



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas-Programa de Magíster en Ciencias
mención en Botánica

**Sistemas reproductivos y nicho de polinización en cuatro
taxones de *Eriosyce* (Cactaceae) que co-ocurren en la costa de
Chile central**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias mención en Botánica

CLAUDIA ANTELIE ANTINAO CANELO

CONCEPCIÓN-CHILE

2019

Profesor Guía: Pablo Guerrero Martín

Profesor Co-Guía: Gastón Carvallo Bravo

Dpto. de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Universidad de Concepción Universidad de Concepción

**Sistemas reproductivos y nicho de polinización en cuatro taxones de *Eriosyce*
(Cactaceae) que co-ocurren en la costa de Chile central**

Claudia Antelie Antinao Canelo

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
Dirección de Postgrado
Programa de Magíster en Ciencias mención en Botánica

Esta tesis ha sido realizada en el Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Ha sido Aprobada por la siguiente comisión evaluadora:

Profesor Guía

Dr. Pablo Guerrero

Profesor Co-Guía

Dr. Gastón Carvallo

Evaluator 1

Dr. Alfredo Saldaña

Evaluator 2

Dra. Viviane Jerez

Directora de Programa

Dra. Fabiola Cruces

Directora Escuela de Postgrado

Dra. Sandra Saldivia



AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Fondo Nacional para el Desarrollo Científico y Tecnológico FONDECYT, Chile (proyectos 1160583 a PCG y 11150301 a GOC), y por el Fondo de Investigación de Bosques Nativos (FIBN) (proyecto CONAF-009/2015).

Agradezco a mis padres y hermana por el apoyo y confianza que me dieron en este proceso a pesar de la distancia. A mis amigos que me extrañan y obviamente a mi familia que siempre me preguntaron por la tesis cuando.

Otro agradecimiento referido es a mis profesores guías, Pablo y Gastón, que me guiaron en todo este proceso a pesar de que les saque más de una rabia con mi escrito.



TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN -----	9
2. ABSTRACT -----	10
3. INTRODUCCIÓN GENERAL -----	11
3.2 Sistemas de polinización como parte del nicho ecológico de las angiospermas -----	12
3.3 Clasificación de los sistemas de polinización biótica -----	13
3.5 Las cactáceas y sus visitantes florales -----	14
3.6 Sistemas de polinización en cactáceas chilenas -----	14
4. Capítulo I Sistema reproductivo de cuatro taxones del género <i>Eriosyce</i> en Chile central y sus visitantes florales -----	18
4.1. RESUMEN -----	18
4.2. INTRODUCCIÓN -----	18
4.3 METODOLOGIA -----	20
4.3.1. Zona de estudio -----	20
4.3.3. Sistema reproductivo -----	20
4.3.4. Registro de visitantes florales -----	21
4.4 RESULTADOS -----	22
4.4.1 Sistema reproductivo -----	22
4.4.2 Ensamble de visitantes florales -----	24
4.5 DISCUSIÓN -----	29
5. Capítulo II ¿Existe separación en el nicho de polinización de cuatro taxones de <i>Eriosyce</i> para formar una barrera precigótico efectiva? -----	34
5.1 RESUMEN -----	34
5.2 INTRODUCCIÓN -----	34
5.2.2 Hibridación de especies de cactáceas -----	35
5.3 Hipótesis -----	36
5.4 METODOLOGÍA -----	37
5.4.1 Fenología floral -----	37
5.4.2 Morfología floral -----	37
5.4.3 Visitantes florales -----	39
5.4.5 Cruzamiento manual interespecíficos -----	40
5.5 RESULTADOS -----	40
5.5.1 Fenología floral -----	40

5.5.2 Morfología floral	45
5.5.3 Visitantes florales	47
5.5.4 Cruzamiento manual interespecíficos	49
5.6 DISCUSIÓN	50
6 CONCLUSION	53
7 REFERENCIAS	53
8. ANEXO	70



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I.1 Producción de frutos y semillas por tratamiento.....	24
Tabla I.2 Frecuencia relativa de los visitantes florales (%) registrados en los taxones de cactus costeros de Chile central por dos años consecutivos de muestreo. <i>E. subgibbosa</i> , <i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i> , <i>E. chilensis</i> , <i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	28
Tabla II.1 Porcentaje de individuos en flor de <i>Eriogyce subgibbosa</i> , <i>Eriogyce chilensis</i> , <i>Eriogyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i> y <i>Eriogyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i> , en ambos años de muestreo (2016 - 2017). Se indican los meses del año abreviados.....	41
Tabla II.2 Valores de solapamiento de la fenología floral estimado mediante el índice de Pianka. Con 1000 repeticiones.....	44
Tabla II.3. Parámetros morfológicos florales de <i>Eriogyce subgibbosa</i> (n = 20), <i>Eriogyce chilensis</i> (n = 20), <i>Eriogyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i> (n = 20) y <i>Eriogyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i> (n = 20). Mediciones de media y desviación estándar (SD). Todas las medidas están en milímetros (mm). Dentro de las columnas, los valores que no comparten letras son significativamente diferentes $p < 0,05$	45
Tabla II.4 Similitud de polinizadores entre cada (medido por el índice de Sorensen) de los dos años consecutivos de muestreo (2016 y 2017). Los valores del año 2016 están sobre la diagonal y los valores bajo la diagonal corresponden al año 2017. <i>E. subgibbosa</i> , <i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i> , <i>E. chilensis</i> y <i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i> . Los valores en negrita muestran el solapamiento entre las especies parentales.....	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Taxones incluidos en este estudio, (a), <i>Eriogyce subgibbosa</i> un cactus con corola tubular y coloración rosado/fucsia; (b), <i>E. chilensis</i> con una corola en forma de embudo y coloración rosado/fucsia; (c), <i>E. chilensis</i> var <i>albidiflora</i> presenta coloración amarillo-rojiza; (d), <i>E. curvispina</i> var <i>mutabilis</i> tiene flores en forma de embudo y coloración amarillo-rojiza (Fotografías: Pablo Guerrero).....	16
Figura 2. Esquema del solapamiento de la distribución geográfica latitudinal y la fenología floral (meses del año) de <i>Eriogyce subgibbosa</i> (sub), <i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i> (mut) y <i>Eriogyce chilensis</i> (chi).....	17

Figura I.1 Producción de frutos (cuadros de la izquierda) y número de semillas (cuadros de la derecha) bajo tres tratamientos de polinización, donde a y b corresponden al taxón *Erioseye subgibbosa*; c y d corresponden al taxón *Erioseye curvispina* var. *mutabilis*; e y f corresponden al taxón *Erioseye chilensis* var. *albidiflora* y g y h corresponden al taxón *Erioseye chilensis*. Se grafica la media (barras) y desviación estándar (líneas).....23

Figura II.1. Ilustración de los rasgos florales medidos para caracterizar la morfología floral. (a) representación de la flor de *Erioseye subgibbosa*. (b) representación de la flor de *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.38

Figura II.2. Fenología floral. a) corresponden a la floración del primer año 2016 de muestreo. b) corresponde a la floración del segundo año 2017 de muestreo. *Erioseye subgibbosa* (azul), *E. curvispina* var. *mutabilis* (amarillo), *E. chilensis* (naranja) y *E. chilensis* var. *albidiflora* (plomo). El eje de las abscisas es el tiempo de floración y el eje de las ordenadas son el porcentaje del número de individuos en flor.....42

Figura II.3. Se muestran los rasgos florales agrupados en dos componentes principales, El color verde representan a *E. subgibbosa*, el color naranja a *E. curvispina* var. *mutabilis*, el color celeste a *E. chilensis* var. *albidiflora* y el color fucsia representan a *E. chilensis*. Cada símbolo hace referencia a un individuo.....46

Figura II.4. Curva de acumulación de especie de los taxones del genero *Erioseye*. a) año 2016. b) año 2017. *Erioseye chilensis* (rojo), *Erioseye chilensis* var. *albidiflora* (verde), *Erioseye curvispina* var. *mutabilis* (azul), *Erioseye subgibbosa* (morado). El eje de las abscisas indica el esfuerzo de muestreo efectuado (n ; unidades de esfuerzo). El eje de las ordenadas indica el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado (S_n). Línea continua indica interpolación y la línea punteada indica extrapolación a 100 muestras. La sombra muestra el intervalo de confianza del 95% para cada taxón de cactus.....48

Figura II.5. Producción de frutos (cuadros de la izquierda) y número de semillas (cuadros de la derecha) bajo dos tratamiento de polinización. a y b *Erioseye subgibbosa*. c y b *Erioseye curvispina* var. *mutabilis*. El eje de las abscisas indica los tratamientos (“control”, “cruce polen-interespecífico”). El eje de las ordenadas indica los frutos/semillas obtenidos. La barra indica la media y la línea indica la desviación estándar.....49

LISTA DE ANEXOS

- Anexo 1. Número de semillas bajo cuatro tratamientos de polinización. (a) *Eriosyce chilensis* y (b) *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora*. El eje de las abscisas indica los tratamientos. El eje de las ordenadas indica el número de semillas obtenidas. La barra indica la media y las líneas la desviación estándar. El tratamiento Auto-polinización manual consiste en que a las flores focales de los taxones se les coloca polen proveniente de sí misma, luego de aplicar el polen fueron tapadas con tul.....69
- Anexo 2: Riqueza de especies en los cuatro taxones registrados durante los avistamientos.....70
- Anexo 3: Datos del número de muestra, estimado de Riqueza y Shannon, error estándar, intervalos de confianza de cada taxones de estudio en los dos periodos de muestreo (2016-2017).....72



1. RESUMEN

Los sistemas de polinización pueden considerarse nichos ecológicos para las plantas, denominados “nicho de polinización”, el cual, esta interacción entre la planta y polinizadores animales trae como consecuencia la evolución de la diversidad floral a través de interacciones especializadas entre las flores y sus polinizadores. El éxito reproductivo de las plantas está ligado con el nicho de polinización, en el caso que la polinización sea biótica, en la atracción y la manipulación de los visitantes florales, lo que a su vez, las plantas y sus polinizadores, están afectados por las condiciones ambientales de la localidad. Como los polinizadores animales pueden ejercer una selección en los rasgos florales, se ha planteado la hipótesis que la innovación evolutiva de las flores está relacionada con asociaciones especializadas con animales para la polinización y que estas asociaciones conduzcan a la divergencia. El nicho de polinización es una dimensión importante del nicho ecológico de angiospermas siendo el 87,5% de ellas que requieren de algún vector animal que mueva los gametos masculinos entre las flores. Sus componentes esenciales son la fenología floral (e.g. tiempo de antesis), ensamble de visitantes florales (grupo de animales que visitan las flores), morfología floral y sistema reproductivo, son variables producto de la interacción planta-animal, encontrándonos con plantas visitadas por diversos visitantes florales a plantas siendo visitadas por una especie de visitante floral. El solapamiento del nicho de polinización entre especies que coexisten simpátricamente podría ocasionar que las barreras reproductivas sean débiles, al compartir un vector que mueva los gametos masculinos, dando la oportunidad de formar híbridos. En este estudio hipotetizamos: i) que las cactáceas tienen grados de auto-incompatibilidad, por lo que requieren de vectores animales para mover los gametos masculinos entre flores y ii) que el solapamiento de algún componente del nicho de polinización entre especies simpátricas puede generar la oportunidad de formar híbridos por causa de barreras precigótico blandas, por lo que tienen el potencial de cruzarse. Este estudio se llevó a cabo en un bosque esclerófilo costero ubicado entre la Bahía de Pichidangui y la Península de Los Molles, Chile central. Para evaluar el nicho de polinización se estudiaron cuatro taxones del género *Eriosyce* Phil. seleccionando parches densos de individuos, realizando experimentos de sistemas reproductivos, mediciones de rasgos florales, periodo de antesis, avistamiento y recolecta de visitantes florales, en dos años consecutivos (2016 y 2017). Los taxones estudiados fueron *Eriosyce subgibbosa* (Haw.) Katt., *E. curvispina* var. *mutabilis* (F.Ritter) Katt., *E. chilensis* (Hildm ex K.Schum.) Katt. y *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora* Katt., siendo estos dos últimos híbridos putativo del cruzamiento de los dos primeros. Los resultados indicaron que estos taxones son visitados por distintos polinizadores, *E. subgibbosa* es visitado por abejas y el picaflor gigante *Patagona gigas* Vieillot, mientras que *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son visitados exclusivamente por insectos. Se registró un bajo solapamiento en el periodo de antesis.

Eriosyce chilensis y *E. chilensis* var. *albidiflora* poseen una morfología floral similar a *E. curvispina* var. *mutabilis*. Los taxones parentales putativos comparten al menos un visitante floral, el cual fue una especie de abeja, *Dialictus* sp. 1. los experimentos de polinización interespecíficos indicaron que al menos uno de los parentales putativos (*E. curvispina* var. *mutabilis*) generó semillas al recibir polen proveniente del otro parental putativo (*E. subgibbosa*), esto podría abrir la oportunidad de generar híbridos por cruzamiento interespecíficos. Si bien el sistema reproductivo es exógamo, se observó que la autogamia aporta a la reproducción, sugiriendo que estos cactus poseen mecanismos mixtos que aumentan el éxito reproductivo cuando los polinizadores son escasos. Nuestros resultados sugieren que existe el potencial de intercambio de gametos masculinos entre los taxones estudiados y el relajo de las barreras reproductivas, lo que favorecería la generación de híbridos.

Palabras claves: interacción mutualista, cactus, abejas nativas, hibridismo.

2. ABSTRACT

Pollination systems can be considered ecological niches for plants, called "pollination niche", which, this interaction between the plant and animal pollinators brings as a consequence the evolution of floral diversity through specialized interactions between flowers and their pollinators. The reproductive success of the plants is linked to the pollination niche, in the event that pollination is biotic, in the attraction and manipulation of floral visitors, which, in turn, plants and their pollinators are affected by environmental conditions of the locality. As animal pollinators can select from floral traits, it has been hypothesized that the evolutionary innovation of flowers is related to specialized associations with animals for pollination and that these associations lead to divergence. The pollination niche is an important dimension of the ecological niche of angiosperms being 87.5% of them that require some animal vector that moves the male gametes between the flowers. Its essential components are floral phenology (eg anthesis time), assemblage of floral visitors (group of animals that visit the flowers), floral morphology and reproductive system, are variables product of plant-animal interaction, finding plants visited by diverse floral visitors to plants being visited by a kind of floral visitor. The overlap of the pollination niche between species that coexist sympatrically could cause reproductive barriers to be weak, by sharing a vector that moves the male gametes, giving the opportunity to form hybrids. In this study we hypothesized: i) that cacti have degrees of self-incompatibility, so they require animal vectors to move male gametes between flowers and ii) that overlapping some component of the pollination niche between sympatric species can generate opportunity to form hybrids because of soft precigótico barriers, reason why they have the potential to cross themselves. This study was carried out in a coastal sclerophyllous forest located between the Bay of Pichidangui and the Peninsula of Los Molles, central Chile. To evaluate the pollination niche,

four taxa of the genus *Eriosyce* Phil were studied. selecting dense patches of individuals, performing experiments on reproductive systems, measurements of floral features, anthesis, sighting and gathering of floral visitors, in two consecutive years (2016 and 2017). The taxa studied were *Eriosyce subgibbosa* (Haw.) Katt., *E. curvispina* var. *mutabilis* (F.Ritter) Katt., *E. chilensis* (Hildm ex K.Schum.) Katt. and *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora* Katt., being these two hybrids putative of the crossing of the first two. The results indicated that these taxa are visited by different pollinators, *E. subgibbosa* is visited by bees and the giant hummingbird *Patagona gigas* Vieillot, while *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* and *E. chilensis* var. *albidiflora* are visited exclusively by insects. There was a low overlap in the anthesis period. *Eriosyce chilensis* and *E. chilensis* var. *albidiflora* possess a floral morphology similar to *E. curvispina* var. *mutabilis*. The putative parental taxa share at least one floral visitor, which was a species of bee, *Dialictus* sp. 1. Interspecific pollination experiments indicated that at least one putative parent (*E. curvispina* var. *mutabilis*) generated seeds when receiving pollen from the other putative parent (*E. subgibbosa*), this could open the opportunity to generate hybrids by crossing interspecific. Although the reproductive system is exogamous, it was observed that autogamy contributes to reproduction, suggesting that these cacti have mixed mechanisms that increase reproductive success when pollinators are scarce. Our results suggest that there is the potential for exchange of male gametes between taxa studied and the relaxation of reproductive barriers, which would favor the generation of hybrids.

Keywords: mutualistic interaction, cactus, native bees, hybridism.

3. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las angiospermas son el grupo más diverso de plantas terrestres en la actualidad (Dafni 1992). Esta alta diversidad estaría fuertemente relacionada con la polinización biótica, puesto que el 87,5 % de las especies dependen de vectores animales para su fecundación (Ollerton *et al.* 2011). Esta interacción planta-polinizador es una relación mutualista (Mitchell *et al.* 2009), en la cual los visitantes florales obtienen diversos tipos de beneficios desde las flores, como néctar, polen, resinas, aceite, refugio y materiales para la construcción de sus nidos (Dafni 1992). A su vez, el beneficio para las plantas está asociado con el intercambio de polen permitiendo la reproducción sexual (Vidal & Ramírez 2005).

Las angiospermas presentan diferentes mecanismos reproductivos. Uno de los mecanismos es la autogamia (autopolinización), donde la planta acepta gametos masculinos provenientes del mismo individuo. Este mecanismo asegura la reproducción, especialmente en especies con tasas de

polinización bajas (Valerio & Ramírez 2003). El otro extremo corresponde a plantas alógamas (polinización cruzada), que corresponde al rechazo de gametos masculinos provenientes de la misma flor, por lo que necesitan de un vector que traslade los gametos masculinos hacia el gineceo de otra flor (Barrett 1998). Aunque estas plantas alógamas pueden presentar distintos grados de compatibilidad variando de manera continua entre los dos extremos de auto-compatibilidad (Aizen *et al.* 2002; Amorim *et al.* 2013), por lo que es posible encontrar plantas con sistema reproductivo auto-compatible donde un mismo individuo puede autofecundarse, en este caso, los gametos masculinos son movidos por algún vector entre las flores de un mismo individuo (Lloyd 1992; Humaña *et al.* 2008). El otro extremo que podemos encontrar son las plantas con sistema reproductivo auto-incompatible que rechazan los gametos masculinos provenientes de la misma flor o flores del mismo individuo (Baker *et al.* 1997; Finnegan *et al.* 2011; García-Valencia *et al.* 2013), por lo que usualmente requieren de polinizadores animales para trasladar los gametos masculinos de un individuo al gineceo de otro individuo (Badano & Schlumpberger 2001; Ollerton *et al.* 2011). Este hecho ha sugerido una larga historia de interacción entre planta-polinizador y evolución adaptativa en relación con polinizadores eficientes (Rafferty & Ives 2012), refiriéndose esto último a polinizadores que hacen contacto con los órganos reproductivos, anteras y estigma de la flor (“principio del polinizador eficiente” Stebbins 1970). El grupo de polinizadores más grande y diverso son los insectos representando el 67% del total de animales polinizadores (García *et al.* 2016) siendo considerados por su gran eficiencia los más importantes para las plantas (Gottsberger 1990; Lara-Ruiz 2009).

