04	27,77	V	63,79	27,77	V	105,66	27,55	V	40,22	27,77	V
	<i>H. chry - H. dec</i>	107,86	34,4	V	100,56	34,4	V	83,1	34,08	V	6,19	34,4	F
	<i>H. fol- H. dec</i>	43,82	26,88	V	36,76	26,88	V	22,56	26,67	F	34,03	26,88	V
4	<i>H. chry - H. fol</i>	51,22	20,03	V	42,93	20,03	V	78,03	19,83	V	45,26	20,03	V
	<i>H. chry - H. dec</i>	39,02	26,18	V	69,96	26,18	V	40,97	26,16	V	20,86	26,18	F
	<i>H. fol- H. dec</i>	12,2	24,41	F	27,02	24,41	V	37,06	24,47	V	24,4	24,41	F
5	<i>H. chry - H. fol</i>	58,26	23,55	V	36,58	23,55	V	87,34	23,5	V	9,71	23,55	F
	<i>H. chry - H. dec</i>	71,46	22,85	V	71,45	22,85	V	75,82	22,71	V	11,35	22,85	F
	<i>H. fol- H. dec</i>	13,2	22,64	F	34,87	22,64	V	11,52	22,5	F	1,64	22,64	F

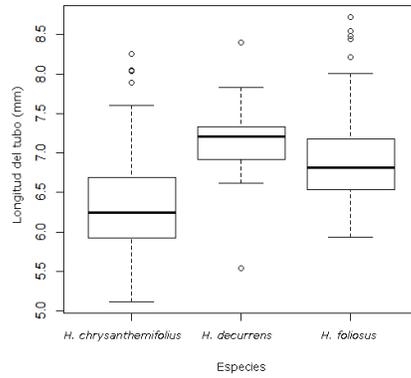
Tabla 12b: Prueba de Comparaciones múltiples luego de Kruskal-Wallis en flores tubulares de *H. chrysanthemifolius* (*H. chry*) , *H. decurrens* (*H. dec*) y *H. foliosus* (*H. fol*). Valor de p = 0,05.

APÉNDICE B

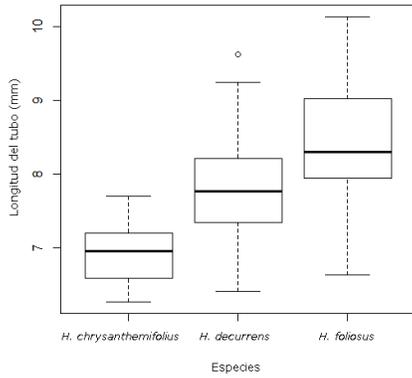
A



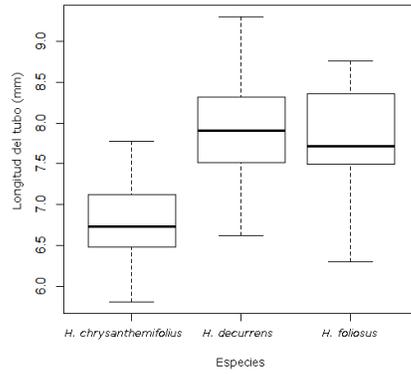
B



C



D



E

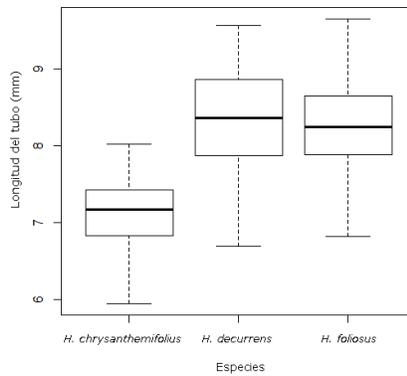
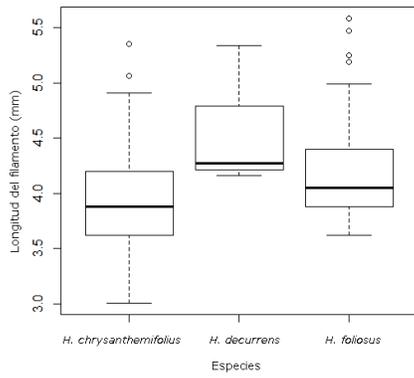
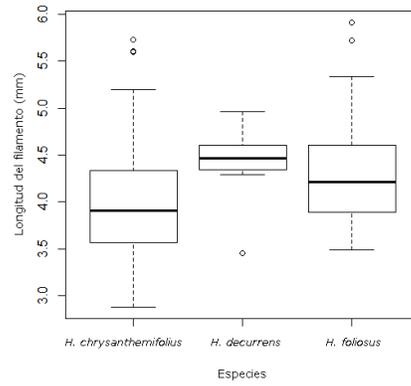


Gráfico 2: Diagrama de cajas para **Longitud del tubo floral** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos ($\circ = 1,5$ a 3 veces el rango intercuartil).

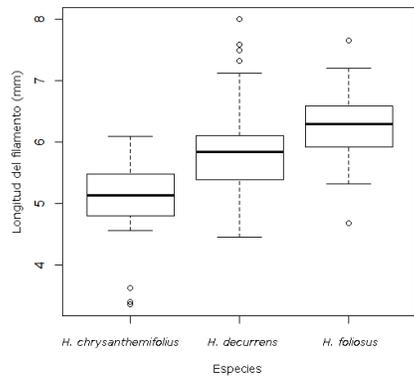
A



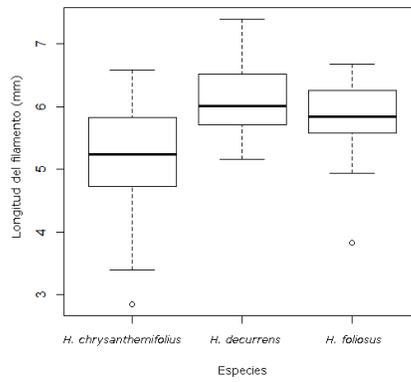
B



C



D



E

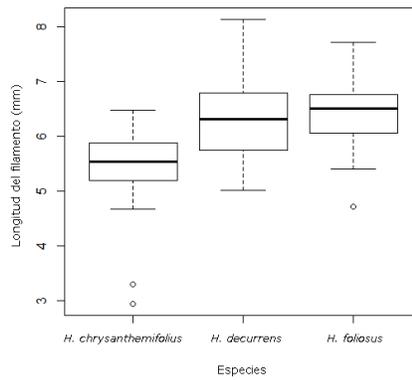


Gráfico 3: Diagrama de cajas para **Longitud del filamento** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos ($\circ = 1,5$ a 3 veces el rango intercuartil).