3.2 Sistemas de polinización como parte del nicho ecológico de las angiospermas

Los polinizadores son considerados parte importante del nicho de las plantas, al ser vectores capaces de mover los gametos masculinos entre flores conespecíficas (Duffy & Johnson 2017; Johnson *et al.* 2017). Por lo tanto, los polinizadores pueden ser considerados como un recurso para las plantas (Van der Niet *et al.* 2014). La definición más ampliamente aceptada de nicho ecológico corresponde a la de Hutchinson (1957), donde el nicho corresponde a un hipervolumen de n - dimensiones, donde n representa el conjunto de condiciones y recursos que la especie requiere para vivir, crecer y reproducirse. El conjunto de condiciones y recursos asociados con la polinización exitosa pertenecen a una dimensión del nicho denominado “nicho de polinización” (Gómez *et al.* 2014a; Johnson 2010). Esto genera que las plantas exhiban rasgos florales que atraen a polinizadores y aseguran su reproducción (Gómez *et al.* 2014b; Murúa & Espíndola 2015), atrayendo un subgrupo de los polinizadores disponibles en el área (Dalsgaard *et al.* 2011). Las condiciones desfavorables, como bajas temperaturas, ráfagas de viento, etc, pueden causar una baja frecuencia de polinizadores durante

la floración (Arzabe *et al.* 2018; Medel *et al.* 2018), por lo que las condiciones ambientales que afectan a los polinizadores también afectan el aseguramiento reproductivo de las plantas (Lloyd 1992).

3.3 Clasificación de los sistemas de polinización biótica

Los sistemas de clasificación floral se han desarrollado sobre la base de diferentes interpretaciones (Leppik 1969; Faegri & van der Pijl 1979), donde es común utilizar el concepto de síndrome de polinización como una consecuencia de la adaptación de las plantas a un grupo de polinizadores (Gómez *et al.* 2014b). Estos síndromes de polinización son la interacción entre planta y un animal, en la cual los rasgos florales interactúan con los polinizadores que son atraídos por estos rasgos permitiendo el movimiento de los gametos masculinos hacia el gineceo de la flor que puede estar en el mismo individuo o en uno distinto. Algunos de los rasgos relacionados con los síndromes de polinización son el color de las piezas florales, el tamaño de la corola, la forma de la corola, odorantes y recompensa alimenticias (Sargent & Ackerly 2007). Sin embargo, aunque una especie de planta presente un síndrome de polinización atribuible a la interacción con cierto tipo de polinizador (por ejemplo, la ornitofilia y la atracción de aves), pueden haber más especies visitantes que aquellas predichas exclusivamente por el síndrome floral (Aona *et al.* 2006; Caballero-Martínez *et al.* 2012). Por ello, no bastaría con estudiar la morfología sin evaluar a los visitantes florales para entender el proceso de polinización de una planta. Esta situación sugiere que en general muchas plantas no están especializadas a ningún grupo de polinizadores en particular y, por ello, tendrían sistemas generalistas de polinización (Gómez *et al.* 2014b). En cambio, las plantas con sistemas especialistas de polinización de tipo “llave-cerradura” son visitados por un grupo específico de polinizadores, que puede estar representado por un clado, gremio o una especie en particular (Fenster *et al.* 2004; Vallejo-Marín *et al.* 2010; Willmer 2011; Murúa *et al.* 2014; Murúa & Espíndola 2015).

3.4 Polinizadores como barreras reproductivas

Las plantas con sistemas de polinización generalista y que solapan su antesis podrían generar cruzamientos interespecíficos debido a la existencia de barreras precigóticas débiles (Van der Niet *et al.* 2014). En cambio, en las plantas con sistemas de polinización especializados, las estructuras florales se relacionan estrechamente mediante un acoplamiento estructural con las estructuras del polinizador (ej. tubo floral con la longitud de la probóscide), impidiendo que otros animales accedan a las flores evitando el cruzamiento interespecíficos (Solís-Montero & Vallejo-Marín 2017). Murúa & Espíndola (2015) estudiaron especies de *Calceolaria* L. (Calceolariaceae) junto a sus visitantes florales, encontraron que las estructuras florales (lóbulos) son diferentes entre las especies de este

género, lo que afecto a los visitantes que no podían acceder al aceite y el polen (recompensa floral), ya que observaron que los polinizadores se acoplaban con la morfología floral de la planta. Por lo que los polinizadores, al tener preferencias conductuales, pueden ser una barrera de aislamiento precigótico (Van der Niet *et al.* 2014).

3.5 Las cactáceas y sus visitantes florales

La familia Cactaceae son plantas populares de fácil reconocimiento (por su espinación) y tienen morfologías distintas, en las que aproximadamente 1,600 especies están reconocidas (Nobel 2002), encontrando una gran variedad de formas que ocupan en distintos hábitats (Nyffeler 2002). En cuanto a las flores de los cactus, estas pueden variar en los tonos de los colores, tamaños, formas, (Hoffmann & Walter 2004), fenología floral, tactismos y grados de receptividad (Flores-Martínez *et al.* 2013). Por ejemplo, las flores de los cactus pueden estar abiertas y/o receptivas por un día o por varios días; (Anderson & Brown 2001), se sugiere que la variación de la antesis estarían relacionada con el síndrome de polinización, especialmente cuando existe algún vector polinizador específico (Flores-Martínez *et al.* 2013) que responden a diferentes síndromes o conjuntos de caracteres florales que facilitan la polinización por animales (Walter 2008). En este grupo de plantas se han reportado al menos 31 géneros de cactáceas que presentan sistemas reproductivos auto-incompatibles que no aceptan gametos masculinos de la misma configuración alélica de la planta en el gameto femenino (Nassar *et al.* 1997; McIntosh 2002; Valiente-Banuet *et al.* 2004; Strong & Williamson 2007), requiriendo de algún vector para transportar el polen de un individuo al estigma de la flor de otro individuo (Eggl & Giorgetta 2015). Hay varios reportes donde se habla de la relación planta-animal en cactus (Osborn *et al.* 1988; McIntosh 2005; Nassar *et al.* 2006; Arias & Terrazas 2008; Gomes & Araujo 2015), por ejemplo, Schlumpberger *et al.* (2009) estudió la variación de los rasgos florales de *Echinopsis ancistrophora* Spegazzini observando que las flores más largas son visitadas por polillas a diferencia de flores más cortas que fueron visitadas por abejas diurnas. Ossa & Medel (2011) reportaron que para el cactus *Echinopsis chiloensis* (Colla) H.Friedrich & G.D.Rowley el síndrome de polinización es lábil y depende de la ubicación geográfica de la población estudiada. Schlumpberger & Renner (2012) al estudiar el clado *Echinopsis* sensu lato, encontraron que el clado es polifilético, mucha evolución convergente de los rasgos florales y cambios de polinización de abeja a polilla y viceversa, además de hallar individuos con niveles de diploidía y tetraploidía, lo que sugiere que la hibridación tiene un papel importante en la evolución de los cactus.

3.6 Sistemas de polinización en cactáceas chilenas

Las especies de plantas pertenecientes a la familia Cactáceas en Chile, se caracterizan por un alto grado de endemismo y la necesidad de agentes polinizadores para llevar a cabo su polinización (Guerrero *et al.* 2012). Se han descrito alrededor de 140 especies (Rodríguez *et al.* 2018) con distribución principalmente en la zona norte y central de Chile (Guerrero *et al.* 2011a). En cuanto la interacción de cactus chilenos con sus polinizadores, Pinto (2007) registró para el cactus *Eulychnia iquiquensis* (Schum.) Britton & Rose como agentes polinizadores a dípteros y picaflor de la especie *Rhodopis vesper* Less. Schlumpberger & Badano (2005) registraron visitas de Abejas, avispas y el picaflor gigante *Patagona gigas* Vieillot durante el día y polillas nocturnas durante la noche en el cactus *Echinopsis atacamensis* (Phil.) H.Friedrich & G.D.Rowley subsp. *pasacana* (F.A.C. Weber) G.Navarro. Walter (2010) registró tres especies de abejas pertenecientes al género *Colletes* Latreille, *Neofidelia prófuga* Michener & Moure y *Apis mellifera* Linnaeus, visitando al cactus *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Colla) H. Friedrich y GD Rowley. Y Ossa & Medel (2011) reportan que los visitantes de *Echinopsis chiloensis* fueron siete especies de dípteros, tres especies de coleópteros y una especie de lepidópteros. A pesar de ello, no son claros los procesos de diversificación de esta familia y hay escasos datos de los sistemas de polinización para los cactus chilenos y la implicancia de estos en los procesos evolutivos de los cactus.

Nuestro estudio considera a cuatro taxones de *Eriosyce* Phil. (Figura 1) que solapan sus poblaciones en un área restringida de 17 km² (Figura 2) (Guerrero *et al.* 2011b). Evaluamos los componentes principales del nicho de polinización de estos taxones: fenología floral, morfología floral, sistema reproductivo y ensamble de visitantes florales. *Eriosyce subgibbosa* (Haw.) Katt. (*Eriosyce* sección *Neoporteria*; Figura 1a), presenta una amplia distribución desde la latitud 31° S a la latitud 36° S por la franja costera y tendrían flores auto-incompatibles (Walter 2008). En lo cual se ha sugerido que el síndrome floral de la sección *Neoporteria* calza con el síndrome de polinización ornitófilico, dado que las especies de este grupo tienen flores tubulares que producen néctar con tonalidades rojizas a rosadas-fucsia que son polinizadas por aves (Guerrero *et al.* 2012). El estado de conservación de esta especie está catalogado como menor preocupación (IUCN 2013). *Eriosyce chilensis* (Hild. Ex K. Schum.) Katt. (*Eriosyce* sección *Neoporteria*; Figura 1b) y *E. chilensis* var. *albidiflora* (F. Ritter) Katt. (*Eriosyce* sección *Neoporteria*; Figura 1c), se distribuyen en la latitud 32° S por la franja costera, aunque sus flores tienen forma de embudo y de tonalidades fucsia a blanquecina, latitudinalmente (Guerrero *et al.* 2011b). La especie se encuentra en peligro crítico de extinción (CR) efecto de la destrucción del hábitat (IUCN 2013). *Eriosyce curvispina* (Bertero ex Colla) var. *mutabilis* (F. Ritter) Katt. (*Eriosyce* sección *Horridocactus*; Figura 1d), se distribuye en la latitud 32° S desde la zona costera hasta la cordillera. Este grupo posee flores más grandes y de corola en forma de embudo (Ritter 1980). El estado de conservación de esta especie está catalogado como vulnerable (IUCN

2013). En cuando a la diferenciación de rasgos florales de estos taxones, *E. subgibbosa* tiene rasgos florales diferentes a *E. curvispina* var. *mutabilis*. En el caso de encontrar un solapamiento en sus nichos de polinización nos podría indicar que aunque tengan rasgos florales distintos pueden estar atrayendo a similares polinizadores, lo que da la posibilidad que ocurran cruces interespecíficos entre estos cactus. Por lo que es razonable pensar que en el pasado pudieron compartir polinizadores y generar híbridos putativos. Los otros taxones, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* presentan características intermedias a los otros taxones mencionados, por lo que se ha especulado que podrían tener un origen híbrido por medio del cruce interespecíficos.

Dado que los taxones estudiados habitan simpátricamente, planteamos que el solapamiento del nicho de polinización entre especies simpátricas podría estar generando oportunidades ecológicas y evolutivas para las especies. Para esto se debe cumplir las siguientes predicciones: (1) los taxones solapan sus fenologías florales, tienen rasgos florales que atraen a similares polinizadores. (2) y sus sistemas reproductivos requieren de polinizadores para trasladar los gametos masculinos entre las flores.



Figura 1. Taxones incluidos en este estudio, (a), *Eriosyce subgibbosa* un cactus con corola tubular y coloración rosado/fucsia; (b), *E. chilensis* con una corola en forma de embudo y coloración rosado/fucsia; (c), *E. chilensis* var *albidiflora* presenta coloración amarillo-rojiza; (d), *E. curvispina* var *mutabilis* tiene flores en forma de embudo y coloración amarillo-rojiza (Fotografías: Pablo Guerrero).

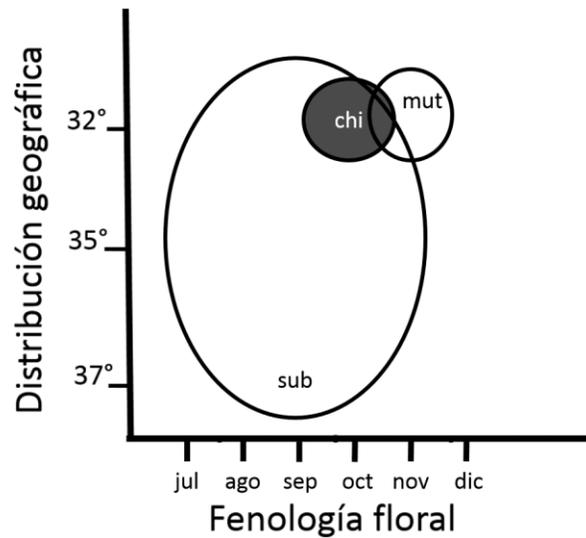


Figura 2. Esquema del solapamiento de la distribución geográfica latitudinal y la fenología floral (meses del año) de *Eriogyne subgibbosa* (sub), *E. curvispina* var. *mutabilis* (mut) y *Eriogyne chilensis* (chi).

Esta tesis presenta dos estudios los cuales se dividieron en dos capítulos; el primer capítulo se analiza el sistema reproductivo por medio de experimentos de polinización y se registra la tasa de visita e identidad de los visitantes florales para cada uno de los taxones. En el segundo capítulo, se estudió el nicho de polinización de los cuatro taxones focales para evaluar si alguno de estos componentes del nicho de polinización se solapa, pudiendo generar la posibilidad de formar híbridos producto de barreras reproductivas blandas.

4. Capítulo I Sistema reproductivo de cuatro taxones del género *Eriosyce* en Chile central y sus visitantes florales

4.1. RESUMEN

Las plantas tienen distintos grados de compatibilidad genética para aceptar o rechazar gametos masculinos provenientes de sí misma o de otras especies. En la cual se presentan dos extremos de compatibilidad, especies completamente auto-compatibles que pueden autopolinizarse y especies completamente auto-incompatibles, éstas rechazan los gametos masculinos provenientes del mismo individuo, aceptando solo gametos masculinos provenientes de otros individuos (diferente configuración alélica). Las especies de la familia cactáceas son plantas mayoritariamente auto-incompatibles, requiriendo de algún vector animal para ser polinizadas. En este capítulo se estudiaron los sistemas reproductivos de cuatro taxones de *Eriosyce* y se determinaron los visitantes florales. Muestreando parches de poblaciones densas de individuos, realizando experimentos de polinización, avistamiento y recolección de visitantes florales, en dos años consecutivos (2016 - 2017) estudiando los taxones *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. Los resultados indicaron que *E. subgibbosa* es visitado por abejas y el picaflor gigante *Patagona gigas*. *Eriosyce curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son visitados por insectos. Si bien el sistema reproductivo es exógamo, se observó que la autogamia aporta a la reproducción, sugiriendo que estos cactus poseen mecanismos para el éxito reproductivo cuando los polinizadores son escasos.

4.2. INTRODUCCIÓN

Las flores tienen diferentes mecanismos para movilizar los gametos masculinos (polen) de una flor a otra y que este sea depositado en el gineceo (Barrett 1998). Frente a esto, las plantas tienen distintos grados de compatibilidad que son determinados por la receptibilidad del gameto masculino en el gineceo, siendo uno de estos los sistemas auto-compatibles, donde el gineceo acepta los gametos masculinos del mismo individuo (Baker *et al.* 1997). Ese sistema podría evolucionar por una baja frecuencia de los agentes polinizadores o por tasas altas de mortalidad en la población (Lande & Schemske 1985). En los sistemas auto-incompatibles, que son los más comunes, las plantas son incapaces de producir cigotos después de la autopolinización (Jiménez-Durán & Cruz-García 2011; García-Valencia *et al.* 2013), porque en el gineceo existe un rechazo de los gametos masculinos si provienen del mismo individuo, pero acepta gametos masculinos provenientes de otros individuos (Luangsuwalai *et al.* 2013). Esta incompatibilidad impide que la planta se auto-fecunde por un

proceso de reconocimiento y rechazo bioquímico, inhibiendo los gametos masculinos en el estigma o en el estilo (Baker *et al.* 1997; Vallejo-Marín 2007). Esta compatibilidad reproductiva de una planta exhibe grados intermedios de compatibilidad, donde hay plantas que se pueden autopolinizar y a la vez, ser polinizadas de manera cruzada (Humaña *et al.* 2008; Flores-Martínez *et al.* 2013). En que el éxito reproductivo de las plantas está vinculado con la disponibilidad de los polinizadores (Walter 2008), incrementándose en el caso de que los polinizadores estén disponibles o dependiendo de mecanismos que aseguren el movimiento exitoso de los gametos masculinos al gineceo cuando los polinizadores son escasos (Carvalho & Medel 2010). Strong & Williamson (2007) mencionan que se han reportado al menos 31 géneros de cactus con sistemas reproductivos auto-incompatibles, requiriendo de vectores animales como murciélagos, aves o insectos para polinizarse (Weiss *et al.* 1994). Algunas especies han desarrollado estrategias para mitigar la falta de polinizadores, por ejemplo, periodos de anthesis (cuando la flor está abierta y receptiva) escalonadas, o sea, que las plantas florecen no conjuntamente, para reducir la competencia por polinizadores (Pascarella 2007), el aumentar de la probabilidad de recibir visitas al prolongar la floración (Weiss *et al.* 1994; Valiente-Banuet *et al.* 1997; Gorostiague & Ortega-Baes 2017). Otra manera de mitigar la falta de polinizadores y garantizar el éxito reproductivo es presentar compatibilidad intermedia, plantas que se cruzan puedan autopolinizarse y viceversa, bajo condiciones que disminuyan las tasas de visitas de los polinizadores denominados “sistemas reproductivos mixtos” (Sahley 1996; Arzabe *et al.* 2018).

Eriosyce sensu lato es un diverso género de cactáceas sudamericano que pertenece a la tribu Notocactaeae y se distribuye en Argentina, Perú y Chile. Específicamente en Chile, su distribución geográfica se extiende entre los 18° S y 36° S, con la mayor riqueza de especies concentrada en elevaciones más bajas (< 1000 m s.n.m) y latitudes medias (entre 25° S y 28° S) (Guerrero *et al.* 2011a). Son cactus con tallos subglobulares a globulares y/o elongados, variables en crecimiento, tamaño, formas, número de espinas, color de las flores y longitud del tubo floral (Katterman 1994). Este género se divide en siete subsecciones (Guerrero *et al.* 2019).

Dado que se han reportado cactus con sistemas reproductivos auto-incompatibles requiriendo de algún vector que traslade los gametos masculinos entre las flores, el sistema reproductivo de los taxones *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. subgibbosa*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* es auto-incompatible y requieren de vectores que muevan los gametos masculinos entre sus flores por el cual aseguran su éxito reproductivo. Para esto se debe cumplir las siguientes predicciones; (1) la mayor producción de semillas se produce en los experimentos de cruzamiento de gametos masculinos comparado al tratamiento autopolinización. (2) estos taxones son visitados por polinizadores bióticos.

Objetivo general

Determinar el sistema reproductivo y el ensamble de visitantes florales de *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.

Objetivos específicos

(1) Determinar el sistema reproductivo y comparar la producción de semillas por medio de experimentos de polinización en los taxones *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.

(2) Identificar los visitantes florales y evaluar la frecuencia de visita de cada visitante floral en los taxones *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.

4.3 METODOLOGIA

4.3.1. Zona de estudio

La investigación se realizó en la franja costera delimitada por la localidad de Pichidangui (-31.584° S, -71.562° W) y Los Molles (-32.916° S, -71.502° W), en Chile central. El área de estudio se encuentra en un bosque esclerófilo costero, dominan especies adaptadas a condiciones xéricas tipo mediterráneo (Luebert & Pliscoff 2006). La vegetación de la zona de estudio está dominada por los arbustos *Lithraea caustica* (Molina) Hook. et Arn (Sapindales; Anacardiaceae), *Pouteria splendens* (A.DC.) Kuntze (Ericales; Sapotaceae), *Fuchsia lycioides* Andrews (Myrtales; Onagraceae) y especies del género *Puya* Molina (Poales; Bromeliaceae). Además coexisten elementos sub-arbustivos y herbáceos dominados por *Bahia ambrosioides* Lag (Asterales; Asteraceae), *Echinopsis chiloensis* (Colla) H.Friedrich & G.D.Rowley (Caryophyllidae; Cactaceae), *Eulychnia castanea* Phil. (Caryophyllidae; Cactaceae), *Haplopappus* spp. (Asterales; Asteraceae) y *Nolana* spp. (Solanales; Solanaceae) (Luebert & Pliscoff 2006). En el área de estudio se han registrado 199 especies nativas de las cuales 125 son endémicas de Chile, en que se han registrado especies que están categorizadas como vulnerables (Squeo *et al.* 2001). Esta zona está considerada como un sitio prioritario para la conservación (Muñoz *et al.* 1996, Squeo *et al.* 2001); el sector sur de Pichidangui mantiene las principales poblaciones de *Pouteria splendens* y *Eriogyne chilensis*, la cual está en categoría de peligro (MMA 2017) y en peligro crítico (IUCN 2013) por destrucción del hábitat, tener un área de ocupación reducido, aproximadamente de 45 km² y no encontrarse en áreas protegidas.

4.3.3. Sistema reproductivo

Para determinar la compatibilidad reproductiva de *E. subgibbosa*, *E. chilensis* var. *albidiflora*, *E. chilensis* y *E. curvispina* var. *mutabilis* y evaluar su dependencia de vectores animales para

polinizarse, se realizaron experimentos de polinización en los periodos de su máxima floración (*E. subgibbosa* = agosto, *E. chilensis* y *E. chilensis* var *albidiflora* = octubre, *E. curvispina* var. *mutabilis* = noviembre). Para esto, se marcaron 65 individuos de cada especie que presentaban yemas florales. Estos individuos fueron monitoreados diariamente y las yemas florales fueron cubiertas con una tela tipo “tul” de 15 × 20 cm para evitar la entrada de polinizadores a las flores. A medida que sus flores alcanzaban la madurez, se le aplicó uno de los siguientes tratamientos: (1) control, sin manipulación, (2) auto-polinización automática, las flores se mantuvieron tapadas con tul (3) polinización cruzada manual, se depositó sobre el estigma receptivo polen de distintos individuos recolectados anteriormente. Al terminar de aplicar los granos de polen, las flores fueron tapadas con tul nuevamente para asegurar que no sean visitadas. La receptibilidad del estigma se evaluó aplicando unas gotas de agua oxigenada (10 %) sobre el estigma, la formación de burbujas se tomo como medida de receptibilidad. En todos los tratamientos se evaluó: la producción de frutos y el número de semillas por fruto.

Las diferencias en la producción del set de frutos y semillas de los cuatro taxones se analizaron mediante un análisis no paramétrico, utilizando el test de Kruskal-Wallis, que evalúa si los grupos (tratamientos) son similares o diferentes. Usando la función `kruskal.test` del paquete `stats` (R Core Team and contributors worldwide) en R Statistical Software (R Core Team 2017). Si se encuentran diferencias significativas en los tratamientos, se evaluaron cuáles son las medidas que difieren usando el test de Wilcoxon que compara el rango medio de los tratamientos relacionados y determina si existen diferencias entre ellas, usando la función `pairwise.wilcox.test` del paquete `stats` en R. Además se evaluó el grado de auto-incompatibilidad de los taxones estudiados a través del índice de auto-incompatibilidad (ISI) (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978). Los valores de este índice varían entre 0 (completamente auto-incompatibles) y 1 (completamente auto-compatibles). El ISI se calculó dividiendo el número de semillas producidas por el tratamiento auto-polinización por el número de semillas producidas por el tratamiento polinización cruzada manual. Las especies auto-compatibles o parcialmente auto-compatibles (SC) se encuentran entre los valores 0,30 y 1. Por debajo de los valores 0,30 las especies se consideran auto-incompatibles (SI).

4.3.4. Registro de visitantes florales

Se realizaron campañas de observación en parches con abundantes individuos florecidos. Las observaciones fueron realizadas en periodos continuos de tiempo, que variaron de acuerdo a la especie focal estudiada; en *E. subgibbosa* se observaron en tres intervalos: entre 8:00 a 10:00 am, 12:00 hasta las 15:00 pm y en la tarde de 17:00 a 20:00 pm. En *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* las observaciones se realizaron entre 12:00 hasta las 15:00 pm. Todas las especies fueron observadas

durante tres días consecutivos. En el momento de las observaciones se registraron los visitantes florales anotando la hora de inicio y fin del intervalo, la hora de llegada del visitante floral, su identidad al nivel taxonómico de orden, el comportamiento del visitante floral, esto es si entra a la flor, tocan las anteras y/o el estigma o solo se posa en los tépalos. Debido a lo anterior, se registró a los visitantes florales que entran a la flor y además tocan sus estructuras reproductivas. Los visitantes florales fueron recolectados en tubos para trasladarlos al laboratorio para así poder determinarlos a su nivel taxonómico más específico, utilizando una lupa Binocular Zoom Microscopio Con Brazo lateral. Para identificar a las especies de insectos recolectadas, se utilizaron claves taxonómicas (Chiappa *et al.* 1990; Montalva & Ruz 2010). Además, se tuvo la colaboración de una especialista en abejas (Luisa Ruz) para corroborar las identidades de los ejemplares recolectados.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Sistema reproductivo

Todos los taxones tuvieron una producción de frutos y semillas en el tratamiento de polinización cruzada manual (Figura I.1). *Eriosyce subgibbosa* tuvo diferencias, en el número de frutos producidos ($X^2 = 14,368$; $P < 0,002$; Figura I.1a; Tabla I.1), en el número de semillas producidas ($x^2 = 14,36$; $P < 0,0021$, Figura I.1b; Tabla I.1). El tratamiento de polinización cruzada manual obtuvo un mayor número de semillas que el tratamiento auto-polinización, siendo incluso mayor al grupo control ($p < 0,034$). El grado de auto-incompatibilidad obtenido para *E. subgibbosa* fue (ISI= 0,01), encontrando una producción marginal de semillas en el tratamiento auto-polinización manual (Tabla I.1b). En el caso de *E. curvispina* var. *mutabilis* no hubo diferencias en el número de frutos, ni de semillas ($X^2 = 0,7$; $P = 0,871$; Tabla I.1). El grado de auto-incompatibilidad obtenido para esta especie es de 0,9. En *E. chilensis* se encontraron diferencias en los experimentos de polinización, en el número de frutos ($x^2 = 19,15$; $P < 0,001$; Figura I.1g), el número de semilla también varió ($X^2 = 21,16$; $P < 0,001$; Figura I.1h). El tratamiento con mayor número de semillas fue el control (Figura I.1h), en el tratamiento auto-polinización no se obtuvo desarrollo de fruto ni de semillas. Las diferencias se encontraron entre los tratamientos control y la polinización cruzada manual ($p < 0,001$). Este taxón presentó un grado de auto-incompatibilidad correspondiente a 0,2. El taxón *E. chilensis* var. *albidiflora* tuvo diferencias en la producción de frutos ($x^2 = 23,55$; $P < 0,001$; Figura I.1e) y de semillas ($x^2 = 28,45$; $P < 0,001$; Figura I.1f). La producción con mayor número de semillas fue en el control (Figura I.1f), en el tratamiento auto-polinización no se obtuvo desarrollo de fruto ni semillas. Se encontraron diferencias ($p < 0,01$) en los tratamientos control y la polinización cruzada manual. El

grado de auto-incompatibilidad para este cactus en de 0,07. Ambos taxones generaron una producción marginal de semillas en el tratamiento auto-polinización manual (Anexo 1).

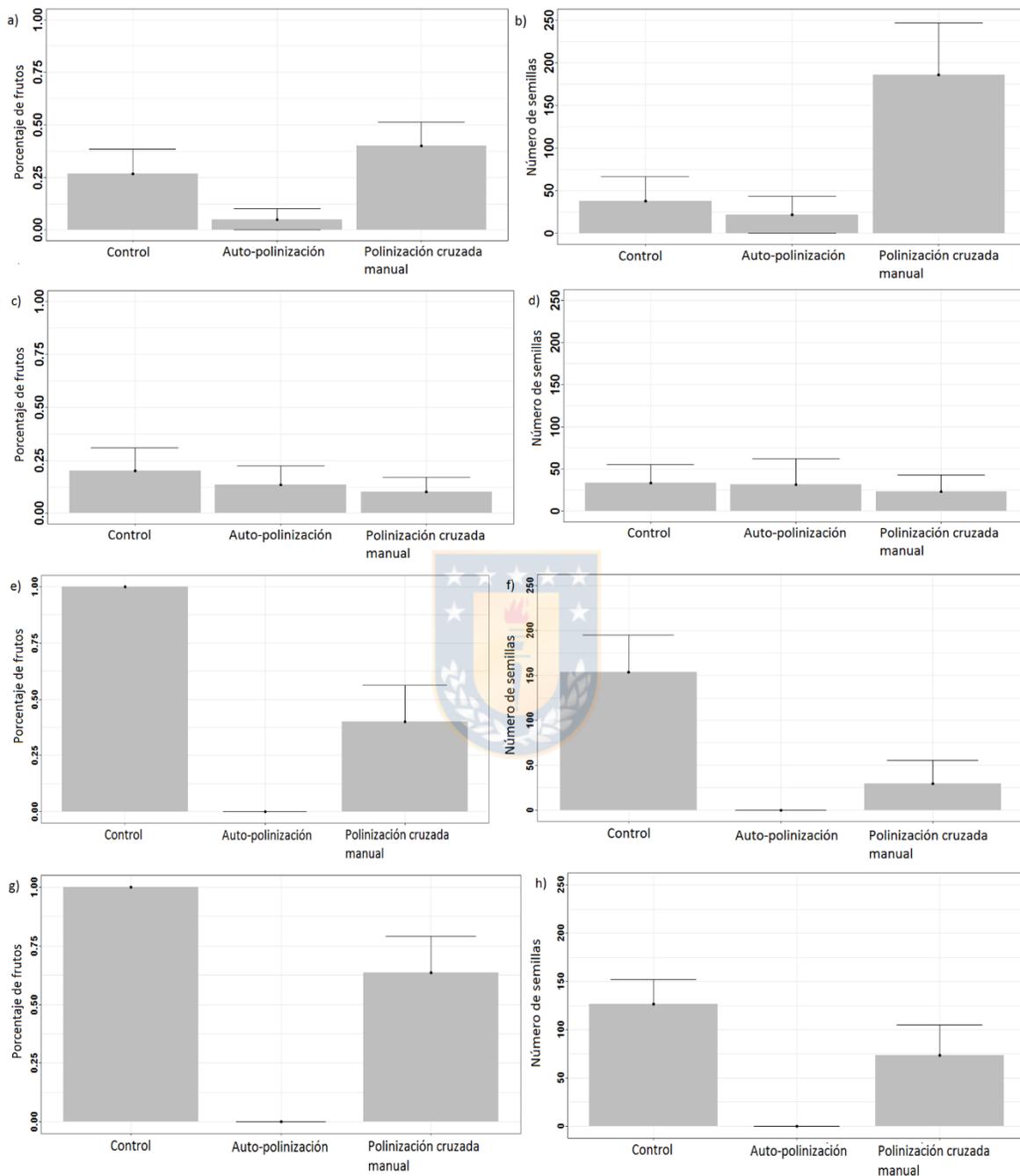


Figura I.1 Producción de frutos (izquierda) y número de semillas (derecha) bajo tres tratamientos de polinización, donde a y b corresponden al taxón *Eriosyce subgibbosa*; c y d corresponden al taxón *Eriosyce curvispina* var. *mutabilis*; e y f corresponden al taxón *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora* y g

y h corresponden al taxón *Eriogyne chilensis*. Se grafica la media (barras) y desviación estándar (líneas).

Tabla I.1 Producción de frutos y semillas por tratamiento.

Taxones	Tratamiento	fruto	Semilla
<i>E. subgibbosa</i>	Control (n = 15)	0,26 ± 37,93	0,45 ± 110,84
	Auto-polinización (n = 20)	0,05 ± 21,8	0,22 ± 97,49
	Polinización cruzada manual (n = 20)	0,4 ± 185,5	0,5 ± 272,64
<i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	Control (n = 15)	0,2 ± 33,26	0,41 ± 85,04
	Auto-polinización (n = 15)	0,13 ± 31,33	0,35 ± 118,88
	Polinización cruzada manual (n = 20)	0,1 ± 23,25	0,3 ± 88,12
<i>E. chilensis</i>	Control (n = 8)	1 ± 126,62	0 ± 71,18
	Auto-polinización (n = 11)	0 ± 0	0 ± 0
	Polinización cruzada manual (n = 11)	0,63 ± 73,63	0,5 ± 103,74
<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	Control (n = 11)	1 ± 154	0 ± 136,13
	Auto-polinización (n = 13)	0 ± 0	0 ± 0
	Polinización cruzada manual (n = 10)	0,4 ± 29,5	0,51 ± 81,28

4.4.2 Ensamble de visitantes florales

Se encontraron un total de 15 especies de abejas visitando a los cactus focales, aunque entre los dos años de muestreo las visitas de estas abejas vario en sus frecuencias. Se encontraron otros insectos

como Coleopteros y Dipteros visitando a los cactus, aunque estos insectos, si bien algunos tenían polen en sus cuerpos, estos nunca se observo un comportamiento de dirigirse al estigma (Anexo 2).

Se encontró que *E. subgibbosa* tuvo como polinizadores al picaflor gigante *Patagona gigas* y a Himenóptera, específicamente a Apoidea, como por ejemplo *Dialictus* sp. 1, *Caenohalictus cyanopygus* Rojas & Toro 2000 y *Caenohalictus rostraticeps* Friese, al menos en un año (Tabla I.2). La frecuencia relativa de las visitas realizadas de *Patagona gigas* en *E. subgibbosa* no fue menor al 80% (Tabla I.2) de las visitas totales entre los años 2016= 80% y 2017= 85%. En el caso de las Apoidea, las especies encontradas variaron su presencia durante los dos años. Para el año 2016, *E. subgibbosa* recibió visitas de tres especies de abeja, la frecuencia relativa no fue menor al 12 % de las visitas totales. Para el año 2017 *E. subgibbosa* solo fue visitado por *Dialictus* sp. 1.

Los taxones *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* tuvieron como polinizadores a Himenóptera específicamente a Apoidea el resto, Coleóptera, Díptera y un grupo de Himenóptera, Formicidae, son considerados como visitantes florales al no observar cargas de polen en sus cuerpos y tener comportamiento de tocar el estigma.

Las visitas realizadas a *E. curvispina* var. *mutabilis* difirieron en la frecuencia y la abundancia entre los dos años. Para el año 2016, *E. curvispina* var. *mutabilis* recibió visitas de siete especies de abejas (*Anthrenoides* sp. 1, *Liphantus* sp. 1, *Diadasia chilensis* (Spinola), *Chilicola mantagua* Toro and Moldenke, *Chilicola* sp. 1, *Dialictus* sp. 1 y *Trichothurgus dubius* Sichel) (Tabla I.2). De las cuales las especies de abejas *Liphantus* sp. 1 y *Dialictus* sp. 1 fueron las que visitaron más a *E. curvispina* var. *mutabilis* (Tabla I.2). Para el año 2017, seis especies visitaron a *E. curvispina* var. *mutabilis* (*Trichothurgus dubius*, *Dialictus* sp. 1, *Caenohalictus* sp. 1, *Chilicola* sp. 1, *Alloscirtetica lanosa* Urban, *Anthrenoides* sp.1). Siendo *Anthrenoides* sp.1 la abeja que más visito a *E. curvispina* var. *mutabilis*. En el caso de *E. chilensis*, este cactus recibió la visita de cuatro especies de abeja (*Anthrenoides* sp. 1, *Liphantus* sp. 1, *Chilicola* sp. 1 y *Trichothurgus dubius*). Siendo las más frecuentes las especies *Anthrenoides* sp. 1, *Liphantus* sp. 1 en el año 2016. Para el año 2017 *E. chilensis* fue visitado por ocho especies de abeja (*Anthrenoides* sp. 1, *Liphantus* sp. 1, *Chilicola* sp. 1, *Xenochilicola diminuta* Toro & Moldenke, *Caenohalictus rostraticeps*, *Corynura herbsti*, *Dialictus* sp. 2 y *Trichothurgus dubius*). Y la especie de abeja que visito mayormente a *E. chilensis* fue *Liphantus* sp. 1 (Tabla I.2). En cambio, *E. chilensis* var. *albidiflora* fue visitado por siete especies de abeja (*Anthrenoides* sp. 1, *Liphantus* sp. 1, *Apis mellifera* L., *Chilicola* sp. 1, *Caenohalictus rostraticeps*, *Dialictus* sp. 1 y *Trichothurgus dubius*) en el año 2016. En el año 2017 *E. chilensis* var. *albidiflora* fue visitado por tres especies de abeja (*Dialictus* sp. 1, *Anthrenoides* sp. 1 y *Liphantus* sp. 1). Siendo *Anthrenoides* sp. 1 y *Liphantus* sp. 1 las que más visitaron a este cactus en ambos años.

Además se observó que entre las abejas hay especies que visitan a más taxones focales, como por ejemplo *Dialictus* sp. 1 que visito a *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. O *Anthrenoides* sp. 1 que visito a *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.

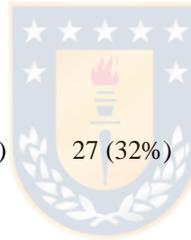
Los datos obtenidos por la especialista nos indicaron que entre las especies de abejas que visitan a los cactus focales se encuentran especies no descritas hasta el momento, como *Anthrenoides* sp. 1, *Liphantus* sp. 1, *Chilicola* sp. 1, *Caenohalictus* sp. 1, *Dialictus* sp. 1 y *Dialictus* sp. 2.



Tabla I.2 Frecuencia relativa de los visitantes florales (%) registrados en los taxones de cactus costeros de Chile central por dos años consecutivos de muestreo. *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis*, *E. chilensis* var. *albidiflora*.