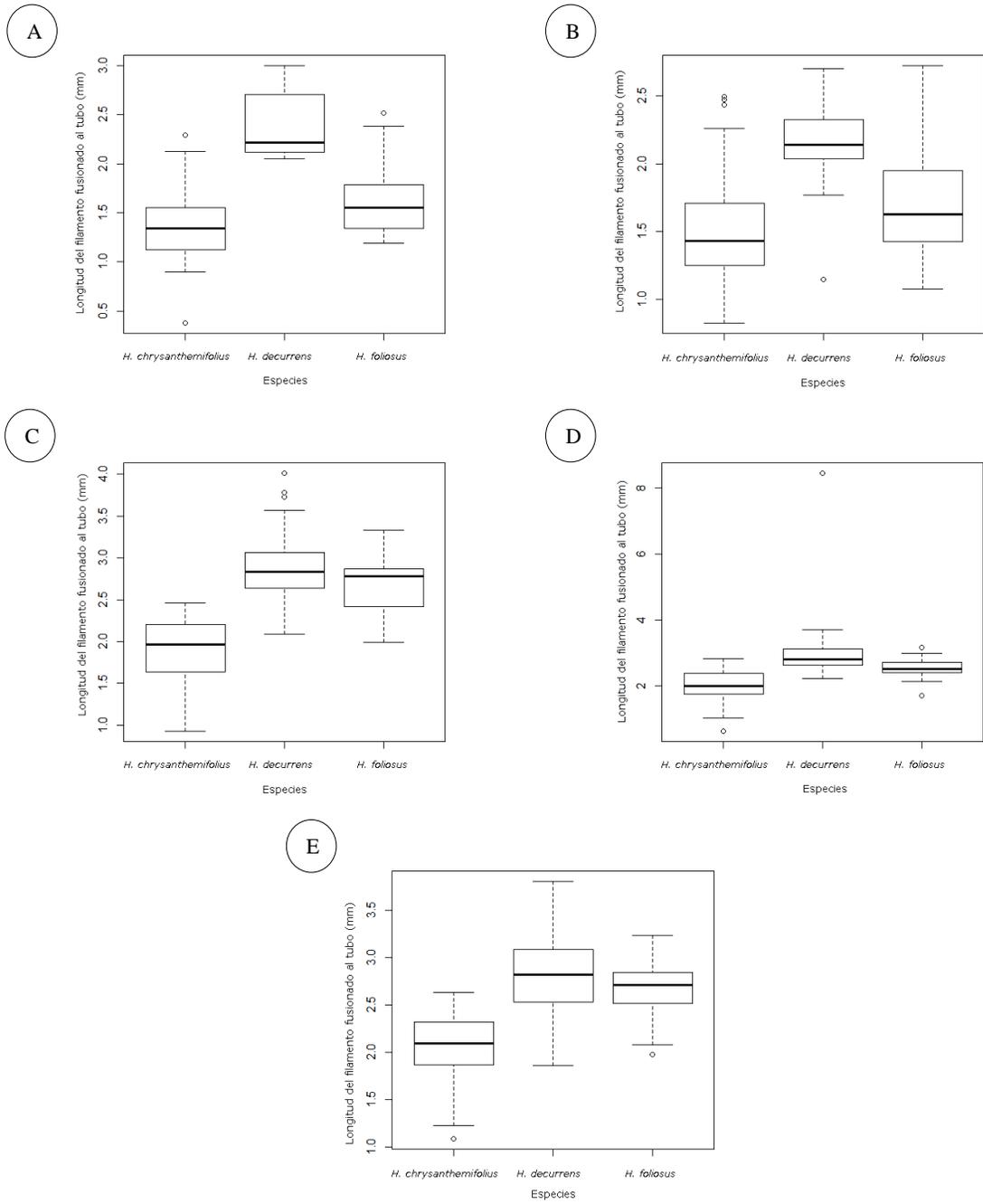


Gráfico 4: Diagrama de cajas para **Longitud del filamento fusionado al tubo** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos ($\circ = 1,5$ a 3 veces el rango intercuartil).

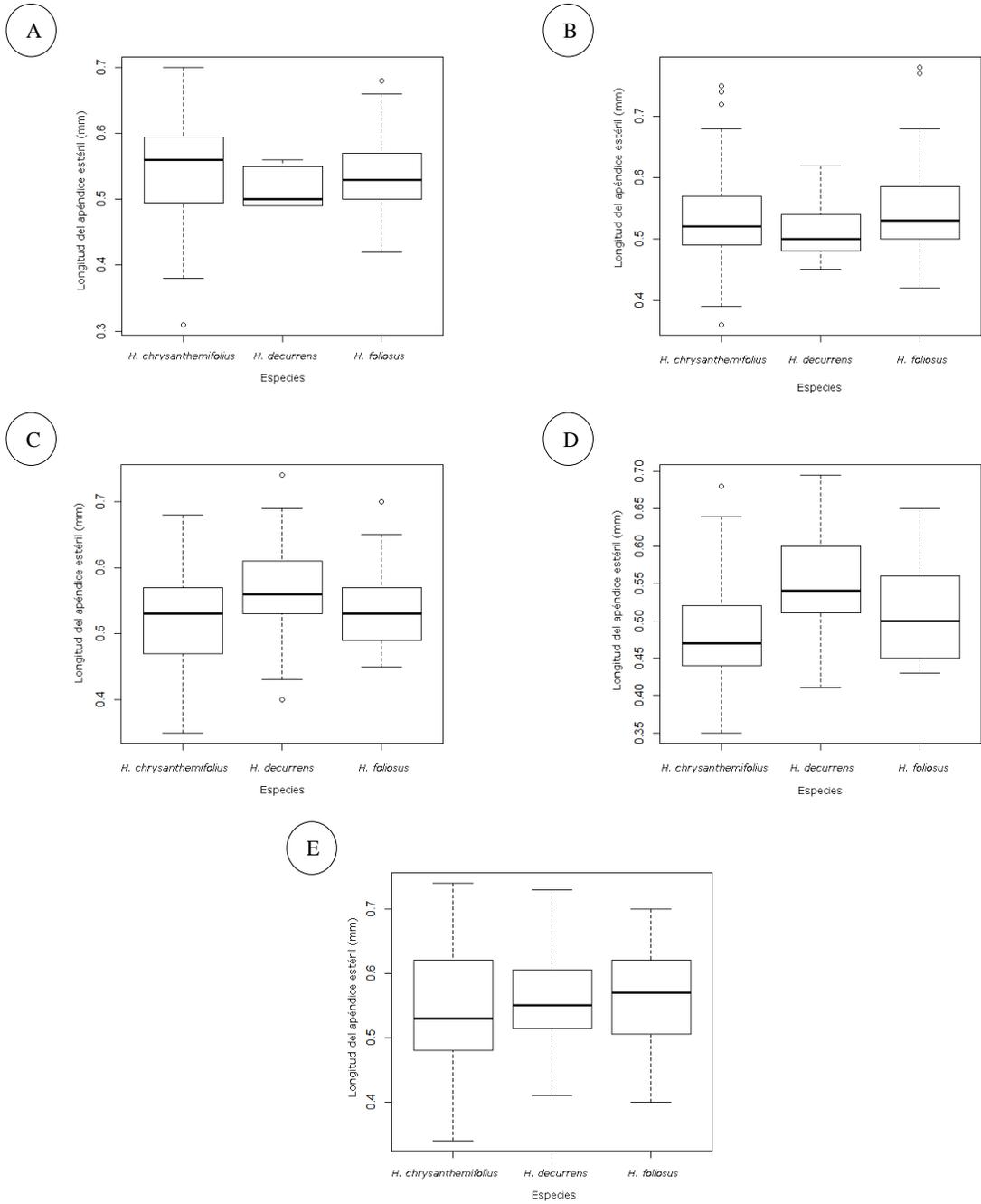
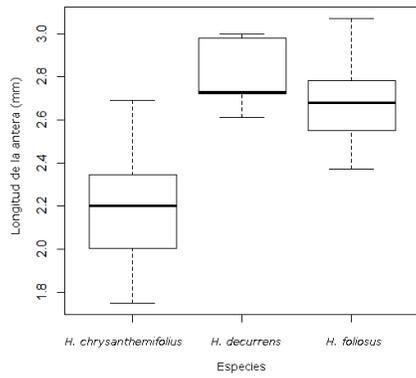
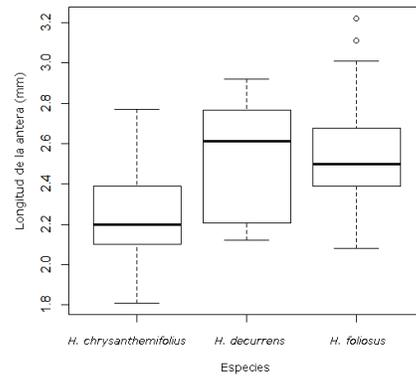