Subfamilia	Especies	Frecuencia relative por taxones (%)							
		<i>Eriosyce subgibbosa</i>		<i>Eriosyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>		<i>Eriosyce chilensis</i>		<i>Eriosyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	
		2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
Trochilinae	<i>Patagonas gigas</i> Picaflor gigante Vieillot	40 (80%)	12 (86%)						
Andrenidae	<i>Anthrenoides</i> sp. 1			2 (2%)	91 (77%)	14 (44%)	6 (8%)	13 (41%)	25 (26%)
Andrenidae	<i>Liphantus</i> sp. 1			30 (41%)		13 (41%)	52 (70%)	12 (38%)	70 (73%)
Apidae	<i>Alloscirtetica lanosa</i> Urban				3 (3%)				
Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus							3 (9%)	
Apidae	<i>Diadasia chilensis</i> Spinola			1 (1%)					
Colletidae	<i>Chilicola mantagua</i> Toro & Moldenke			8 (9%)					
Colletidae	<i>Chilicola</i> sp. 1			11 (13%)	2 (2%)	3 (9%)	9 (12%)	1 (3%)	

Colletidae	<i>Xenochilicola diminuta</i> Toro & Moldenke							1 (1%)	
Halictidae	<i>Caenohalictus cyanopygus</i> Rojas & Toro	1 (2%)							
Halictidae	<i>Caenohalictus rostraticeps</i> Friese	3 (6%)					2 (3%)	1 (3%)	
Halictidae	<i>Caenohalictus</i> sp. 1				7 (6%)				
Halictidae	<i>Corynura herbsti</i> Alfken						1 (1%)		
Halictidae	<i>Dialictus</i> sp. 1	6 (12%)	2 (14%)	27 (32%)	13 (11%)			1 (3%)	1 (1%)
Halictidae	<i>Dialictus</i> sp. 2						1 (1%)		
Megachilidae	<i>Trichothurgus dubius</i> Sichel			6 (7%)	2 (2%)	2 (6%)	2 (3%)	1 (3%)	
	Total	50	14	85	118	32	74	32	96



4.5 DISCUSIÓN

Las plantas que prolongan la vida de sus flores por varios días sucesivos tienen la probabilidad de tener altas tasas de visitas de sus polinizadores, estas plantas pueden ser auto-incompatibles. En el caso de que existiera una disminución de las frecuencias de sus polinizadores, estos cactus se verían perjudicados reproductivamente. Es así como sucedió con *E. subgibbosa*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* los resultados obtenidos para estos taxones son plantas auto-incompatibles. Así mismo, las plantas con sistemas auto-incompatibles muestran más variaciones en la producción de frutos y semillas debido a que dependen de la actividad de sus polinizadores, entendiéndose en que estos están relacionados con las variaciones de las tasas de fructificación (Caballero-Martínez *et al.* 2012). Por ejemplo, el caso de *E. subgibbosa*, el tratamiento de polinización cruzada manual tuvo mayor producción de frutos que el control, posiblemente porque en el tratamiento de polinización cruzada manual, las flores al estar tapadas no hubo interferencia de polen o los polinizadores no fueron responsables de pérdidas de granos de polen en el estigma. A diferencia de los individuos con las flores descubiertas, control, el cual estaban expuestos a visitantes florales de diferentes comportamientos, como polinizadores de diferentes tamaños que pudieron mover los granos de polen del estigma o ladrones de recursos florales que interfirieron con la deposición del polen (Alves-dos-Santos *et al.* 2016). Lo cual pudo ser causante de la baja tasa de fructificación reduciendo la fertilidad produciendo menos cantidad de frutos y semillas (Barrett 2002). Otra opción referida al mismo fenómeno es que las limitaciones de polen sean causadas por cambios de las condiciones ambientales, como las variaciones de temperatura, que afectan las respuestas fisiológicas de las plantas y posiblemente con efecto sobre las especies que interactúan, como la actividad de los polinizadores (Hoover *et al.* 2012; Arroyo *et al.* 2017).

Considerando la obtención de frutos del tratamiento auto-polinización, consideramos que los cactus pueden eventualmente autofecundarse, pero no todos los individuos producen semillas al estar en una situación con ausencia de polinizadores (Fleming *et al.* 1994). Aunque hay cactus como *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. en ausencia de polinizadores no producen semillas al tener sistemas de polinización especializado (Casas *et al.* 1999). Algo similar ocurre con *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*, estos cactus no formaron semillas en ausencia de polinizadores, aunque eventualmente se puede autofecundar, asegurando su éxito reproductivo sin tener una interferencia sexual. Por ejemplo *Pilosocereus moritzianus* (Otto) Byles & G.D.Rowley es descrito como un cactus xenogámico facultativo, por lo que en ausencia de polinizadores este se autofecunda (Nassar *et al.* 1997). Los cactus principalmente son plantas con sistemas reproductivos auto-incompatibles, dependiendo de algún polinizador (Aizen *et al.* 2002; Strong & Williamson 2007; Gorostiague & Ortega-Baes 2016).

Al ser flores hermafroditas y no tener mecanismos como la hercogamia para evitar la autofecundación, las estructuras reproductivas están próximas entre sí, aumentando la posibilidad de autofecundarse y autopolinizarse (García-Valencia *et al.* 2013). Esto último puede ser entendido como una estrategia que ha evolucionado a sistemas reproductivos mixtos, para lidiar con entornos de polinizadores variables (Murúa *et al.* 2014) donde son poco frecuentes o ineficaces (Humaña *et al.* 2008). Estos cactus con sistemas reproductivos mixto no necesariamente tengan baja tasa de visita de polinizadores (Martínez-Ávalos 2007; Strong & Williamson 2007; Mandujano *et al.* 2010; Lenzi & Orth 2012; Lau *et al.* 2016). Los resultado del sistema reproductivo para *E. curvispina* var. *mutabilis* es auto-compatible, la cantidad de frutos producidos no difirió entre los tratamientos, aunque este cactus es altamente visitado por polinizadores. Se sabe que para los géneros chilenos de *Chloraea* Lindl. y *Calceolaria* L. son algunas especies auto-compatibilidad y dependen de polinizadores para asegurar su éxito reproductivo (Humaña *et al.* 2008; Murúa *et al.* 2014). Por lo que *E. curvispina* var. *mutabilis* es un cactus que se autofecunda, podríamos considerarlo como un cactus xenogamo facultativo.

Otra situación que se dio fue que los grupos taxonómicos que visitaron a los cactus focales, específicamente *E. subgibbosa* no fueron completamente predichos por el síndrome floral. El cactus *E. subgibbosa* ha sido reportado como una planta con síndrome ornitófilico y que su polinizador es *Patagona gigas* (Walter 2008). Lo anterior coincide con nuestros resultados, siendo *P. gigas* el visitante floral más frecuente de esta especie. Pero, además de ser visitado por *P. gigas*, también fue visitada por tres especies de abejas pertenecientes a la subfamilia Halictinae, las cuales accedían a los recursos florales entre las estructuras florales o la apertura floral. A pesar de contar con algún tipo de especialización, tanto cactus como polinizadores, Arzabe *et al.* (2018) informa sobre dos especies de cactus columnares, *Harisia tetracantha* y *Neoraimondia herzogiana*, en el caso de *Harisia tetracantha*, el género *Harisia* es informado con antesis nocturna (Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman, 2009; Franck *et al.*, 2013), el cual presento una antesis diurna y es probable que no presente un síndrome de polinización asociado a un visitante floral específico. *Neoraimondia herzogiana* presenta una antesis diurna-nocturna, por lo que debe tener diversos grupos de polinizadores. Por tanto, los cactus pueden presentar características florales que no restringen a los polinizadores. En consecuencia, otros polinizadores pueden ser atraídos y usar los recursos de las flores, que a su vez pueden ser estos polinizadores usados por parte de las plantas para asegurar su éxito reproductivo (Gorostiague & Ortega-Baes 2017). Como hay grupos taxonómicos no predichos por el síndrome floral, las plantas que son visitadas por varios grupos taxonómicos de polinizadores son denominadas plantas con sistemas de polinización generalistas (Amorim *et al.* 2012; Redmond & Stout 2018). En el caso de los cactus, los rasgos florales que atraen a varios grupos de animales, se

manifiestan cuando existen una baja frecuencia de visita de su polinizador principal (Frick *et al.* 2013). En ese caso las plantas tienen estrategias como ciclos florales largos (de Viana *et al.* 2001), anthesis prolongada, (ej. de nocturna extendida a diurna) (Méndez *et al.* 2005; Dar *et al.* 2006; Ortega-Baes *et al.* 2011; Gomes & Araujo 2015). Con respecto a lo anterior, otro factor a considerar es que la especie de cactus esté pasando por una transición entre síndromes de polinización, es decir, de una polinización melitofílica a una polinización ornitofílica o viceversa. Esto último suponemos que ocurre con *E. subgibbosa*, el cual presenta un síndrome floral ornitofílico con un ciclo floral prolongado que florece en invierno, atrayendo a otros polinizadores, como las abejas.

La diversidad de los polinizadores depende de las condiciones ambientales locales (Herrera 2005; Medel *et al.* 2018), por lo que la actividad de estos es variable (Medel *et al.* 2003). En nuestro estudio la diversidad de los polinizadores varío entre año y entre los taxones estudiados. Los cactus *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son de flores con corola en forma de embudo, y son visitados por varios grupos de insectos de los órdenes Coleóptera, Díptera, que se mencionan en el Anexo 2 al ser observados consumiendo polen, Himenóptera, aunque los insectos polinizadores para estos taxones son varios miembros de la superfamilia Apoidea. Esto es coherente con otros estudios donde se muestra que los cactus son plantas más generalistas que especialistas (Sahley 1996; Nassar *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.* 1997; Gorostiague & Ortega-Baes 2017). Posiblemente usen esta estrategia para asegurar su éxito reproductivo cuando la frecuencia de visita del polinizador es impredecible (Gomes & Araujo 2015). Como estas plantas requieren de polinizadores que muevan los gametos masculinos, están interactúan con una diversidad de animales que son atraídos por las florales (Pauw 2013). Donde los cambios de polinizadores podrían estar aislando reproductivamente a las poblaciones de plantas (Medel *et al.* 2003). Los polinizadores pueden actuar como una barrera de aislamiento reproductivo efectiva en simpatria, cuando visitan a varias especies de plantas utilizando a las plantas de diferente manera o en diferentes momentos, por lo que las preferencias de los polinizadores es un factor involucrado en el aislamiento reproductivo de las plantas (Johnson 2010).

Los taxones estudiados, todos son visitados por polinizadores y otros visitantes, donde la tasa de frecuencia de estos polinizadores es variable entre años, posiblemente por las condiciones abióticas locales. Como varios estudios han reportado cactus xenogamos, aquí se reporta que *E. subgibbosa*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son cactus xenogámicos aunque *E. curvispina* var. *mutabilis* se indica como un cactus auto-compatible posiblemente xenogamo facultativo. Se mencionan cactus que han evolucionado desde la xenogamia hacia la autogamia, donde especies raras, de baja densidad poblacional, o el tener un área reducida tienden a la autocompatibilidad (Flores-Martínez *et al.* 2013).

Estos taxones requieren de sus polinizadores, principal o inesperados. Estos cactus y sus polinizadores habitan en una localidad cercana a una urbanización con diversas actividades locales, que eventualmente pueden perjudicar las poblaciones de plantas y su ensamble de polinizadores, como actividades ganaderas, por pisoteo y ramoneo (Tadey 2008), y disminución del área habitada por esta interacción mutualista, fragmentación del hábitat (Gaietto 2007). Frente a los cambios de uso de suelo, la respuesta de los polinizadores depende de sus características como la especialización, movilidad, sociabilidad, lugar de nidificación en la que ciertas especies o grupos pueden verse favorecidos y otros desfavorecidos ante los diferentes usos del suelo (Lázaro & Tur 2018). El cambio climático también es uno de los factores que afectan a esta interacción planta-animal (Obeso & Herrera 2018). En resumen, dada la diversidad de respuestas encontradas en ambientes perturbados por actividades antrópicas, para plantas, polinizadores y los procesos asociados a esta interacción mutualista, sería necesario realizar estudios que evalúen el impacto humano en las poblaciones de plantas y su ensamble de polinizadores para poder evaluar posibles medidas eficientes de conservación, restauración y manejo oportuno frente a la creciente pérdida de ambientes naturales. Goetsch et al. (2019) menciona que en Chile central hay áreas prioritarias para la conservación de las poblaciones de cactus.

Por otro lado, para las abejas identificadas que interactuaron con los taxones de estudio, se encontró que hay especies no descritas, incluso en el caso de *Anthrenoides* sp1, para Chile solo se menciona este género (Chiappa et al. 1990; Urban 2005). En el caso del subgénero *Dialictus*, son abejas de pequeño tamaño que a menudo pasan desapercibidas (Engel 2000). Este subgénero pertenece a la tribu Halictini, la cual es una tribu con mayor diversidad y plasticidad de comportamiento social (Gibbs et al, 2012a) con múltiples eventos de especiación (Gibbs et al, 2012b). También encontramos abejas del género *Corynura*, endémicas de Chile y de los bosques andino-patagónico Argentina, construyen sus nidos realizando túneles en la tierra y su actividad está relacionada con la floración de las plantas, por lo que varían según las áreas biogeográficas y de las condiciones climáticas (Gonzalez-Vaquero 2015). Se ha reportado que *Corynura herbsti* tiene un comportamiento agresivo, posiblemente por presentar en sus celdas una separación, una división reproductiva (Packer 2006). Hay pocos estudios del comportamiento que tienen estas abejas (Sarzetti et al, 2012). Que incluso se ha reportado que algunas abejas, como la especie *Alloscirtetica lanosa*, presentan hábitos cactófilos a diferencia de otras especies, siendo la única de la cual se ha registrado con este tipo de asociación (Vivallo 2003). Aunque hay reportes de especies de abeja que solapan su distribución con la distribución de cactus (Sielfeld 1973), Walter & Sielfeld (1973) mencionan que la especie *Trichothurgus dubius* presenta una marcada asociación con cactus y observamos que esta especie hace sus nidos en las poblaciones de cactus estudiados. En el caso de las Colletidae, las encontradas

son de tamaño pequeño y endémicas de Chile (Genaro & Packer 2005; Gibbs & Packer 2006), por lo general pasan desapercibidas por su reducido tamaño (Toro 1997) y Montalva & Ruz (2010) mencionan que las Colletidae son las especies de abejas más diversas para Chile. Como las abejas cumplen un rol ecológico como el grupo más importante de polinizadores, la cual se han reducido las poblaciones locales de especies por actividades humanas, hacen necesario mayores esfuerzos en conocer y estudiar a las abejas que generalmente hacen sus nidos cerca de poblaciones de plantas de las que están asociadas.



5. Capítulo II ¿Existe separación en el nicho de polinización de cuatro taxones de *Eriosyce* para formar una barrera precigótico efectiva?

5.1 RESUMEN

La interacción planta-animal, es una relación mutualista con una larga historia de vida, en que esta interacción ha causado en algunos casos una especialización entre estos organismos como flores productoras de aceite relacionadas con abejas recolectoras de aceite. Se ha hipotetizado que esta asociación de este mutualismo puede llevar a la divergencia de los rasgos floral.

Las condiciones que permiten esto último es el nicho de polinización, cuya dinámica podría dar cuenta de la especiación de las plantas al incidir en el aislamiento reproductivo precigótico de las especies. El solapamiento del nicho de polinización entre especies que coexisten simpátricamente puede dar la oportunidad ecológica de formar híbridos. *Eriosyce chilensis* es una especie con rasgos morfológicos intermedios a otras dos especies consideradas parentales putativos *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, su distribución está contenida en el área donde los parentales putativos solapan sus distribuciones. Además, muchas especies de cactáceas tienen barreras de aislamiento reproductivo blandas, posibilitando la generación de híbridos, cuyos individuos poseen rasgos morfológicos intermedios. En este estudio se caracterizó el nicho de polinización de los taxones de *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. subgibbosa*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. Hipotetizamos que *E. chilensis* al presentar rasgos intermedios a especies aledañas a él, sería un híbrido formado por el cruce interespecíficos causado por el solapamiento del nicho de polinización entre especies parentales. Lo cual, generaría la oportunidad de que se formen híbridos en su hábitat. Se estudió la fenología floral, rasgos florales y ensamble de polinizadores, evaluando el solapamiento multidimensional entre los taxones estudiados. Además, se realizaron experimentos de cruzamientos interespecíficos para evaluar la producción de semillas. Existe un bajo solapamiento en el periodo de floración entre los taxones de estudio, ocurriendo a finales de octubre hasta inicios de noviembre. Los rasgos florales entre algunos taxones son similares por ejemplo *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. Además de ello, se encontró similitudes del ensamble de polinizador.

5.2 INTRODUCCIÓN

La interacción planta-animal es una interacción mutualista de la cual se ha sugerido que las plantas, específicamente las flores, al tener una asociación especializada con los animales que las polinizan, pueden conducir a la divergencia de estos organismos (Kay & Sargent 2009; Johnson 2010). Esto se debe a un acoplamiento ligado a la atracción y la manipulación de los polinizadores por parte de las

plantas (Kay & Sargent 2009), que puede ser morfológico o una recompensa floral, ej. flores productoras de aceite con abejas recolectoras de aceite, permitiendo la fecundación por el depósito de polen en el estigma (Murúa *et al.* 2014). Las condiciones que permiten la interacción mutualista, planta-animal, es el nicho de polinización, cuya dinámica permite entender, en algunos casos, la especiación al ocasionar un aislamiento reproductivo precigótico en angiospermas (Johnson 2010; van der Niet & Johnson 2012; Pauw 2013). Cuando se establecen las barreras de aislamiento reproductivo en una especie, éstas desempeñan un papel clave en el origen y el mantenimiento en la naturaleza (Ramsey *et al.* 2003). Además, estas barreras precigóticas pueden evitar o reducir el flujo genético inter-específico en plantas simpátricas (Ramsey *et al.* 2003; Solís-Montero & Vallejo-Marín 2017), que habitualmente poseen nichos ecológicos diferentes al atraer diferentes polinizadores (García 2013). Especies de plantas que coexisten geográficamente pueden solapar porciones de sus nicho de polinización (Marques *et al.* 2007), cuando esto ocurre se podría ocasionar una ruptura en las barreras de aislamiento reproductivo, favoreciendo el flujo génico proporcionando oportunidades ecológicas para la formación de híbridos entre especies distintas (Vereecken *et al.* 2010).

La hibridación es un fenómeno clave en la evolución de las plantas (Freitas *et al.* 2006; Machado 2008), ya que se producen recombinaciones genéticas y permiten la formación de nuevos linajes evolutivos (Wendt *et al.* 2001). Los híbridos interespecíficos surgen del entrecruzamiento de dos especies con alta cercanía filogenética (Mesquita-Neto *et al.* 2018) y tienen características morfológicas intermedias de las especies de plantas parentales (Griffith 2001; Tierney & Wardle 2008). Este proceso favorece, en algunos casos, al aportar variabilidad fenotípica y desarrollo de nuevos rasgos adaptativos (Leebens-Mack & Milligan 1998; Vereecken *et al.* 2010) que permiten la colonización de nuevos hábitats (Marques *et al.* 2007). Los híbridos pueden tolerar intercambios de polinizadores (Mesquita-Neto *et al.* 2018) y atraer un conjunto de polinizadores distinto al de los parentales (Vereecken *et al.* 2010).

5.2.2 Hibridación de especies de cactáceas

Empleando técnicas multivariadas se han detectado varios casos de especies de cactus híbridos naturales (Cota & Philbrick 1994; Palomino G & Heras 2001; Tepedino *et al.* 2010; Tel-Zur *et al.* 2012), por lo que éstas plantas generalmente tienen pocas barreras a la hibridación (Machado 2008), se pueden cruzar con cualquiera de las especies parentales (Taylor & Zappi 2004). En algunos casos, las especies híbridas forman poblaciones solapando su distribución con las especies parentales (Campbell *et al.* 1998; Montanucci 2015). Las poblaciones híbridas eventualmente se estabilizan, generando que la constitución genética y sus características morfológicas se homogenicen y se conviertan en un linaje evolutivo nuevo, independiente de los parentales (Machado 2008). La mayoría

de los cactus tienen flores auto-incompatibles (Guerrero *et al.* 2012; Montanucci 2015) requiriendo de vectores animales para trasladar los gametos masculinos de los estambres de un individuo al gineceo de otro individuo (Eggl & Giorgetta 2015). Por lo que los polinizadores son un factor clave para la formación de híbridos en plantas donde los nichos de polinización se solapan (Grant & Grant 1971).

Hay cactus de Chile que probablemente no presentan un síndrome de polinización asociado a un visitante floral específico, como el caso de *Echinopsis*, dependiendo de su distribución geográfica, las poblaciones de *Echinopsis* pueden ser visitadas por diferentes polinizadores (Ossa & Medel 2011). Por lo que, tener sistemas de polinización generalistas da a concluir que los polinizadores no predichos por el síndrome floral, pueden estar visitando a otras plantas cercanas y al hacer simultáneas visitas, y cargar polen en sus cuerpos, estos podrían actuar como vectores de un cruzamiento de polen interespecíficos. Guerrero *et al.* (2011b) hipotetiza que *Eriogyne chilensis* puede ser un híbrido putativo del cruce proveniente de *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, donde poblaciones de estas especies solapan sus hábitat en el área donde habita *Eriogyne chilensis*. Debido a ello, evaluamos si hay un solapamiento del nicho de polinización en sus componentes principales, fenología floral, morfología floral y ensamble de polinizadores.

Pregunta de investigación

¿Existe solapamiento del nicho de polinización entre las especies *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*?

5.3 Hipótesis

Como *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* se encuentran en simpatría, por lo que hay una posibilidad de que solapen sus nichos de polinización, facilitando el cruce interespecíficos entre estos taxones, dando la oportunidad ecológica y evolutiva de formar híbridos. Para que exista un solapamiento del nicho de polinización biológicamente relevante se debe cumplir: (1) un solapamiento en la fenología floral entre los taxones *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, junto con los presuntos híbridos *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. (2) *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* tienen rasgos florales intermedios a los taxones parentales *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, donde estos taxones parentales comparten polinizadores. (3) Los presuntos taxones parentales *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* pueden cruzarse entre ellos y generar semillas.

Objetivo general

Evaluar si existe solapamiento del nicho de polinización y si el cruzamiento entre *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* generan semillas.

Objetivos específicos

- (1) Caracterizar alguno de los componentes claves del nicho de polinización de los taxones *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.
- (2) Evaluar el solapamiento de los componentes del nicho de polinización, fenología floral, rasgos florales y ensamble de polinizadores.
- (3) Evaluar el cruzamiento entre *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, en la producción de semillas.

5.4 METODOLOGÍA

5.4.1 Fenología floral

Se evaluó la fenología floral de cuatro taxones de *Eriosyce* cactus costeros de Chile central en dos años (2016 y 2017), monitoreando parches con abundantes individuos ($n = 20$) de cada taxones de estudio. Se registró el número de flores abiertas con su fecha de floración. Esta metodología permitió estimar la duración de la floración de los cactus de estudio. Estimando el tiempo de anthesis de la población, donde el peak máximo de floración es el tiempo en el que se registró el mayor número de individuos con flores abiertas.

5.4.2 Morfología floral

Se estudió la morfología floral a través de la medición de rasgos florales de las especies estudiadas, registrando las siguientes variables: (1) longitud externa y (2) longitud interna de la flor, (3) diámetro de la corola, (4) diámetro del nectario, (5) largo del estigma, (6) largo de los estambres, (7) ancho apertura floral, (8) longitud de la corola, (9) diámetro interno de la corola, (10) distancia de la antera y del estigma a la base del tubo de la corola, como se muestra en la Figura III.1. Estas medidas florales se hicieron en campo, *in situ*, con un pie de metro.

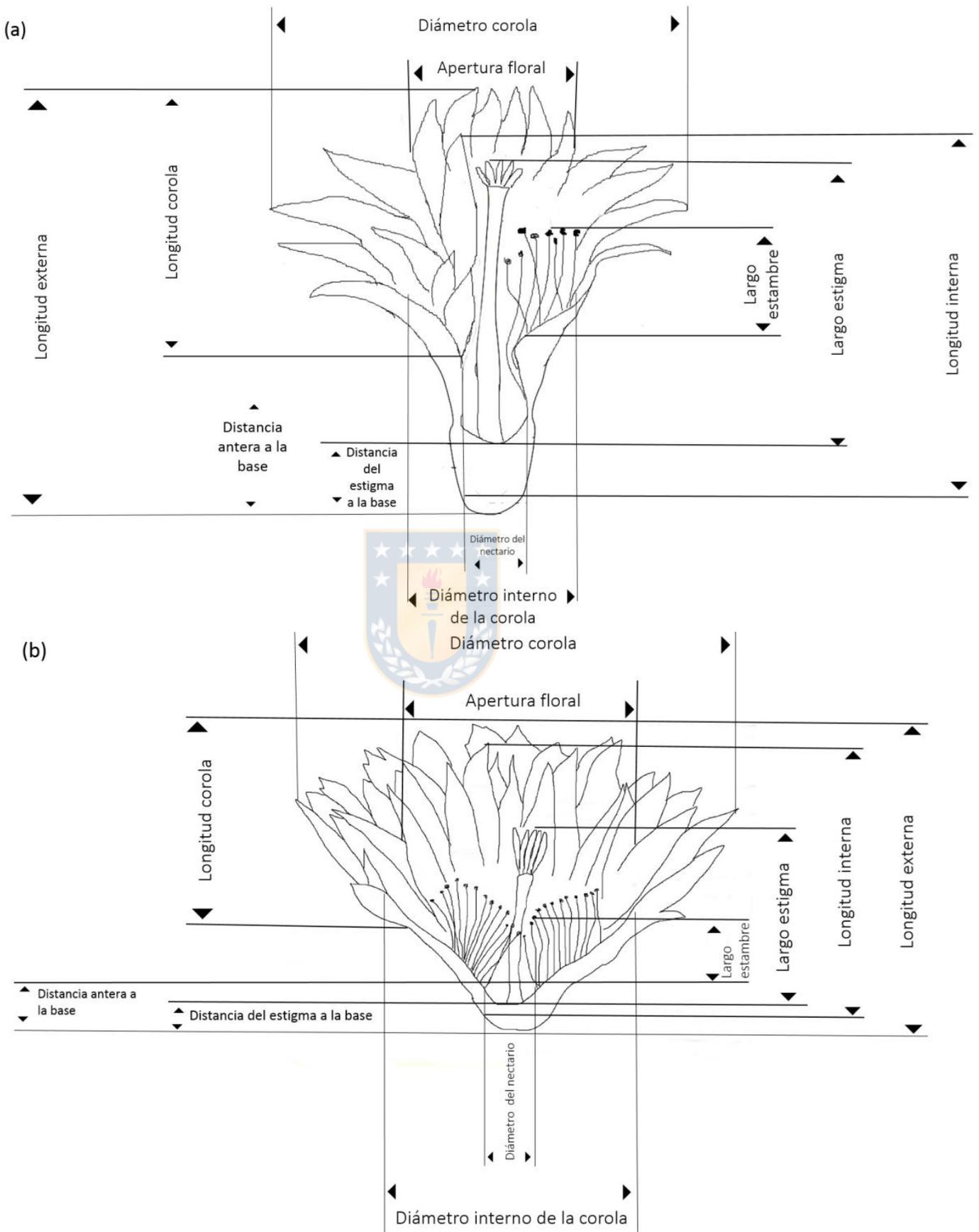


Figura II.1. Ilustración de los rasgos florales medidos para caracterizar la morfología floral. (a) representación de la flor de *Eriosyce subgibbosa*. (b) representación de la flor de *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*.

5.4.3 Visitantes florales

Para caracterizar a los visitantes florales de las especies estudiadas se realizaron observaciones en sectores con poblaciones densas de individuos en flor. Los visitantes florales no identificados *in situ*, los insectos, fueron recolectados para su determinación taxonómica al menor nivel posible y se depositaron en la colección de referencia del laboratorio BIOMAS, Universidad de Concepción. Se utilizaron claves taxonómicas para identificar a los insectos. Para identificar a las abejas chilenas que visitaron los cactus, se utilizó la clave de Chiappa *et al.* (1990) que nos permite determinar hasta el nivel taxonómico de género y posteriormente se utilizaron claves taxonómicas específicas del género para llegar al nivel taxonómico de especie (Jaffuel & Piri6n 1926; Ruz & Toro 1983; Rojas & Toro 2000; Michener 2007; Montalva & Ruz 2010).

Con los datos recopilados se construyeron matrices cuantitativas, en las que se registraron la tasa de visitas como número de visitas. Con estas matrices se construyeron curvas de acumulación de especies y se usará la función *rar* del paquete *iNext* (Hsieh *et al.* 2016) para R. Con el fin de estimar la riqueza de los visitantes florales en el área de estudio.

5.4.4 Solapamiento del nicho de polinización

Para evaluar si se produce un solapamiento de la fenología floral entre los taxones de estudio, se utilizó el índice de Pianka en el que se basa en la proporción de eventos relacionados con el uso de un determinado recurso por diferentes especies (Pianka 1973) con el paquete *EcoSimR* (Gotelli *et al.* 2015) de R que indica el nivel de solapamiento entre las especies, en este caso de los taxones.

Se caracterizó la morfología floral usando dos análisis; primero un Análisis de Componentes Principales (PCA) con la función *prcomp* en R y el siguiente un análisis Escalamiento Multidimensional (MDS) con la función *cmdscale* del paquete *vegan* en R. Para evaluar la similitud de los grupos, se usó el análisis de similitud (ANOSIM) con la función *anosim* del paquete *vegan* en R, para ver si hay diferencias entre los grupos. Y se evaluaron cuáles son las medidas que difieren usando el test de Wilcoxon que compara el rango medio de los rasgos relacionados y determina si existen diferencias entre ellas, usando la función *pairwise.wilcox.test* del paquete *stats* en R.

La similitud de polinizadores se evaluó con el índice de Sorensen que expresa la proporción de la distancia máxima posible del conjunto de datos (McCune & Grace 2002).

5.4.5 Cruzamiento manual interespecíficos

Para evaluar si el cruzamiento entre *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* producen semillas, se realizó un experimento de polinización manual con polen previamente recolectado de estas especies, el cual consistió en cruzamientos interespecíficos. Se marcaron a los individuos y su flor monitoreándolos diariamente. A las flores de *E. subgibbosa* se le depositó en el estigma polen proveniente de *E. curvispina* var. *mutabilis* y a las flores de *E. curvispina* var. *mutabilis* se le aplicó polen en el estigma proveniente de *E. subgibbosa*. Al finalizar la deposición de polen, las flores de ambos taxones fueron tapadas con tul para evitar visitas de visitantes florales.

5.5 RESULTADOS

5.5.1 Fenología floral

En ambos años del estudio, se registraron un total de 80 ejemplares, floreciendo desde julio hasta diciembre escalonadamente por taxones. El peak máximo de floración para *E. subgibbosa* es en agosto. *Eriogyne curvispina* var. *mutabilis* en noviembre. *Eriogyne chilensis* en septiembre. La variedad blanca, *E. chilensis* var. *albidiflora*, fluctúa de septiembre a noviembre.

El taxón *E. subgibbosa* es el que tiene una larga duración de antesis y el que tuvo mayores individuos con flor. El taxón *E. curvispina* var. *mutabilis* es el que tiene la menor duración de antesis. Los taxones *Eriogyne chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* presentaron un periodo de antesis variables, en un año florecieron antes (Figura II.2).

Tabla II.1 Porcentaje de individuos en flor de *Eriosyce subgibbosa*, *E. chilensis*, *E. chilensis* var. *albidiflora* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, en ambos años de muestreo (2016 - 2017). Se indican los meses del año abreviados.

Taxones	2016						2017					
	Jul	ago	Sep	oct	nov	dic	Jul	ago	sep	oct	nov	dic
<i>Eriosyce subgibbosa</i>	40%	80%	77%	25%	5%		100%	95%	42%	10%	7%	
<i>Eriosyce chilensis</i>		40%	70%	55%	27%				42%	22%	10%	
<i>Eriosyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>		5%	57%	62%	20%				80%	25%	5%	
<i>Eriosyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>				25%	35%	10%				70%	82%	50%



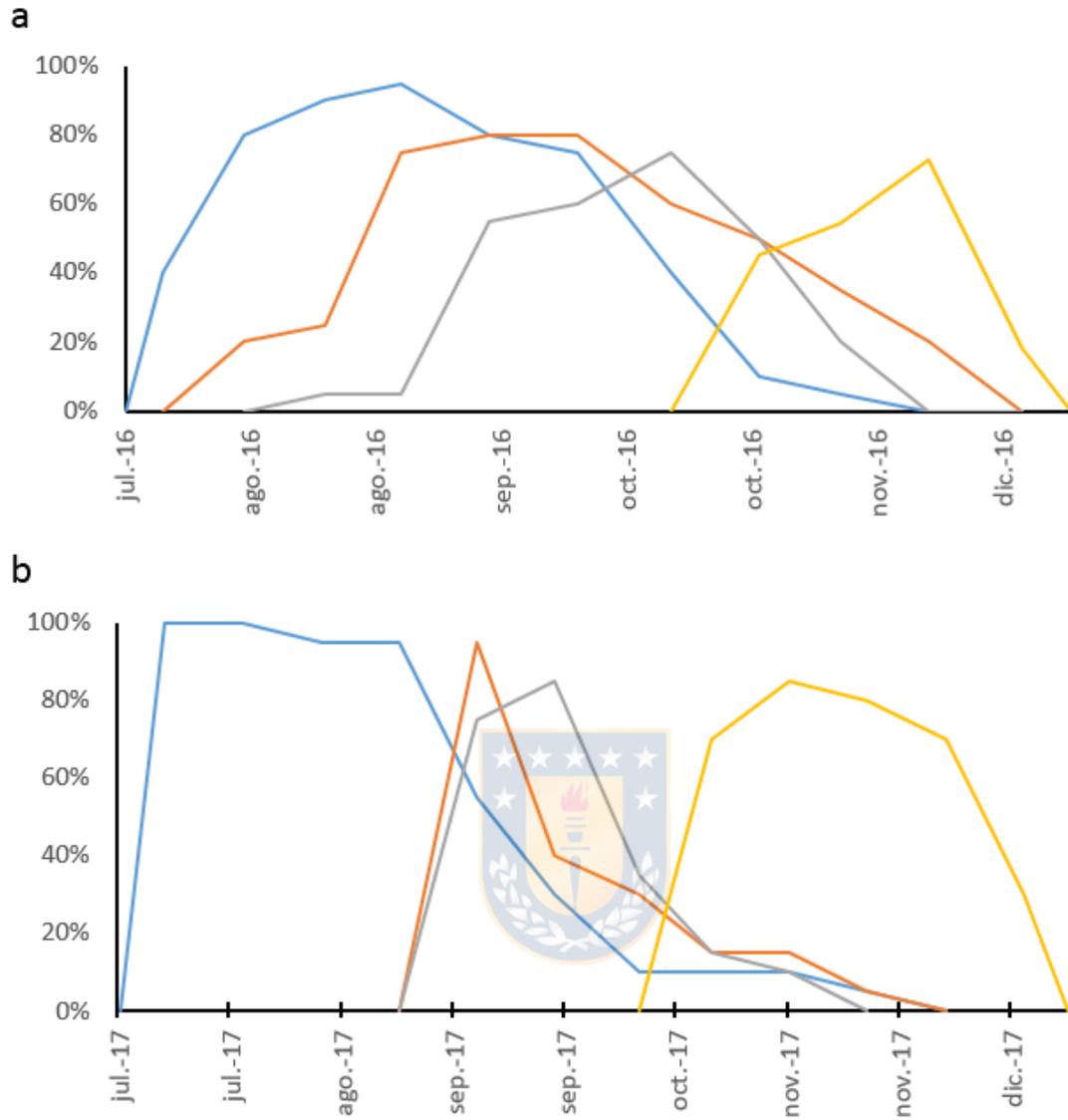


Figura II.2. Fenología floral. a) corresponden a la floración del primer año 2016 de muestreo. b) corresponde a la floración del segundo año 2017 de muestreo. *Eriosyce subgibbosa* (azul), *E. curvispina* var. *mutabilis* (amarillo), *E. chilensis* (naranja) y *E. chilensis* var. *albidiflora* (plomo). El eje de las abscisas es el tiempo de floración y el eje de las ordenadas son el porcentaje del número de individuos en flor.

Los valores estimados del solapamiento de la fenología floral para el primer año (2016) varían de 0 a 0,58 (Tabla II.2), indicaron que por lo general son altos, solo cuatro valores son menores a 0,05, siendo el 0,5 el valor más alto (Tabla II.2). Entre las especies *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* el valor estimado del índice de solapamiento es 0,002. Entre las especies *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* el valor estimado del índice del solapamiento de la fenología floral es 0,2. Para el segundo año de estudio (2017) los valores del solapamiento estimado varían de 0,01 a 0,89 (Tabla II.2) indicando que, por lo general, son altos, encontrando solo dos valores son menores a 0,05. Entre las especies *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* el valor estimado del índice de solapamiento es 0,01. Entre las especies *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* el valor estimado del índice del solapamiento de la fenología floral es 0,3.



Tabla II.2 Valores de solapamiento de la fenología floral estimado mediante el índice de Pianka. Con 1000 replicaciones.