Gráfico 5: Diagrama de cajas para **Longitud del Apéndice conectivo** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos ($\circ = 1,5$ a 3 veces el rango intercuartil).

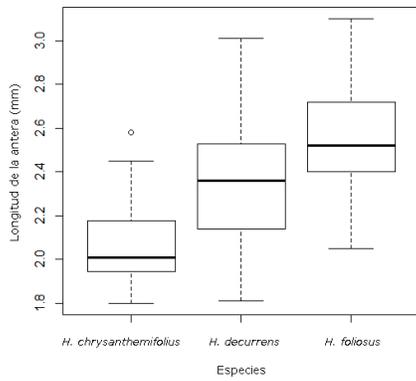
A



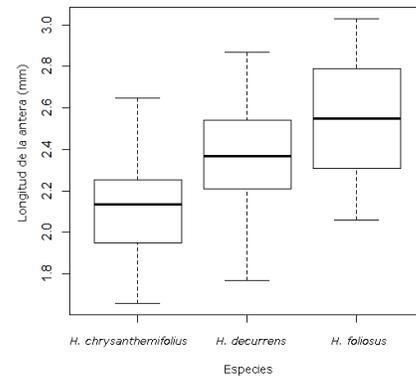
B



C



E



E

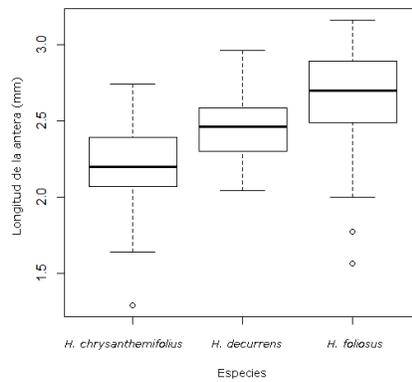
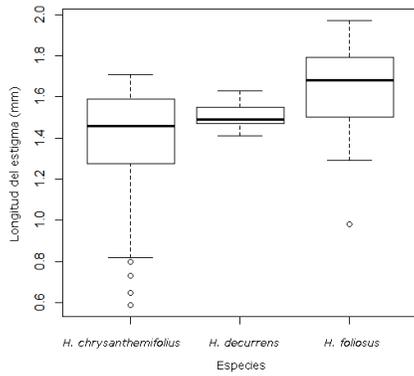
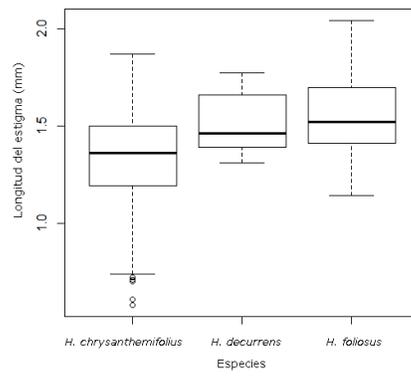


Gráfico 6: Diagrama de cajas para **Longitud de las anteras** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos (\circ = 1,5 a 3 veces el rango intercuartil).

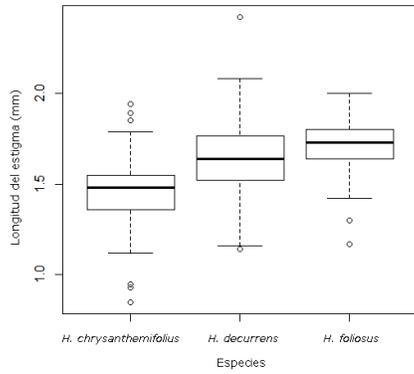
A



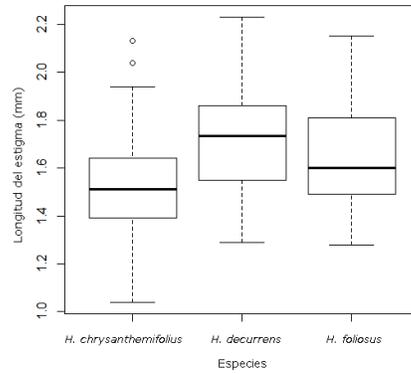
B



C



D



E

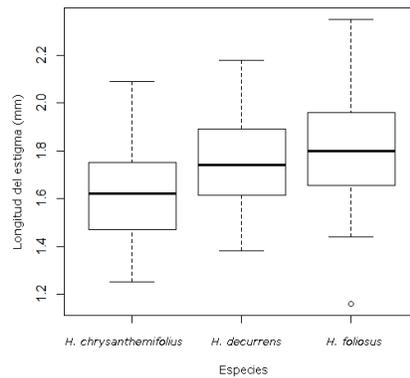
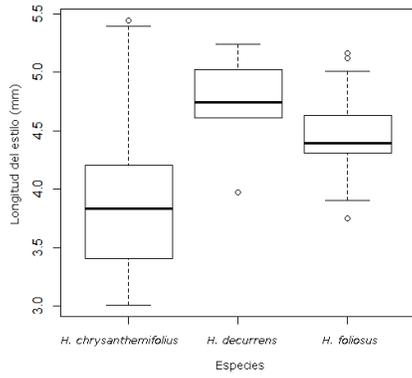
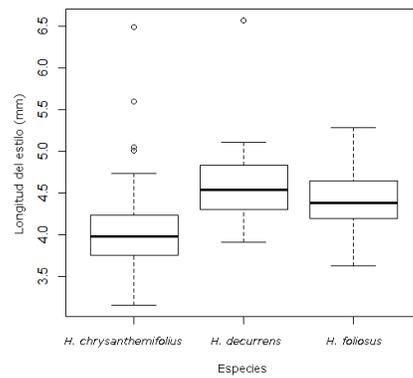


Gráfico 7: Diagrama de cajas para **Longitud del estigma** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos (\circ = 1,5 a 3 veces el rango intercuartil).

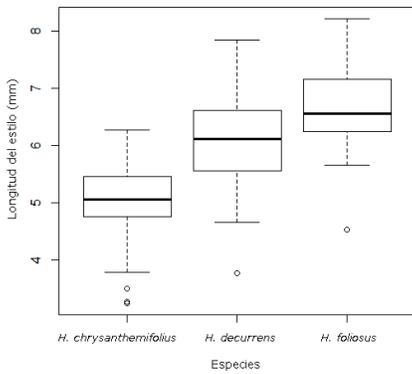
A



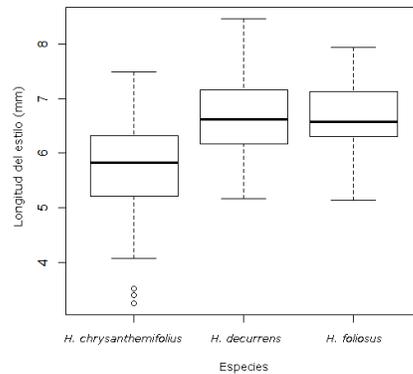
B



C



D



E

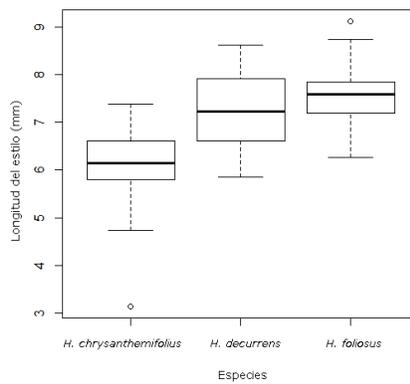


Gráfico 8: Diagrama de cajas para **Longitud del Estilo** en flores del disco según estado fenológico en las 3 especies de *Haplopappus* en estudio. (A) Estado fenológico 1, (B) Estado fenológico 2, (C) Estado fenológico 3, (D) Estado fenológico 4 y (E) Estado fenológico 5. La línea gruesa corresponde a la mediana y los símbolos a los valores atípicos ($\circ = 1,5$ a 3 veces el rango intercuartil).

APÉNDICE C

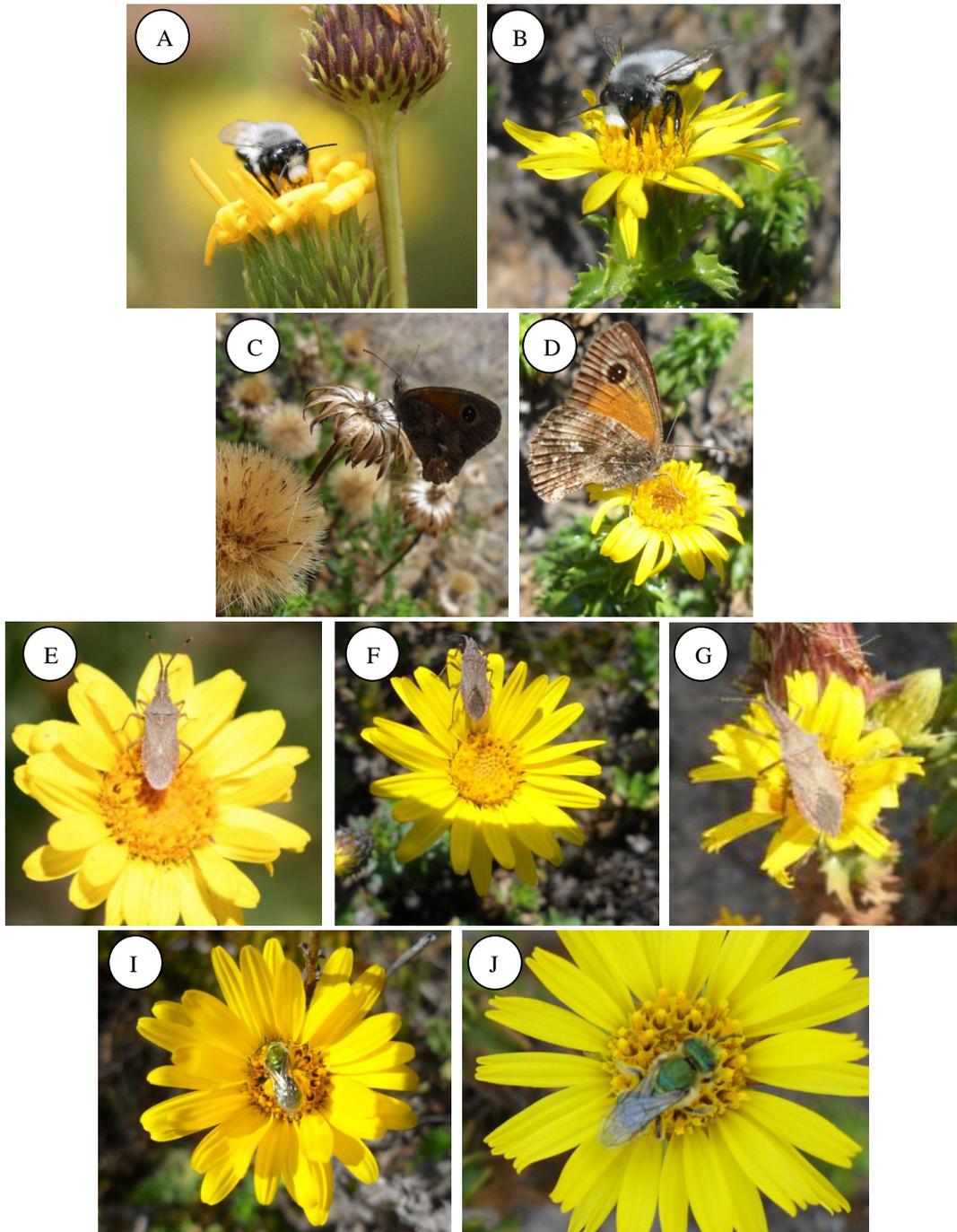


Figura 8: ejemplos de diversidad de insectos que visitan especies distintas de *Haplopappus*. *Megachile sauleyi* (Hymenoptera, Megachilidae) visitando (A) *H. chrysanthemifolius* y (B) *H. foliosus*. *Auca delessei* (Lepidoptera, Nymphalidae) visitando (C) *H. chrysanthemifolius* y (D) *H. foliosus*. *Lygaeidae* (Heteroptera) visitando (E) *H. chrysanthemifolius*, (F) *H. decurrens* y (G) *H. foliosus*. *Caenohalictus* sp. (Hymenoptera, Apidae) visitando (I) *H. chrysanthemifolius* y (J) *H. foliosus*.