Comparación	2016				2017			
	Índice observado	Media del índice simulado	Varianza simulada	Tamaño de efecto estandarizado (SES)	Índice observado	Media del índice simulado	Varianza simulada	Tamaño de efecto estandarizado (SES)
<i>E. subgibbosa</i> – <i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	0,182	0,383	0,029	-1,169	0,406	0,303	0,43	0,496
<i>E. subgibbosa</i> – <i>E. chilensis</i>	0,538	0,473	0,024	0,421	0,486	0,285	0,049	0,905
<i>E. subgibbosa</i> – <i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	0,002	0,325	0,036	-1,694	0,012	0,287	0,05	-1,225
<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i> – <i>E. chilensis</i>	0,586	0,324	0,048	1,192	0,891	0,204	0,06	2,78
<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i> - <i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	0,042	0,218	0,056	-0,736	0	0,21	0,063	-0,822
<i>E. chilensis</i> – <i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	0,114	0,27	0,05	-0,698	0,028	0,178	0,066	-0,585
Todos	0,244	0,332	0,007	-1,034	0,304	0,244	0,009	0,618



5.5.2 Morfología floral

Las flores son hermafroditas y maduran primero las primeras anteras, luego el estigma con las anteras siguientes hasta el final con las últimas anteras, siendo las flores apicales con un estigma lobulado arriba de las anteras superiores. Se encontraron diferencias en todas las mediciones florales entre los taxones (Tabla II.3). El taxón *E. chilensis* mostro diferencias en la longitud externa. *Eriosyce subgibbosa* y *E. chilensis* son diferentes a *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* con respecto al diámetro y longitud de la corola. En el caso del diámetro interno de la corola, largo estigma y largo estambre, *Eriosyce subgibbosa* y *E. chilensis* son diferentes entre sí, además son diferentes a *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. El único taxón en tener diferencias morfológicas en el ancho de la apertura floral y del diámetro del nectario fue *E. subgibbosa*. Los taxones *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son diferentes entre sí y diferentes a *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis* en la distancia desde las anteras y el estigma hasta la base. *Eriosyce subgibbosa* es el taxón con el mayor diámetro del nectario y largo de anteras y estigma. Pero el taxón con el menor ancho de la apertura floral. En cambio *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son los taxones con las flores más grandes.

Tabla II.3. Parámetros morfológicos florales de *Eriosyce subgibbosa* (n = 20), *Eriosyce chilensis* (n = 20), *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora* (n = 20) y *Eriosyce curvispina* var. *mutabilis* (n = 20). Mediciones de media y desviación estándar (SD). Todas las medidas están en milímetros (mm). Dentro de las columnas, los valores que no comparten letras son significativamente diferentes $p < 0,05$.

Mediciones florales	<i>Eriosyce subgibbosa</i> (media ± SD)	<i>Eriosyce chilensis</i> (media ± SD)	<i>Eriosyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i> (media ± SD)	<i>Eriosyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i> (media ± SD)
Longitud externa (mm)	41,32 ± 5,35 ^a	36,97 ± 3,89 ^b	46,10 ± 4,69 ^a	45,73 ± 5,85 ^a
Diámetro corola (mm)	32,72 ± 6,40 ^a	40,41 ± 7,45 ^a	44,52 ± 7,91 ^b	40,80 ± 7,74 ^b
Longitud corola (mm)	23,70 ± 2,82 ^a	25,50 ± 3,90 ^a	30,30 ± 3,54 ^b	30,93 ± 4,48 ^b
Diámetro interno corola (mm)	11,80 ± 1,52 ^a	30,30 ± 3,54 ^b	21,59 ± 4,11 ^c	21,91 ± 2,75 ^c
Ancho apertura floral (mm)	9,29 ± 2,17 ^a	15,36 ± 4,27 ^b	17,39 ± 8,23 ^b	18,19 ± 6,38 ^b
Diámetro nectario (mm)	4,43 ± 1,72 ^a	1,89 ± 0,42 ^b	1,96 ± 0,57 ^b	2,66 ± 0,87 ^b
Largo estigma (mm)	31,57 ± 4,61 ^a	20,36 ± 1,96 ^b	26,23 ± 3,17 ^c	24,92 ± 2,79 ^c
Largo estambre (mm)	19,38 ± 2,78 ^a	10,72 ± 2,33 ^b	13,59 ± 3,10 ^c	12,56 ± 2,47 ^c
Distancia de la antera a la base (mm)	8,54 ± 2,19 ^a	5,99 ± 1,35 ^b	6,89 ± 1,74 ^c	8,43 ± 1,86 ^a
Distancia del estigma a la base (mm)	4 ± 1,25 ^a	3,3 ± 1,08 ^b	4,07 ± 1,5 ^c	5,54 ± 1,15 ^a

El análisis mostró que los dos primeros ejes contribuyen a explicar un 68.7% de la varianza. Las variables que más contribuyeron a explicar la varianza fueron, para el primer eje, la longitud interna, longitud externa, distancia antera a la base y longitud estigma. Para el segundo eje, las variables que más contribuyeron fueron el diámetro interno de la corola, la apertura floral, la longitud de la corola y el diámetro de la corola (Figura II.3). Un análisis de similitud (ANOSIM) que evaluó la similitud de los taxones en base a los rasgos florales usando distancia de Bray-Curtis mostró que al menos uno de los grupos difiere significativamente del resto (R-ANOSIM = 0.533, $P < 0.001$). Del análisis del gráfico se observa que *E. subgibbosa* parece ser el taxón que presenta menor similitud con el resto de los taxones, mientras que *E. chilensis* var. *albidiflora* y *E. curvispina* var. *mutabilis* presentan una gran similitud entre sí. En el gráfico las elipses representan el 95% de la dispersión de los datos de cada grupo (taxones)

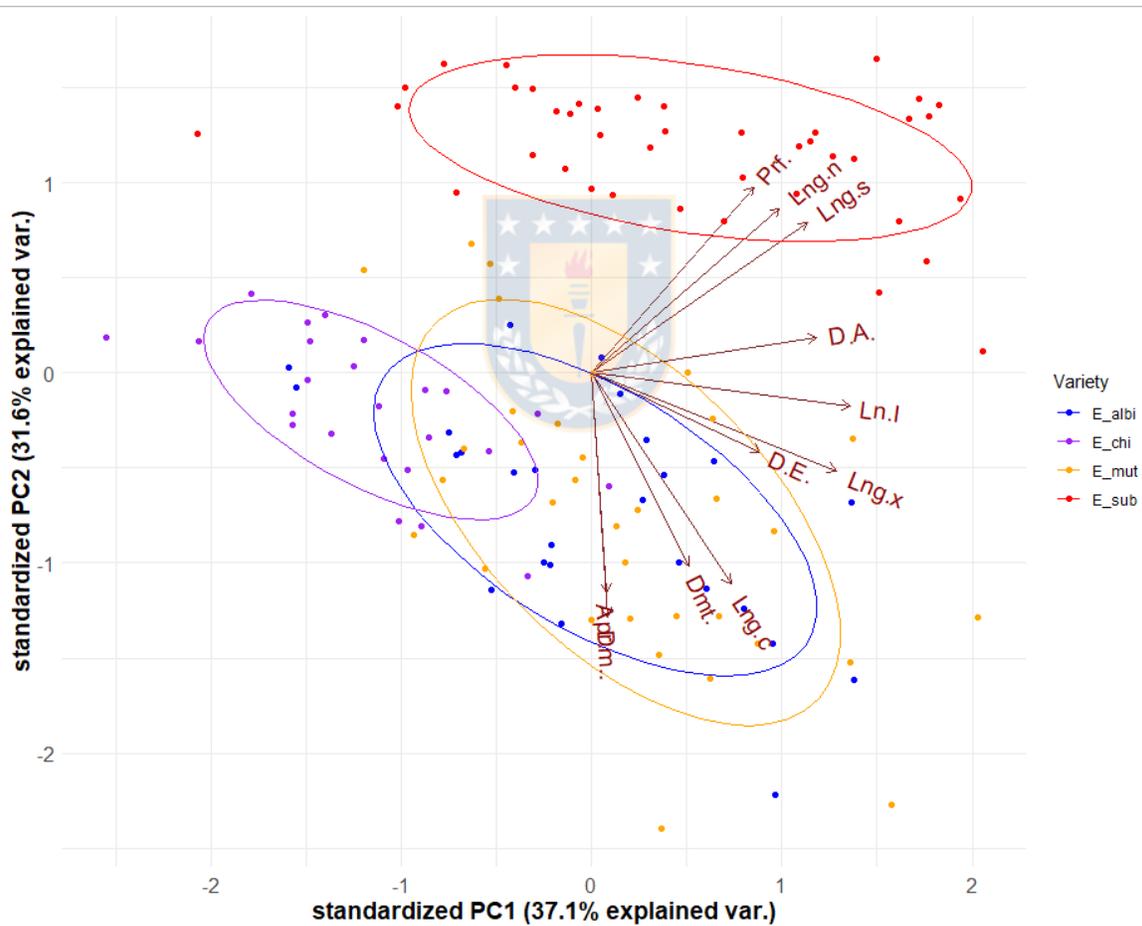


Figura II.3. Se muestran los rasgos florales agrupados en dos componentes principales, El color rojo representa a *E. subgibbosa*, el color amarillo a *E. curvispina* var. *mutabilis*, el color azul a *E. chilensis* var. *albidiflora* y el color morado representan a *E. chilensis*. Cada símbolo hace referencia a un individuo.

5.5.3 Visitantes florales

El análisis de las curvas de acumulación de especie difirió entre los años de muestreo (Figura III.4). Por ejemplo en el año 2016 *E. curvispina* var. *mutabilis* fue visitado por 7 especies de abejas a diferencia del año 2017 que fue visitado por cinco especies de abejas (Tabla I.2). Por lo cual, en el año 2016, las especies *E. curvispina* var. *mutabilis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son las que acumularon más especies a diferencia de *E. chilensis* y *E. subgibbosa*. Caso distinto a lo que ocurrió en el año 2017, donde las especies *E. chilensis* y *E. curvispina* var. *mutabilis* fueron las especies que acumularon más especies. *E. chilensis* var. *albidiflora* acumulo 3 especies y *E. subgibbosa* acumulo 2 especies (Anexo 3).

La abundancia de las especies de abejas también varió, encontrando en el primer año a la especie *Anthrenoides* sp. 1 con la mayor frecuencia visitando a *E. chilensis* y la abeja menos frecuente fue *Diadasia chilensis* visitando a *E. curvispina* var. *mutabilis*. en el siguiente año la especie de abeja con mayor frecuencia fue *Anthrenoides* sp. 1 visitando a *E. curvispina* var. *mutabilis* y la especie de abeja con la menor frecuencia fueron cuatro especies; *Xenochilicola diminuta*, *Dialictus* sp. 2, *Corynura herbsti* visitando a *E. chilensis*, *Dialictus* sp. 1 visitando a *E. chilensis* var. *albidiflora* (Tabla I.2).



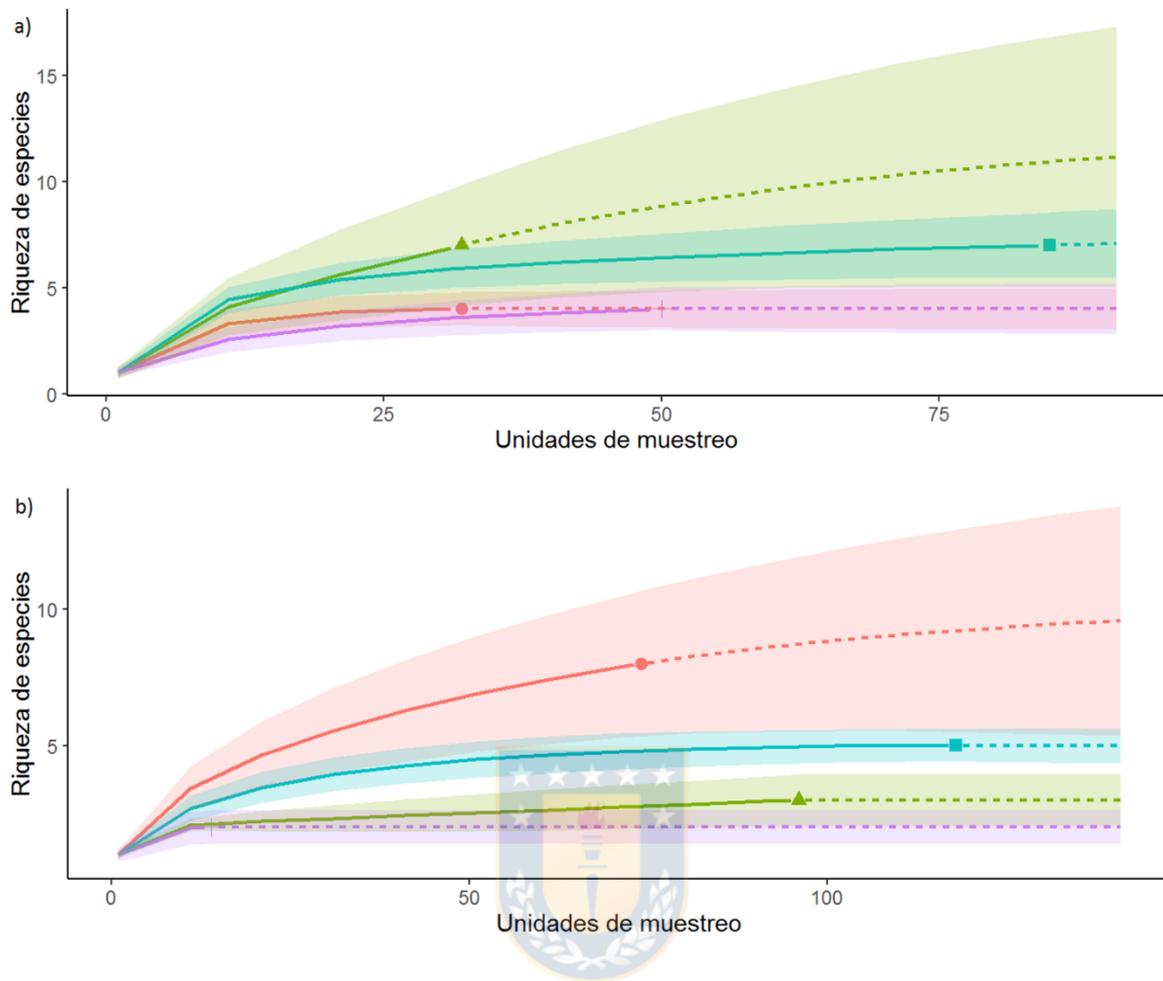


Figura II.4 Curva de acumulación de especie de los taxones del genero *Eriosyce*. a) año 2016. b) año 2017. *Eriosyce chilensis* (rojo), *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora* (verde), *Eriosyce curvispina* var. *mutabilis* (azul), *Eriosyce subgibbosa* (morado). El eje de las abscisas indica el esfuerzo de muestreo efectuado (n ; unidades de esfuerzo). El eje de las ordenadas indica el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado (S_n). Línea continua indica interpolación y la línea punteada indica extrapolación a 100 muestras. La sombra muestra el intervalo de confianza del 95% para cada taxón de cactus.

La mayor similitud del ensamble de polinizadores obtenida en ambos años se observó entre los taxones *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*, variando entre los años (Tabla II.4). La menor similitud en el ensamble de polinización es entre los taxones *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*. El polinizador presente en ambos años y que comparten los taxones *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. subgibbosa* y *E. chilensis* var. *albidiflora*, es la abeja *Dialictus* sp. 1, miembro de la subfamilia Halictidae.

Tabla II.4 Similitud de polinizadores entre cada (medido por el índice de Sorensen) de los dos años consecutivos de muestreo (2016 y 2017). Los valores del año 2016 están sobre la diagonal y los valores bajo la diagonal corresponden al año 2017. *E. subgibbosa*, *E. curvispina* var. *mutabilis*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora*. Los valores en negrita muestran el solapamiento entre las especies parentales.

Taxones	<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	<i>E. chilensis</i>	<i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	<i>E.</i> <i>subgibbosa</i>
<i>E. subgibbosa</i>	0,36	0	0,18	1
<i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	0,71	0,72	1	0,28
<i>E. chilensis</i>	0,72	1	0,46	0
<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	1	0,36	0,5	0,4

5.5.4 Cruzamiento manual interespecíficos

De la producción de semillas del cruzamiento interespecíficos resulto en que *E. subgibbosa* no formo frutos ni semillas (Figura II.5a y Figura II.5b). A diferencia de *E. curvispina* var. *mutabilis* que si formo frutos (n = 3; Figura II. 5c) y semillas (15 ± 53 número se semilla; Figura II. 5d)

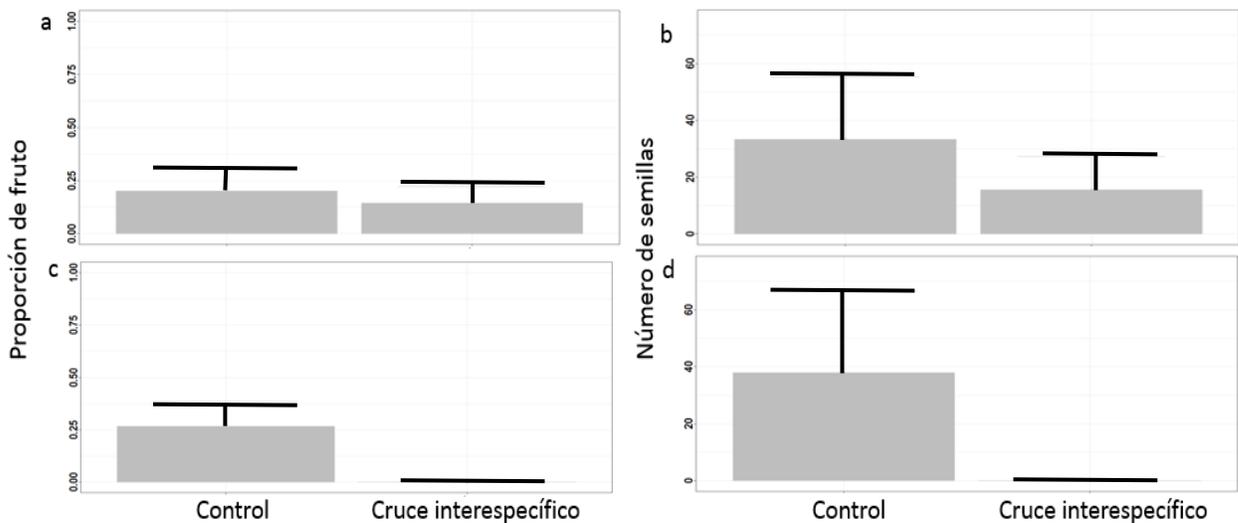


Figura III.5 Producción de frutos (cuadros de la izquierda) y número de semillas (cuadros de la derecha) bajo dos tratamiento de polinización. a y b *Eriosyce curvispina* var. *mutabilis*. c y b *Eriosyce subgibbosa*. El eje de las abscisas indica los tratamientos (“control”, “cruce polen-interespecíficos”). El eje de las ordenadas indica los frutos/semillas obtenidos. La barra indica la media y la línea indica la desviación estándar.

5.6 DISCUSIÓN

Se evaluaron componentes del nicho de polinización en dos años consecutivos (2016-2017) de cuatro taxones de *Eriosyce* que habitan simpátricamente. Encontrando un solapamiento en la fenología floral ocurriendo en noviembre, aunque los peak de floración difieren entre estos taxones. Los taxones *E. chilensis* var. *albidiflora* y *E. curvispina* var. *mutabilis* son los cactus con más similitudes morfológicas florales y entre los taxones estudiados se comparten algunos polinizadores del ensambles de polinizadores que cada taxa tiene.