ANEXO A

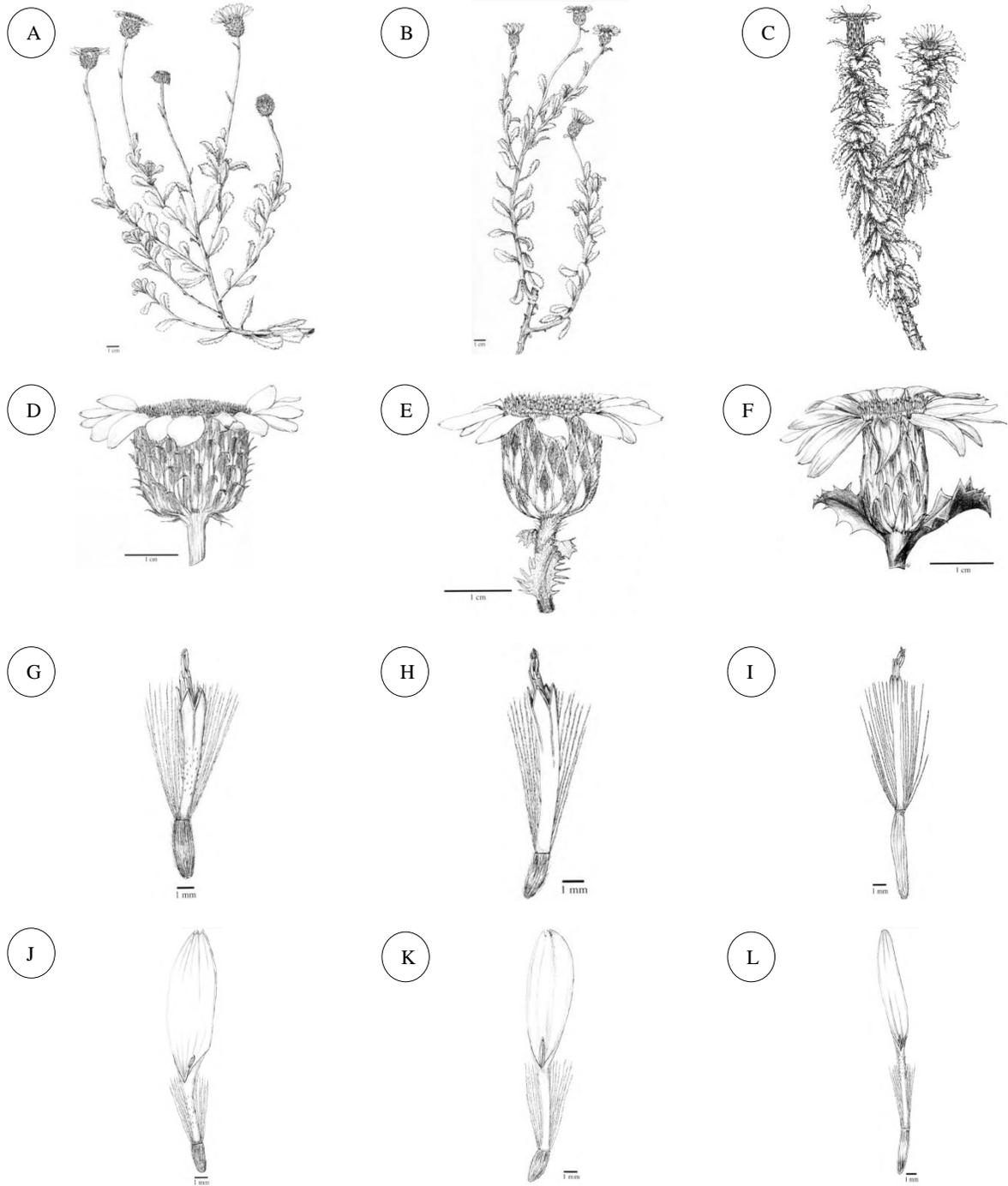


Figura. 9: Esquema del Hábito, capítulo y floretes (flores tubulares y liguladas) de las 3 especies de *Haplopappus* de este estudio. Hábito de (A) *H. chrysanthemifolius*, (B) *H. decurrens* y (C) *H. foliosus*; Capítulo de (D) *H. chrysanthemifolius*, (E) *H. decurrens* y (F) *H. foliosus*; Flor tubular de (G) *H. chrysanthemifolius*, (H) *H. decurrens* e (I) *H. foliosus*; Flor ligulada de (J) *H. chrysanthemifolius*, (K) *H. decurrens* y (L) *H. foliosus*. Modificado de Klingenberg, 2007.

ANEXO B



Figura 10: Mapa físico de la V región de Valparaíso (32-33°), Chile. La línea punteada indica el sector donde se realizó el estudio. Modificado de Instituto Geográfico Militar.

REFERENCIAS

- Aizen, M. A., & Raffaele, E. (1996).** Nectar production and pollination in *Alstroemeria aurea*: responses to level and pattern of flowering shoot defoliation. *Oikos*, 312-322.
- Aldridge, G., & Campbell, D. R. (2009).** Genetic and morphological patterns show variation in frequency of hybrids between *Ipomopsis* (Polemoniaceae) zones of sympatry. *Heredity*, 102(3), 257-265.
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., & Wenburg, J. K. (2001).** The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 613-622.
- Anderberg, A. A., Baldwin, B. G., Bayer, R. G., Breitwieser, J., Jeffrey, C., Dillon, M. O., ... & Watson, L. E. (2007).** Asteraceae. In *Flowering Plants: Eudicots* (pp. 61-588). Springer Berlin Heidelberg.
- Anderson, E. (1948).** Hybridization of the habitat. *Evolution*, 1-9.
- Armbruster, W. S., & Mziray, W. R. (1987).** Pollination and herbivore ecology of an African *Dalechampia* (Euphorbiaceae): comparisons with New World species. *Biotropica*, 64-73.
- Baldwin, I. T., Karb, M. J., & Ohnmeiss, T. E. (1994).** Allocation of ¹⁵N from nitrate to nicotine: production and turnover of a damage-induced mobile defense. *Ecology*, 1703-1713.
- Barrett, S. C. (2010).** Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1537), 99-109.
- Barriuso, M. G., Avila, E., Anta, M. A. S., Díez, F. J. F., Bernardos, S., & García, F. A. (2008).** Análisis morfométrico, comportamiento fitosociológico y estado de conservación de "*Silene Marizii* (Caryophyllaceae)" en el centro-oeste de la Península Ibérica. *Lazaroa*, (29), 27-34.
- Berlocher, S. H., & Feder, J. L. (2002).** Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy?. *Annual review of entomology*, 47(1), 773-815.

- Boecklen, W. J., & Spellenberg, R. (1990).** Structure of herbivore communities in two oak (*Quercus* spp.) hybrid zones. *Oecologia*, 85(1), 92-100.
- Breadmore, K. N., & Kirk, W. D. (1998).** Factors affecting floral herbivory in a limestone grassland. *Acta Oecologica*, 19(6), 501-506.
- Brunet, J., & Sweet, H. R. (2006).** Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution*, 60(2), 234-246.
- Burke, J. M., & Arnold, M. L. (2001).** Genetics and the fitness of hybrids. *Annual review of genetics*, 35(1), 31-52.
- Campbell, D. R., & Aldridge, G. (2006).** Floral biology of hybrid zones. *Ecology and evolution of flowers*, 326-345.
- Campbell, D. R., Waser, N. M., & Melendez-Ackerman, E. J. (1997).** Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist*, 295-315.
- Caponi, G. (2013).** Las especies son linajes de poblaciones microevolutivamente interconectadas: una mejor delimitación del concepto evolucionario de especie. *Principia: an international journal of epistemology*, 17(3), 395-418.
- Cardel, Y. J., & Koptur, S. (2010).** Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. *International Journal of Plant Sciences*, 171(3), 283-292.
- Castellan, N. J. (1988).** *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill.
- Cerana, M. M. (2004).** Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(2), 168-177.
- Chittka, L., & Raine, N. E. (2006).** Recognition of flowers by pollinators. *Current opinion in plant biology*, 9(4), 428-435.
- Chittka, L., & Thomson, J. D. (2001).** Cognitive ecology of pollination. *Animal behaviour and floral evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Climate Data (2015).** Es una lista con los datos climáticos mundiales. Recuperado el 28 de Julio de 2015 de <http://es.climate-data.org/location/876852/>
- Conner, J. K., & Rush, S. (1996).** Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105(4), 509-516.
- Cook, L. M., & Soltis, P. S. (1999).** Mating systems of diploid and allotetraploid populations of *Tragopogon* (Asteraceae). I. Natural populations. *Heredity*, 82(3), 237-244.
- Coyne, J. A., & Orr, H. A. (2004).** *Speciation* (Vol. 37). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Crawley, M. J. (1983).** *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications.
- dePamphilis, C. W., & Wyatt, R. (1989).** Hybridization and introgression in buckeyes (*Aesculus*: Hippocastanaceae): a review of the evidence and a hypothesis to explain long-distance gene flow. *Systematic botany*, 593-611.
- De Queiroz, K. (2007).** Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879-886.
- Devesa, J. A. (1997).** Plantas con semillas. En: *Izco J, Barreno E, Burgués M, Costa M, Devesa J, Fernández J, Gallardo T, Llinona X, Salvo E, Talaberas S, Valdes B. Botánica. McGraw-Hill: Madrid*, 379-581.
- Dobson, H. E. (1994).** Floral volatiles in insect biology. *Insect-plant interactions*, 5, 47-81.
- Dodd, M. E., Silvertown, J., & Chase, M. W. (1999).** Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution*, 732-744.
- Dyer, A. G., Boyd-Gerny, S., McLoughlin, S., Rosa, M. G., Simonov, V., & Wong, B. B. (2012).** Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20120827.

- Elle, E., & Hare, J. D. (2002).** Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. *Functional Ecology*, 16(1), 79-88.
- Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993).** Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics*, 217-242.
- Ellstrand, N. C., Whitkus, R., & Rieseberg, L. H. (1996).** Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(10), 5090-5093.
- Esch, H. E., & Burns, J. E. (1995).** Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften*, 82(1), 38-40.
- Eynard, C., & Galetto, L. (1999).** Estructura floral y variabilidad intraespecifica de *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana*, 219-228.
- Faini, F., Labbé, C., Torres, R., Delle Monache, F., & Delle Monache, G. (1999).** Diterpenes from *Haplopappus chrysanthemifolius*. *Phytochemistry*, 52(8), 1547-1550.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004).** Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 375-403.
- Floate, K. D., & Whitham, T. G. (1993).** The " hybrid bridge" hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *American Naturalist*, 651-662.
- Frías, D. (2005).** *Trupanea simpatica* a new species of Tephritinae (Diptera: Tephritidae) infesting an endemic *Haplopappus* hybrid (Asteraceae) in Chile. *Acta Ent. Chilena*, 29(1), 13-45.
- Fritz, R. S., Nichols-Orians, C. M., & Brunfeld, S. J. (1994).** Interspecific hybridization of plants and resistance to herbivores: hypotheses, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community. *Oecologia*, 97(1), 106-117.
- Fritz, R. S., Mouliá, C., & Newcombe, G. (1999).** Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens, and parasites. *Annual review of ecology and systematics*, 565-591.

- Funk, V. A., BA, R. J., ER, S. K., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., ... & Jansen, R. K. (2005).** B555 343 Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Asteraceae. In *Plant Diversity and Complexity Patterns: Local, Regional, and Global Dimensions: Proceedings of an International Symposium Held at the Royal Danish Academy of Sciences and Letters in Copenhagen, Denmark, 25-28 May, 2003* (Vol. 55, p. 343). Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
- Galen, C., Zimmer, K. A., & Newport, M. E. (1987).** Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: a mechanism for disruptive selection on flower size. *Evolution*, 599-606.
- Gegeer, R. J., & Lavery, T. M. (2001).** The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators.
- Gillott, C. (2005).** *Entomology*. Springer Science & Business Media.
- Grimaldi, D. (1999).** The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 373-406.
- Harrison, R. G. (1990).** Hybrid zones: windows on evolutionary process. *Oxford surveys in evolutionary biology*, 7, 69-128.
- Hauber, D. P. (1986).** Autotetraploidy in *Haplopappus spinulosus* hybrids: evidence from natural and synthetic tetraploids. *American journal of botany*, 1595-1606.
- Hey, J. (2001).** The mind of the species problem. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 326-329.
- Hodges, S. A., Burke, J. M., & Arnold, M. L. (1996).** Natural formation of *Iris* hybrids: experimental evidence on the establishment of hybrid zones. *Evolution*, 2504-2509.
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011).** Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470 (7335), 479-485.