Las fenologías florales de los taxones estudiados son similares entre los dos años de muestreo. Uno de estos taxones presenta periodos largos de floración (Locatelli & Machado 1999), probablemente esto se pudo haber generado por una adaptación hacia flores de larga vida para facilitar la polinización biótica (Flores-Martínez *et al.* 2013), aumentando las posibilidades de que las flores estén abiertas durante condiciones climáticas favorables para la actividad de sus polinizadores (Pascarella 2007). Probablemente este fenómeno de periodos largos de floración esté ocurriendo con *E. subgibbosa*, el cual presenta una antesis prolongada de invierno a primavera, donde se ha especulado que la longevidad floral podría estar facilitando la polinización por aves (Flores-Martínez *et al.* 2013). Pascarella (2007) menciona que las especies de floración de invierno tienden a tener largos periodos de floración. Donde la extensión del ciclo floral puede ser considerado una respuesta adaptativa a bajas temperaturas o limitación de polinizadores (Gorostiague & Ortega-Baes 2014; Petanidou *et al.* 2014). Los siguientes taxones, a diferencia de *E. subgibbosa*, tienen una floración más corta. En ambos años de estudio se dio el caso que *E. chilensis*, quien tiene una coloración similar a *E. subgibbosa*, es el siguiente taxón en florecer, por lo que se sugiere que al florecer simultáneamente puedan atraer similares visitantes florales, pero que los insectos de corta distancia estén influenciados por las diferencias del recurso floral (Roy & Widmer 1999). Esto nos da a entender que la similitud del color entre flores, no atrae a similares polinizadores al menos en este caso y que al florecer simultáneamente los ensambles de polinizadores estén influenciados por otros rasgos como odorantes, sabor del néctar, del polen, morfológicos etc.

Como se ha sugerido que las especies de plantas con rasgos de flores más similares comparten más polinizadores (Carvalho et al. 2014). En este sentido, *Eriosyce chilensis* comparte tiempo de antesis con *E. chilensis* var. *albidiflora* y *E. curvispina* var. *mutabilis*, además de compartir polinizadores, por lo que es coherente asumir en este caso que rasgos florales similares atraen a similares polinizadores. Si analizamos el periodo de floración de los taxones de estudio, el momento en que todos los taxones comparten tiempo de antesis, en donde están solapados, ocurre durante un periodo de floración corto (Vidal & Ramírez 2005). Estos como especies simpátricas, podríamos sugerir que las poblaciones de plantas simpátricas solapan sus fenologías florales (Osborn et al. 1988; Petit 2001), con ejemplares pertenecientes al mismo género o ejemplares de distinto género (Fleming 2006). A su vez estos ciclos de floración están sujetos a las condiciones climáticas variables del área de distribución (McIntosh 2002; Munguía-Rosas & Sosa 2010). Donde se ha aceptado que los patrones fenológicos están relacionados con las condiciones ambientales de la localidad, como la disponibilidad de agua, influencia de la temperatura, fotoperiodo (Pavón & Briones 2001). En el caso de un agente de polinizador específico, la antesis estaría relacionada con el síndrome de polinización (Flores-Martínez et al. 2013). Se ha propuesto que los polinizadores pueden tener una fuerte influencia en la distribución de especies de plantas, principalmente, plantas con sistemas de polinización especializados (Duffy & Johnson 2017). Es de suponer que también están relacionados con las variaciones morfológicas florales por asociarse con distintos polinizadores locales (Gómez et al. 2008; Armbruster 2017), donde la variación floral puede deberse a la selección mediada por polinizadores para una concordancia óptima entre la forma floral y la morfología del polinizador (Solís-Montero & Vallejo-Marín 2017). Estas diferencias morfológicas se han reportado en plantas pertenecientes a un mismo clado, por ejemplo el género *Erysimum* (Brassicaceae) un clado de flores generalistas, presentando diferentes síndromes de polinización (Gómez et al. 2014a) e incluso una misma especie puede mostrar plasticidad morfológica (Gómez et al. 2006; Gómez et al. 2008; Gómez & Perfectti 2010). Los taxones evaluados muestran características que reflejan diferentes morfologías florales. Uno de estos tiene flores tubulares, *E. subgibbosa*, y los demás taxones tienen forma de embudo, por lo que se esperaría que tendrían diferentes síndromes de polinización entre morfologías florales, además de tener diferencias en recompensas florales (*E. subgibbosa* produce néctar con el cual atrae a *P. gigas*, en comparación con los demás taxones que no producen néctar o las cantidades son mínimas).

Las condiciones climáticas juegan un factor importante que puede limitar la actividad de los polinizadores, específicamente restringen a insectos, por lo que su abundancia y su frecuencia es

relativa (Murali & Sukumar 1994; Pascarella 2007). No muy diferente a lo obtenido, si hablamos de cada taxón nos damos cuenta que al comparar los años de estudio, la abundancia y frecuencia variaban en algunos polinizadores como otros se mantenían estables. Otra situación que se presentó fue que aunque uno de los taxones se describe con mayor certeza con un síndrome de polinización ornitofílico, pero no necesariamente los síndromes de polinización restringen a otros visitantes florales, como las abejas que puedan tener el tamaño suficiente para entrar por la apertura floral. Esto ha sucedido con otros cactus que presentan síndromes de polinización ornitofílico y ocasionalmente son visitadas por abejas, como por ejemplo *Denmoza rhodacantha* Britton & Rose, *Opuntia palmadora* Britton & Rose y *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelb (Locatelli & Machado 1999; Egli & Giorgetta 2015). Los otros taxones no presentaron un síndrome de polinización dado, al ser visitados por diversos insectos, por lo que sus características florales atraen a diversos visitantes florales, se consideran cactus con síndromes de polinización generalistas (Otero-Arnaiz *et al.* 2003). En ocasiones, las plantas, en este caso cactus con anthesis nocturna, estos al pasar por condiciones climáticas desfavorables para su polinizador, alargan la receptibilidad del estigma para ser polinizadas por polinizadores diurnos (Gorostiague & Ortega-Baés 2017). Frick *et al.* (2013) reporta que algunos cactus dependiendo de la latitud en la cual se encontraban, su principal polinizador es poco frecuente, en tal caso, son polinizados por aves, las que se consideran polinizadores oportunistas. Estas plantas con sistemas de polinización generalistas fueron visitadas por abejas las que se encontraban forrajeando y entrando a las flores con morfologías tanto tubulares como de embudo son en su gran mayoría de pequeños tamaños (Castilla *et al.* 2017), aunque las flores con forma de embudo atraen no solamente a abejas de pequeños tamaños, sino que también atraen a abejas de mayor tamaño. Estas flores que son polinizadas por abejas (Arzabe *et al.* 2018) generalmente sus estructuras reproductivas están dentro de la corola y generalmente esta corola es ancha (Salas-Arcos *et al.* 2017). Entre los taxones de estudio hubo una especie de abeja de pequeño tamaño del subgénero *Dialictus* que visitó a los taxones *E. subgibbosa* y *E. curvispina* var. *mutabilis*. Estos taxones que comparten polinizadores, solaparon sus fenologías florales. Por lo que al compartir polinizadores estas especies ocasionalmente pueden cruzarse interespecíficamente (Grant & Grant 1971; Grant & Grant 1979). El solapamiento de polinizadores convierte a la hibridación en una posibilidad, preferentemente en plantas emparentadas debido a una mayor compatibilidad entre ellas (Mesquita-Nieto *et al.* 2018). Ocasionando rupturas en las barreras de aislamiento reproductivo proporcionando la oportunidad de formar híbridos (Tepedino *et al.* 2010; Tel-Zur *et al.* 2012). Las plantas híbridas, al tener nuevas combinaciones de rasgos florales, pueden atraer a otros polinizadores (nicho de polinización) que no visiten a las plantas parentales, representando una ruta hacia la divergencia evolutiva (Marques *et al.* 2007). En nuestro caso el cactus que proponemos que puede ser un híbrido putativo atrajo a nuevos

polinizadores. Otro acontecimiento más de la posibilidad de que *E. chilensis* sea un híbrido. No sería ilógico que *E. chilensis* sea un híbrido, ya que hay datos de eventos de hibridación en cactus (Grant & Grant 1979; Cota & Philbrick 1994; Griffith 2001; Palomino & Heras 2001; Soltis & Soltis 2009), en lugares donde estos cactus híbridos habitan simpátricamente con las especies parentales (Grant & Grant 1971; Font & Picca 2001; Griffith 2001; Arias & Terrazas 2008; Egli & Giorgetta 2013; Mesquita-Neto *et al.* 2018). La hibridación parece estar relacionado con las condiciones ambientales, el síndrome de polinización o la predisposición genética (Cruz-Zamora *et al.* 2017).

6 CONCLUSION

Se caracterizo del nicho de polinización de cuatro taxones de *Eriosyce* que habitan simpátricamente en una zona costera de Chile central. Lo obtenido fue su sistema reproductivo, su ensamble de polinizadores y se evaluo el solapamiento del nicho de polinización interespecífico, el cual nos indico que tres taxones, *E. subgibbosa*, *E. chilensis* y *E. chilensis* var. *albidiflora* son cactus con sistema reproductivo auto-incompatible y que el taxón *E. curvispina* var. *mutabilis* presenta un sistema reproductivo mixto. Todos estos taxones son visitados por sus propios ensambles de polinizadores. En este caso los taxones con sistema reproductivo auto-incompatible y sistema reproductivo mixto, requieren de vectores que trasladen los granos de polen. Lo que se obtuvo en el solapamiento del nicho de polinización interespecífico, fue que ocurre durante un periodo de floración corto, donde los taxones supuestamente parentales además de solapar sus fenologías florales, comparten polinizadores, el cual este polinizador podría actuar de puente de flujo génico interespecífico. Estos cactus habitan en un área sujeta a alteraciones humanas, por lo que tienen diferentes estados de amenaza. Nuestro estudio contribuye a comprender la variación simpática en el sistema reproductivo de taxones altamente relacionados, y que el conocimiento del sistema reproductivo de estos cactus y su interacción con su ensamble de polinización puede contribuir a la conservación, propagación y manejo de especies amenazadas y la creciente pérdida de hábitat naturales, especialmente para *E. chilensis*, cuya población estudiada es la única existente de este taxón hasta la fecha.

7 REFERENCIAS

Aizen, M. A., Vázquez, D. P., & Smith-Ramírez, C. (2002). Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 79-97.

- Alexandre, H., Faure, J., Ginzburg, S., Clark, J., & Joly, S. (2017). Bioclimatic niches are conserved and unrelated to pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae. *Royal Society Open Science*, 4, 170293.
- Amorim, F. W., Galetto, L., & Sazima, M. (2013). Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology*, 15, 317-327.
- Anderson, E. F., & Brown, R. (2001). *The cactus family* (Vol. 776). Portland: Timber press.
- Aona, L. Y. S., Machado, M., Pansarin, E. R., Castro, C. C. D., Zappi, D., & Amaral, M. D. C. E. D. (2006). Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya*, 24, 39-52.
- Arias S. & Terrazas T. (2008). \times *Pachebergia* (Cactaceae), a nothogenus from western Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 23- 28.
- Arnold, M. L., Bulger, M. R., Burke, J. M., Hempel, A. L., & Williams, J. H. (1999). Natural hybridization: how low can you go and still be important? *Ecology*, 80, 371-381.
- Arzabe, A., Aguirre, L. F., & Baldelomar, M. (2018). Pollination system of two endemic Bolivian cacti: *Harrisia tetraacantha* and *Neoraimondia herzogiana*. *Bradleya*, 36, 178-188.
- Arroyo, M. T., Pacheco, D. A., & Dudley, L. S. (2017). Functional role of long-lived flowers in preventing pollen limitation in a high elevation outcrossing species. *AoB Plants*, 9, plx050.
- Badano, E. I., & Schlumberger, B. O. (2001). Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste Argentino. *Gayana Botánica*, 58, 115-122.
- Baker, R. P., Hasenstein, K. H., & Zavada, M. S. (1997). Hormonal changes after compatible and incompatible pollination in *Theobroma cacao* L. *HortScience*, 32, 1231-1234.
- Barrett, S. (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3, 335-341.
- Barrett, S. C. H. (2002). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154.
- Belmonte, E., Faúndez, L., Flores, J., Hoffmann, A., Muñoz, M., & Teillier, S. (1998). Categorías de conservación de cactáceas nativas de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 47, 69-89.

- Caballero-Martínez, L. A., Aguilera-Gómez, L. I., Rivas-Manzano, I. V., Aguilar-Ortigoza, C. J., & Lamus-Molina, V. (2012). Biología floral y polinización de *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. (Convolvulaceae) en Ixtapan del Oro, Estado de México (México). In *Anales de Biología*, 34, 65-76.
- Campbell, D.R., Waser, N.M., & Wolf, P.G. (1998). Pollen transfer by natural hybrids and parental species in an *Ipomopsis* hybrid zone. *Evolution*, 52, 1602-1611.
- Carvalho, G. & Medel, R. (2010). Effects of herkogamy and inbreeding on the mating system of *Mimulus luteus* in the absence of pollinators. *Evolutionary Ecology*, 24, 509–522.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., & Davila, P. (1999). Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany*, 86, 534-542.
- Castilla, A. R., Pope, N. S., O'Connell, M., Rodriguez, M. F., Treviño, L., Santos, A., & Jha, S. (2017). Adding landscape genetics and individual traits to the ecosystem function paradigm reveals the importance of species functional breadth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 12761-12766.
- Chiappa, E. Rojas, M. & Toro, H. (1990). Clave para los géneros de abejas de Chile (Hymenoptera: Apoidea). *Revista Chilena de Entomología*, 18, 67-81.
- Cota, J. H., & Philbrick, C. T. (1994). Chromosome number variation and polyploidy in the genus *Echinocereus* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81, 1054-1062.
- Cruz-Zamora¹, Y, Cruz-García, F. Orozco-Arroyo¹, G. Reyes-Santiago, J. Martínez-Castilla¹, L. Wegier, A & Vázquez-Santana, S. (2017). *Polascontria* (Cactaceae), a nothogenus that represents the gene flow between *Escontria* and *Polaskia*. *Phytotaxa*, 295, 141-158.
- Dafni, A. (1992). *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press.
- Dalsgaard, B., Magård, E., Fjeldså, J., González, A. M. M., Rahbek, C., Olesen, J. M., ... & Lara, C. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS One*, 6, e25891.
- Dar, S. del Coro Arizmendi, Ma. & Valiente-Banuet, A. (2006). Diurnal and Nocturnal Pollination of *Marginocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany*, 97, 423–427.

- de Viana, M. L., Ortega Baes, P., Saravia, M., Badano, E. I., & Schlumpberger, B. (2001). Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 49, 279-285.
- Duarte, M. Guerrero, P. C., Carvallo, G. & Bustamante, R. (2014). Conservation network design for endemic cacti under taxonomic uncertainty. *Biological Conservation*, 176, 236-242.
- Duffy, K. J., & Johnson, S. D. (2017). Specialized mutualisms may constrain the geographical distribution of flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1866), 20171841.
- Eggl, U. & Giorgetta, M. (2015). Flowering phenology and observations on the pollination biology of south american cacti. 1. *Denmoza rhodacantha*. *Haseltonia*, 20, 3–12.
- Eggl, U., & Giorgetta, M. (2013). A putative *Oreocereus* x *Echinopsis* hybrid from southern Bolivia. *Bradleya*, 31, 31-43.
- Faegri, K. F., & van der Pijl, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. (3ra Edición) Pregamon press Ltd. New York.
- Faundez, L., Guerrero, P., Saldivia, P. & Walter, H.E. 2017. *Eriosyce subgibbosa*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T152323A121469131. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T152323A121469131.en>
- Faundez, L., Guerrero, P., Saldivia, P. & Walter, H.E. 2013. *Eriosyce chilensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2013: e.T151924A576839.
- Faundez, L., Guerrero, P., Saldivia, P. & Walter, H.E. 2017. *Eriosyce curvispina*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T152370A121471069.
- 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*, 35, 375-403.
- Finnegan, E. J., Liang, D., & Wang, M. B. (2011). Self-incompatibility: *Smi* silences through a novel sRNA pathway. *Trends in Plant Science*, 16, 238-241.
- Fleming, T. H. (2006). Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 473-481.

- Fleming, T. & Holland, J. (1998). The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*, 114, 368–375.
- Fleming, T. Maurice, S. & Hamrick, J. (1998). Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*, 12, 279–289.
- Fleming, T. H., Maurice, S., Buchmann, S. L., & Tuttle, M. D. (1994). Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81, 858-867.
- Flores-Martínez, Alejandro, Manzanero M., Gladys I., Golubov, Jordan, & Mandujano, María C. (2013). Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences*, 91, 349-356.
- Font, F., & Picca, P. (2001). Natural hybridization between *Trichocereus atacamensis* (Philippi) Marshall and *Denmoza rhodacantha* (Salm-Dyck) Britton & Rose (Cactaceae). *Bradleya*, 19, 59-66.
- Franck, A.R., Cochrane, B.J. & Garey, J.R. (2013). Phylogeny, Biogeography, and Infrageneric Classification of *Harrisia* (Cactaceae). *Systematic Botany*, 38, 210–223.
- Freitas, L., Galetto, L., & Sazima, M. (2006). Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 258, 49-61.
- Frick, W. F., Price, R. D., Heady III, P. A., & Kay, K. M. (2012). Insectivorous bat pollinates columnar cactus more effectively per visit than specialized nectar bat. *The American Naturalist*, 181, 137-144.
- Friedrich, H. (1974). Hybridization as a factor in the evolution of Cactaceae. *Cactus and Succulent Journal*. (U.S.) 46, 213–214.
- Galetto, L. (2007). Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 17, 67-80.
- Galetto, L., Fioni, A., & Calviño, A. (2002). Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*, 25-32.

García, E.C. (2013). Mecanismos de especiación ecológica en plantas y animales. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, 14, 7-13.

García García, M., Ríos Osorio, L. A., & Álvarez del Castillo, J. (2016). La polinización en los sistemas de producción agrícola: revisión sistemática de la literatura. *Idesia (Arica)*, 34, 53-68.

García-Valencia, L. E., Bravo-Alberto, C. E., & Cruz-García, F. (2013). Evitando el incesto en las plantas: control genético y bioquímico. *Tip Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16, 57-65.

Gibbs, J., Brady, S. G., Kanda, K., & Danforth, B. N. (2012a). Phylogeny of halictine bees supports a shared origin of eusociality for *Halictus* and *Lasioglossum* (Apoidea: Anthophila: Halictidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65, 926-939.

Gibbs, J., Albert, J., & Packer, L. (2012b). Dual origins of social parasitism in North American *Dialictus* (Hymenoptera: Halictidae) confirmed using a phylogenetic approach. *Cladistics*, 28, 195-207.

Goettsch, B., Durán, A. P., & Gaston, K. J. (2019). Global gap analysis of cactus species and priority sites for their conservation. *Conservation Biology*, 33, 369-376.

Gomes, V. G., & Araújo, A. C. (2015). Cacti species from the Brazilian Chaco: floral and fruit traits. *Gaia Scientia*, 9, 1-8.

Gómez, J. M., Perfectti, F., Abdelaziz, M., Lorite, J., Muñoz-Pajares, A. J., & Valverde, J. (2014a). Evolution of pollination niches in a generalist plant clade. *New Phytologist*, 205, 440-453.

Gómez, J. M., Muñoz-Pajares, A. J., Abdelaziz, M., Lorite, J., & Perfectti, F. (2014b). Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany*, 113, 237-249.

Gómez, J. M., Perfectti, F., & Camacho, J. P. M. (2006). Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy. *The American Naturalist*, 168, 531-545.

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

Gómez, J. M., & Perfectti, F. (2010). Evolution of complex traits: the case of *Erysimum* corolla shape. *International Journal of Plant Sciences*, 171, 987-998.