- Ivey, C. T., & Carr, D. E. (2005).** Effects of herbivory and inbreeding on the pollinators and mating system of *Mimulus guttatus* (Phrymaceae). *American Journal of Botany*, 92(10), 1641-1649.
- Izco, J; Barreno, E. (1997).** Caracteres taxonómicos: Sexualidad, Morfología y Anatomía de Aparatos reproductores y reproducción. En: J. Izco, E. Barreno, M. Brugués, M. Costa, J. Devesa, F. Fernández y otros. *Botánica* (págs. 93-132). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Jackson, R. C. (1962).** Interspecific hybridization in *Haplopappus* and its bearing on chromosome evolution in the *Blepharodon* section. *American journal of botany*, 119-132.
- Jackson, R. C. (1979).** Intersectional Hybridization in *Haplopappus*: *Blepharodon* x *Hazardia*. *Systematic Botany*, 157-162.
- Jackson, R. C., & Crovello, T. J. (1971).** A comparison of numerical and biosystematic studies in *Haplopappus*. *Brittonia*, 23(1), 54-70.
- Jackson, R. C., & Dimas, C. T. (1981).** Experimental evidence for systematic placement of the *Haplopappus phyllocephalus* complex (Asteraceae). *Systematic Botany*, 8-14.
- Johnson, S. G., Delph, L. F., & Elderkin, C. L. (1995).** The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia*, 102(2), 174-179.
- Johnson, S. D., & Steiner, K. E. (2000).** Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 140-143.
- Jones, K. N. (1997).** Analysis of pollinator foraging: tests for non-random behavior. *Functional Ecology*, 11(2), 255-259.
- Jones, K. N. (2001).** Pollinator-mediated assortative mating: causes and consequences. *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press, Cambridge, 259-273.

- Jørgensen, S., & Mauricio, R. (2005).** Hybridization as a source of evolutionary novelty: leaf shape in a Hawaiian composite. In *Genetics of Adaptation* (pp. 171-179). Springer Netherlands.
- Karban, R., & Strauss, S. Y. (1993).** Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology*, 39-46.
- Kay, K. M., Voelckel, C., Yang, J. Y., Hufford, K. M., Kaska, D. D., & Hodges, S. A. (2006).** Floral characters and species diversification. *Ecology and evolution of flowers*, 311-25.
- Keim, P., Paige, K. N., Whitham, T. G., & Lark, K. G. (1989).** Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*: occurrence of unidirectional introgression. *Genetics*, 123(3), 557-565.
- Kirk, H., Cheng, D., Choi, Y. H., Vrieling, K., & Klinkhamer, P. G. (2012).** Transgressive segregation of primary and secondary metabolites in F2 hybrids between *Jacobaea aquatica* and *J. vulgaris*. *Metabolomics*, 8(2), 211-219.
- Klingenberg, L. (2007).** Monographie der südamerikanischen Gattungen *Haplopappus* Cass. und *Notopappus* L. Klingenberg (Compositae-Astereae).
- Krupnick, G. A., & Weis, A. E. (1999).** The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80(1), 135-149.
- Krupnick, G. A., Weis, A. E., & Campbell, D. R. (1999).** The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80(1), 125-134.
- Kulman, H. M. (1971).** Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annual review of entomology*, 16(1), 289-324.
- Leavitt, H., & Robertson, I. C. (2006).** Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). *Ecological Entomology*, 31(6), 657-660.

- Leebens-Mack, J., & Milligan, B. (1998).** Pollination biology in hybridizing *Baptisia* (Fabaceae) populations. *American Journal of Botany*, 85(4), 500-507.
- Lehtilä, K., & Strauss, S. Y. (1997).** Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 111(3), 396-403.
- Lehtilä, K., & Strauss, S. Y. (1999).** Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*, 80(1), 116-124.
- Levin, D. A., Francisco-Ortega, J., & Jansen, R. K. (1996).** Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology*, 10(1), 10-16.
- López-Caamal, A., & Tovar-Sánchez, E. (2014).** Genetic, morphological, and chemical patterns of plant hybridization. *Revista chilena de historia natural*, 87, 1-14.
- Louda, S. M. (1983).** Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology*, 64(3), 511-521.
- Luebert, F., & Pliscoff, P. (2006).** *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria.
- Martin, N. H., & Willis, J. H. (2007).** Ecological divergence associated with mating system causes nearly complete reproductive isolation between sympatric *Mimulus* species. *Evolution*, 61(1), 68-82.
- Marquis, R. J. (1984).** Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226(4674), 537-539.
- Marquis, R. J. (1992).** The selective impact of herbivores. *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics*. University of Chicago Press, Chicago, 301-325.
- Martínez, J.G. (2002).** La evolución y la conservación de la biodiversidad. En: Soler M. *Evolución, la base de la biología*. Proyecto sur de ediciones, S.L. 407-416.
- Mayden, R. L. (1997).** A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In Claridge, M. F.; Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (eds.), *Species: The units of diversity*. Chapman and Hall. 381-423.

- Mayr, E. (1963).** Animal species and evolution. *Animal species and their evolution*.
- McCall, A. C. (2008).** Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia*, 155(4), 729-737.
- McCall, A. C., & Irwin, R. E. (2006).** Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9(12), 1351-1365.
- Medel, R., & Nattero, J. (2009).** Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*, 77-94.
- Menzel, R., Geiger, K., Joerges, J., Müller, U., & Chittka, L. (1998).** Bees travel novel homeward routes by integrating separately acquired vector memories. *Animal Behaviour*, 55(1), 139-152.
- MINEDUC. (2000).** Programa de Estudio Biología Tercer Año Medio Formación General. Unidad de Currículum y Evaluación.
- MINEDUC. (2001a).** Programa de Estudio Biología Tercer Año Medio Formación Diferenciada. Unidad de Currículum y Evaluación.
- MINEDUC. (2001b).** Programa de Estudio Biología Cuarto Año Medio Formación General. Unidad de Currículum y Evaluación.
- MINEDUC. (2002).** Programa de Estudio Biología Cuarto Año Medio Formación Diferenciada. Unidad de Currículum y Evaluación.
- Mitchell, R. J., Karron, J. D., Holmquist, K. G., & Bell, J. M. (2004).** The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology*, 18(1), 116-124.
- Møller, A. P. (1995).** Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(6), 2288-2292.
- Moreira-Muñoz, A. (2011).** Asteraceae, Chile's Richest Family. In *Plant Geography of Chile* (pp. 221-247). Springer Netherlands.

- Mothershead, K., & Marquis, R. J. (2000).** Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, *81*(1), 30-40.
- Mulligan, G. A., & Kevan, P. G. (1973).** Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects to the blossoms of some Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany*, *51*(10), 1939-1952.
- Murawski, D. A. (1987).** Floral resource variation, pollinator response, and potential pollen flow in *Psiguria warscewiczii*. *Ecology*, 1273-1282.
- Neal, P. R., Dafni, A., & Giurfa, M. (1998).** Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 345-373.
- Penet, L., Collin, C. L., & Ashman, T. L. (2009).** Florivory increases selfing: an experimental study in the wild strawberry, *Fragaria virginiana*. *Plant Biology*, *11*(1), 38-45.
- Perfectti, F. (2002).** Especiación: Modos y Mecanismos. *Evolución: La base de la Biología Proyecto Sur de ediciones, S.L. España*, 307-321.
- Pohl, N., Carvallo, G., Botto-Mahan, C., & Medel, R. (2006).** Nonadditive effects of flower damage and hummingbird pollination on the fecundity of *Mimulus luteus*. *Oecologia*, *149*(4), 648-655.
- Potts, B. M. (1986).** Population Dynamics and Regeneration of a Hybrid Zone Between *Eucalyptus risdonii* Hook-F and *E. amygdalina* Labill. *Australian journal of botany*, *34*(3), 305-329.
- Poveda, K., Steffan-Dewenter, I., Scheu, S., & Tschardtke, T. (2003).** Effects of below-and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. *Oecologia*, *135*(4), 601-605.
- Pozner, R., Zanotti, C., & Johnson, L. A. (2012).** Evolutionary origin of the Asteraceae capitulum: insights from Calyceraceae. *American Journal of Botany*, *99*(1), 1-13.

Primot, S., D'eeckenbrugge, G., Rioux, V., Pérez, J. A. O., & Garcin, F. (2005). Variación morfológica de tres especies de curubas (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*, *P. tarminiana* y *P. mixta*) y sus híbridos en el valle del Cauca (Colombia). *Rev. Bras. Frutic., Jaboticabal-SP*, 27(3), 467-471.

Rhymer, J. M., & Simberloff, D. (1996). Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 83-109.

Rieseberg, L. H. (1995). The role of hybridization in evolution: old wine in new skins. *American Journal of Botany*, 944-953.

Rieseberg, L. H. (1997). Hybrid origins of plant species. *Annual review of Ecology and Systematics*, 359-389.

Rieseberg, L. H., & Carney, S. E. (1998). Tansley review no. 102 Plant hybridization. *New phytologist*, 599-624.

Rieseberg, L. H., Ellstrand, N. C., & Arnold, M. (1993). What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization?. *Critical reviews in plant sciences*, 12(3), 213-241.

Roque, N., & Bautista, H. P. (2008). Asteraceae: caracterização e morfologia floral. *Editora da Universidade Federal da Bahia, Salvador*. 69p.

Roubik, D. W. (1992). Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees. *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*, 327-354.

Royston, J. P. (1982). An extension of Shapiro and Wilk's W test for normality to large samples. *Applied Statistics*, 115-124.

Sánchez-Lafuente, A. M. (2007). Corolla herbivory, pollination success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). *Annals of botany*, 99(2), 355-364.

Sargent, R. D. (2004). Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1539), 603-608.

- Schemske, D. W., & Bradshaw, H.D. (1999).** Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(21), 11910-11915.
- Schiestl, F. P., & Johnson, S. D. (2013).** Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in ecology & evolution*, 28(5), 307-315.
- Schwarz, D., Matta, B. M., Shakir-Botteri, N. L., & McPheron, B. A. (2005).** Host shift to an invasive plant triggers rapid animal hybrid speciation. *Nature*, 436(7050), 546-549.
- Segraves, K. A., & Thompson, J. N. (1999).** Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution*, 1114-1127.
- Smith, E. B. (1968).** Pollen competition and relatedness in *Haplopappus* section *Isopappus*. *Botanical Gazette*, 371-373.
- Stafleu, F. A. (2009).** Linnaeus and the Linneans-the spreading of their ideas in systematic botany, 1735-1789.
- Stebbins Jr, C. L. (1950).** Variation and evolution in plants. *Variation and evolution in plants*.
- Strauss, S. Y. (1997).** Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*, 78(6), 1640-1645.
- Strauss, S. Y., Conner, J. K., & Rush, S. L. (1996).** Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *American Naturalist*, 1098-1107.
- Stuessy, T. F. (2009).** *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press.
- Takhtajan, A. (Ed.). (2009).** *Flowering plants*. Springer Science & Business Media.
- Teillier, S., & Marticorena, A. (2006).** El género *Senecio* (Asteraceae): el más diverso de Chile. *Rev Chagual (Jard Bot Santiago)*, 4, 39-48.

The Plant List (2015) Lista de trabajo de todas las especies vegetales conocidas. Recuperado el 16 de junio de 2015 de <http://www.theplantlist.org>

Tinaut, A. & Ruano, F. (2002). Biodiversidad, clasificación y filogenia. *Evolución: La base de la Biología. Proyecto Sur de Ediciones, S. L. España*, 284-306.

Toro, H., Chiappa, E., & Tobar, C. (2003). Biología de insectos. *Ediciones Universitarias de Valparaíso, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile*.

Triola, M. F., Goodman, W. M., LaBute, G., Law, R., & MacKay, L. (2006). *Elementary statistics*. Pearson/Addison-Wesley.

Urzúa, A. (2004). Secondary metabolites in the epicuticle of *Haplopappus foliosus* DC.(Asteraceae). *Journal of the Chilean Chemical Society*, 49(2), 137-141.

Urzúa, A., Torres, R., Muñoz, M., & Palacios, Y. (1995). Comparative antimicrobial study of the resinous exudates of some Chilean *Haplopappus* (Asteraceae). *Journal of ethnopharmacology*, 45(1), 71-74.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043-1060.

Wehner, R., & Menzel, R. (1990). Do insects have cognitive maps?. *Annual review of neuroscience*, 13(1), 403-414.

Whitham, T. G., Martinsen, G. D., Keim, P., Floate, K. D., Dungey, H. S., & Potts, B. M. (1999). Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic-based understanding of community structure. *Ecology*, 80(2), 416-428.

Whitham, T. G., Morrow, P. A., & Potts, B. M. (1994). Plant hybrid zones as centers of biodiversity: the herbivore community of two endemic Tasmanian eucalypts. *Oecologia*, 97(4), 481-490.

Whitham, T. G. (1989). Plant hybrid zones as sinks for pests. *Science*, 244, 1490-1493.

Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.

Wolfe, L. M. (2002). Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *The American Naturalist*, 160(6), 705-711.

Yeo, P. F. (1993). *Secondary pollen presentation. Form, function and evolution.* Springer-Verlag.