Gonzalez-Vaquero, R.A.G. (2015). *Corynura* Spinola y *Halictillus* Moure: dos géneros socialmente polimórficos en la base de la tribu de abejas silvestres Augochlorini (Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39, 157-192

Gorostiague, P. & Ortega-Baes, P. (2016). How specialised is bird pollination in the Cactaceae? *Plant Biology*, 18, 63-72.

Gorostiague, P., & Ortega-Baes, P. (2017). Pollination biology of *Echinopsis leucantha* (Cactaceae): passerine birds and exotic bees as effective pollinators. *Botany*, 95, 53-59.

Gotelli, N.J., Hart, E.M., & Aaron M. Ellison (2015) *EcoSimR*: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0.

Gottsberger, G. (1990). Flowers and Beetles in the South American Tropics. *Plant Biology*, 103, 360-365.

Grant, P. R. (1994). Population variation and hybridization: comparison of finches from two archipelagos. *Evolutionary Ecology*, 8, 598-617.

Grant, V. & Grant, K. (1979). Hybridization and variation in the *Opuntia phaeacantha* group in central Texas. *Botanical Gazette*, 140, 208-215.

Grant, V. & Grant, K. (1971). Natural Hybridization between the Cholla Cactus Species *Opuntia spinosior* and *Opuntia versicolor*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68, 1993-1995.

Griffith, M. Patrick (2001) "Experimental Hybridization of Northern Chihuahuan Desert Region *Opuntia* (Cactaceae)," *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 20, 6.

Guerrero, P. C., Durán, A. P., & Walter, H. E. (2011a). Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments*, 75, 991-997.

Guerrero, P. C., Arroyo, M. Bustamante, R. Duarte, M. Hagemann, T. & Walter, H. (2011b). Phylogenetics and predictive distribution modeling provide insights into the geographic divergence of *Eriosyce* subgen. *Neoporteria* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 297, 113–128.

Guerrero, P. C., Carvallo, G. O., Nassar, J. M., Rojas-Sandoval, J., Sanz, V., & Medel, R. (2012). Ecology and evolution of negative and positive interactions in Cactaceae: lessons and pending tasks. *Plant Ecology & Diversity*, 5, 205–215.

Guerrero *et al.* 2019 en prensa

Herrera, C. M. (2005). Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany*, 92, 13-20.

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A., (2016). iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.12.

Hoover, S. E., Ladley, J. J., Shchepetkina, A. A., Tisch, M., Giese, S. P., & Tylianakis, J. M. (2012). Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters*, 15, 227-234.

Hoffman, J. A., & Walter, M. H. (2004). *Cactaceas en la flora silvestre de Chile: una guía para la identificación de los cactus que crecen en el país. Segunda edición revisada y aumentada.* Santiago, Chile. 10-307. Pp 16-17.

Hutchinson, G. E. (1957). *Treatise on Limnology*. 3V. V1-Geography Physics and Chemistry. V2-Introduction to Lake Biology and Limnoplankton. V3-Limnological Botany. John Wiley & Sons.

Humaña, A. M., Cisternas, M. A., & Valdivia, C. E. (2008). Breeding system and pollination of selected orchids of the genus *Chloraea* (Orchidaceae) from central Chile. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 203, 469-473.

Ibarra, M., & Monzerrat, M. (2015). Evolución de las interacciones planta-polinizador en un sistema especializado: el caso de *Calceolaria* en Chile.

Jaffuel, F., & A Piri6n, A., (1926). Himen6pteros del Valle de Marga-Marga. *Revista Chilena de Historia Natural*, 30, 362-383.

Jim6nez-Dur6n, K., & Cruz-García, F. (2011). Incompatibilidad sexual, un mecanismo gen6tico que evita la autofecundaci6n y contribuye a la diversidad vegetal. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 34, 1-9.

Johnson, S. D., Mor6, M., Amorim, F. W., Haber, W. A., Frankie, G. W., Stanley, D. A. & Raguso, R. A. (2017). The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Functional Ecology*, 31, 101-115.

- Johnson, S. D. (2010). The pollination niche and its role in the diversification and maintenance of the southern African flora. *Philosophical Transactions of The Royal Society B.*, 365, 499-516.
- Johnson, S. D., & Steiner, K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 140-143.
- Kattermann, F. (1994). *Eriosyce* (Cactaceae). The genus revised and amplified. *Succulent Plant Research 1*. Richmond, Surrey: (eds. D. Hunt & N. Taylor). David Hunt, 78.
- Lande, R. & Schemske, D. W. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39, 24-40.
- Lara Ruiz, J. (2009). Lepidoptera visitantes y polinizadores de *Platanthera* sp. En el Pirineo (Huesca y Lérida) y el Macizo Cazorla-Segura (Jaén, España) (Lepidoptera). *Boletín de la SEA*, 45, 485-487.
- Lau, J. Y., Pang, C. C., Ramsden, L., & Saunders, R. M. (2016). Reproductive resource partitioning in two sympatric *Goniothalamus* species (Annonaceae) from Borneo: floral biology, pollinator trapping and plant breeding system. *Scientific Reports*, 6, 35674.
- Lázaro, A., & Tur, C. (2018). Los cambios de uso del suelo como responsables del declive de polinizadores. *Revista Ecosistemas*, 27, 23-33.
- Leebens-Mack, J., & Milligan, B. G. (1998). Pollination biology in hybridizing *Baptisia* (Fabaceae) populations. *American Journal of Botany*, 85, 500-507.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology: second English edition*. Developments in environmental modelling, 20.
- Lemus-Jiménez, L. J., & Ramírez, N. (2005). Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 415-430.
- Lenzi, M. & Orth, A. (2012). Mixed reproduction systems in *Opuntia monacantha* (Cactaceae) in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 35, 49-58.
- Leppik, E. E. (1969). Morphogenic classification of flower types. *Phytomorphology*, 18, 451-66.
- Liu, B., Morse, D., & Cappadocia, M. (2009). Compatible Pollinations in *Solanum chacoense* Decrease Both S-RNase and S-RNase mRNA. *PLoS ONE*, 4, e5774.
- Lloyd, D. G. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 370-380.

- Locatelli, E., & Machado, I. C. S. (1999). Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya*, 17, 75-86.
- Luangsuwalai, K. Paull, R. & Ketsa, S. (2013). Compatible and incompatible pollination and the senescence and ovary growth of *Dendrobium* flowers. *European Journal of Environmental Sciences*, 3, 35–42.
- Luebert, F. & Pliscoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria.
- Machado, M. C. (2008). What is the role of hybridization in the evolution of the Cactaceae?. *Bradleya*, 26, 1-18.
- Mandujano M.C. Carrillo-Ángeles I. Martínez-Peralta C. & Golubov J. (2010) Biología Reproductiva de Cactaceae. En: Ramawat K. (eds) Desert Plants. Springer, Berlín, Heidelberg, 197-230.
- Marques, I., Rosselló-Graell, A., Draper, D., & Iriondo, J. M. (2007). Pollination patterns limit hybridization between two sympatric species of *Narcissus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, 94, 1352-1359.
- Martínez-Ávalos, JG. (2007). Estudio demográfico del “star cactus” *Astrophytum asterias* (Lem.) Zucc. (Cactaceae) una especie en riesgo de extinción. PhD Thesis, Universidad Autónoma de Nuevo León, Mexico.
- McCune, B., Grace, J. B., & Urban, D. L. (2002). Analysis of ecological communities (Vol. 28). Gleneden Beach: MjM software design.
- McIntosh, M. (2002). Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 162, 273–288.
- McIntosh, M. E. (2005). Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology*, 19, 727-734.
- McCune, B., & Mefford, M. J. (2006). PC-ORD 5.0. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Medel, R., González-Browne, C., Salazar, D., Ferrer, P., & Ehrenfeld, M. (2018). The most effective pollinator principle applies to new invasive pollinators. *Biology Letters*, 14, 20180132.

- Medel, R., Botto-Mahan, C., & Kalin-Arroyo, M. (2003). Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology*, 84, 1721-1732.
- Méndez, R. Durán, A. Dorantes, G. Dzib, L. Sima', P. Sima', R. Orellana. (2005). Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments*, 62, 363–376.
- Mesquita-Neto, J. N., Borges, J. P., de Sá, T. F., de Oliveira Teixeira, T. P., Ferreira, I. N., Furtado, M. T., ... & Franceschinelli, E. V. (2018). Pollen flow and pollinator sharing among synchronopatric species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 1-11.
- Michener CD (2007) *The Bees of the World* (2nd edition). The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London, United Kingdom, xvi+ 953 pp.
- Ministerio del Medio Ambiente. (2017). Ficha Resumen de Especie: *Eriosyce subgibbosa*. Consultado: 20 de agosto de 2018. http://www.mma.gob.cl/clasificacionespecies/fichas6proceso/fichas2010/Eriosyce%20subgibbosa_P06R5_RCE.pdf
- Mitchell, R. J., Flanagan, R. J., Brown, B. J., Waser, N. M., & Karron, J. D. (2009). New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany*, 103, 1403-1413.
- Molina-Freaner, F. Rojas-Martínez, A. Fleming, T. & Valiente-Banuet, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 56, 117–127.
- Montalva, J., & Ruz, L. (2010). Actualización de la lista sistemática de las abejas chilenas (Hymenoptera: Apoidea). *Revista Chilena de Entomología*, 35.
- Montanucci, R. (2015). Experimental evidence for reproductive isolation between *Astrophytum coahuilense* (H. Möller) Kayser and *A. capricorne* var. *senile* (Fric) Okumura (Cactaceae). *Haseltonia*, 20, 13–21.
- Moreno C. 2001. Métodos para medir la Biodiversidad. M & T-Manuales y Tesis SEA. Cooperación Iberoamericana CYTED. UNESCO Orcyt. Sociedad Entomológica Aragonesa, México, 84 pp.
- Mottram, R. (2008). Hybridization in nature. *CactusWorld*, 26, 48-49.

- Munguía-Rosas, M. A., Sosa, V. J., & Jácome-Flores, M. E. (2010). Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology*, 12, 578-586.
- Muñoz, M., Núñez, H., & Yáñez, J. (1996). Libro rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile (p. 203). Santiago: Ministerio de Agricultura, Corporación Nacional Forestal.
- Murali, K. S., & Sukumar, R. (1994). Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology*, 759-767.
- Murúa, M., Cisterna, J., & Rosende, B. (2014). Pollination ecology and breeding system of two *Calceolaria* species in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 87, 7.
- Murúa, M., & Espíndola, A. (2015). Pollination syndromes in a specialised plant-pollinator interaction: does floral morphology predict pollinators in *Calceolaria*?. *Plant Biology*, 17, 551-557.
- Nassar, J. Ramírez, N. & Linares, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 84, 918-927.
- Nassar, J. M., Ramírez, N., Lampo, M., González, J. A., Casado, R., & Nava, F. (2006). Reproductive biology and mating system estimates of two Andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany*, 99, 29-38.
- Negrón-Ortiz, V. (1998). Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low?. *Sex Plant Reprod*, 11, 208-212.
- Nobel, P.S. (Ed.). (2002). *Cacti: biology and uses*. Univ of California Press.
- Nyffeler, R. (2002). Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnk/matk* and *trnl-trnf* sequences. *American Journal of Botany*, 89, 312-326.
- Obeso, J. R., & Herrera, J. M. (2018). Polinizadores y cambio climático. *Revista Ecosistemas*, 27, 52-59.
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L. & Rotenberry, J. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, 103, 1471-1480.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120, 321-326.

- Ortega-Baes, P. Saravia, M. Sühring, S. Godínez-Alvarez, H. & Zamar, M. (2011). Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (Cactaceae): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology*, 13, 33-40.
- Osborn, M. M., Kevan, P. G., & Lane, M. A. (1988). Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159, 85-94.
- Ossa, C. G., & Medel, R. (2011). Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D.Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botánica*, 68, 213-219.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E., & Valiente-Banuet, A. (2003). Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany*, 90, 593-602.
- Palomino, G., & Heras, H. M. (2001). Karyotypic studies in *Opuntia cochineria*, *O. hyptiacantha*, and *O. streptacantha* (Cactaceae). *Caryologia*, 54, 147-154.
- Pascarella, J.B. (2007). Mechanisms of prezygotic reproductive isolation between two sympatric species, *Gelsemium rankinii* and *G. sempervirens* (Gelsemiaceae), in the southeastern united states. *American Journal of Botany*, 94, 468-476.
- Pauw, A. (2013). Can pollination niches facilitate plant coexistence?. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 30-37.
- Pavón, N. P., & Briones, O. (2001). Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, 49, 265-277.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Sgardelis, S. P., Mazaris, A. D., Pantis, J. D., & Waser, N. M. (2014). Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecologica*, 59, 104-111.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53-74.
- Pinto, Raquel. (2007). Estado de conservación de *Eulychnia iquiquensis* (Schumann) Britton et Rose (Cactaceae) en el extremo norte de Chile. *Gayana Botánica*, 64(1), 98-109.

- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rafferty, N. E., & Ives, A. R. (2012). Pollinator effectiveness varies with experimental shifts in flowering time. *Ecology*, 93, 803-814.
- Rojas-Sandoval, J., & Meléndez-Ackerman, E. (2009). Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (Cactaceae), an endangered Caribbean species. *American Journal of Botany*, 96, 2270-2278.
- Ramirez, N. & Brito, Y. (1990). Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuela llanos. *American Journal of Botany*, 77, 1260-1271.
- Ramsey, J., Bradshaw Jr, H. D., & Schemske, D. W. (2003). Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution*, 57, 1520-1534.
- Redmond, C. M., & Stout, J. C. (2018). Breeding system and pollination ecology of a potentially invasive alien *Clematis vitalba* L. in Ireland. *Journal of Plant Ecology*, 11, 56-63.
- Ritter, F. (1980). Kakteen in Südamerika Ergebnisse meiner 20 jährigen Feldforschungen, Band 3.
- Rodriguez, R., Marticorena, C., Alarcón, D., Baeza, C., Cavieres, L., Finot, V. L., ... & Ruiz, E. (2018). Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica*, 75, 1-430.
- Rojas, F., & Toro, H., (2000). Revisión de las especies de *Caenohalictus* (Halictidae-Apoidea) presentes en Chile. *Boletín Museo Nacional Historia Natural*, 49, 163-214.
- Ruiz-Zapata, T. & Arroyo, M. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.
- Ruz, L., & H Toro, H., (1983). Revision of the Bee Genus *Liphanthus* (Hymenoptera: Andrenidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 52, 235-299.
- Sahley, C. (1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 83, 1329-1336.
- Salas-Arcos, L., Lara, C., & Ornelas, J. F. (2017). Reproductive biology and nectar secretion dynamics of *Penstemon gentianoides* (Plantaginaceae): a perennial herb with a mixed pollination system?. *PeerJ*, 5, e3636.
- Saldivia, P., & Rojas, G. (2008). Nuevos registros y antecedentes de la familia Cactaceae para Chile en la región de Aisen. *Gayana Botánica*, 65, 198-208.

Sargent, R. D., & Ackerly, D. D. (2007). Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 123-130.

Schlumpberger, B. O., & badano, E. I. (2005). Diversity of floral visitors to *Echinopsis atacamensis* subsp. *pasacana* (Cactaceae). *Haseltonia*, 11, 18-27.

Schlumpberger, B. O., Cocucci, A. A., Moré, M., Sérsic, A. N., & Raguso, R. A. (2009). Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany*, 1-12.

Schlumpberger, B. O., & Renner, S. S. (2012). Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany*, 99, 1335-1349.

Soltis, P.S., & Soltis, D.E. (2009). The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 561-588.

Solís-Montero, L., & Vallejo-Marín, M. (2017). Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecology and Evolution*, 7, 2706-2715.

Squeo, F. A., Arancio, G., & Cavieres, L. A. (2001). Sitios Prioritarios para la Conservación de la flora nativa con riesgos de extinción en la IV Región de Coquimbo, Chile. Libro rojo de la flora nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo, 171-193.

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

Strong, AW. & Williamson, PS. (2007). Breeding system of *Astrophytum asterias*: an endangered cactus. *The Southwestern Naturalist*, 52, 341-346.

Tadey, M. (2008). Efecto del ganado sobre los niveles de polinización en especies vegetales del monte patagónico. *Ecología Austral*, 18, 89-100.

Taylor, N.P. (1991). The genus *Melocactus* in Central and South America. *Bradleya*, 9, 1–80.

Taylor, N.P. & Zappi, D.C. (2004). *Cacti of eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey.

- Tepedino, V. J., Griswold, T. L., & Bowlin, W. R. (2010). Reproductive biology, hybridization, and flower visitors of rare *Sclerocactus* taxones in Utah's Uintah Basin. *Western North American Naturalist*, 377-386.
- Tel-Zur, N., Mouyal, J., Cisneros, A., & Mizrahi, Y. (2012). Intergeneric hybridization within the tribe Hylocereeae, subfamily Cactoideae (Cactaceae). *Israel Journal of Plant Sciences*, 60, 325-334.
- Toro, H. (1997). Nuevas especies chilenas de Xeromelissinae: (Hymenoptera: Colletidae). *Acta Entomológica Chilena*, 21, 7-12.
- Urban, D. (2005). New species of *Anthrenoides* Ducke (Hymenoptera, Andrenidae) from Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49, 36-62.
- Valdivia, C. E., & Niemeyer, H. M. (2006). Do pollinators simultaneously select for inflorescence size and amount of floral scents? An experimental assessment on *Escallonia myrtoidea*. *Austral Ecology*, 31, 897-903.
- Valerio, R., & ramírez, N. (2003). Depresión exogámica y biología reproductiva de *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertner (Portulacaceae). *Acta Botánica Venezuelica*, 26, 111-124.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M. & Dávila. (1997). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 37, 331–341.
- Vallejo- Marín, M. (2007). Article Addendum: The paradox of clonality and the evolution of self-incompatibility. *Plant Signaling and Behavior*, 2, 265-266.
- Vallejo-Marín, M., Da Silva, E. M., Sargent, R. D., & Barrett, S. C. (2010). Trait correlates and functional significance of heteranthy in flowering plants. *New Phytologist*, 188, 418-425.
- Van Der Kooi, C. J., Pen, I., Staal, M., Stavenga, D. G., & Elzenga, J. T. M. (2016). Competition for pollinators and intra-communal spectral dissimilarity of flowers. *Plant Biology*, 18, 56-62.
- Van der Niet, T., Peakall, R. & Johnson, S. (2014). Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. *Annals of Botany*, 113, 199–211.
- van der Niet, T., & Johnson, S. D. (2012). Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 353-361.
- Vereecken, N. J., Cozzolino, S., & Schiestl, F. P. (2010). Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 103.

Vidal, M. & Ramírez, N. (2005). Specificity and pollination niche of plant species in a secondary deciduous forest. *Ecotropicos*, 18, 73-88.

Walter, H. (2008). Floral biology, phylogeography and systematics of *Eriogyne* subgenus *Neoporteria* (Cactaceae). *Bradleya*, 26, 75-98.

Walter, H. E. (2010). Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205, 757-763.

Walter, H. & Sielfed, K (1973). Contribución al conocimiento de las especies chilenas del género *Trichothurgus* Moure 1949 (Himenoptera, Apoidea). *Museo Nacional de Historia Natural*, 206, 3-10.

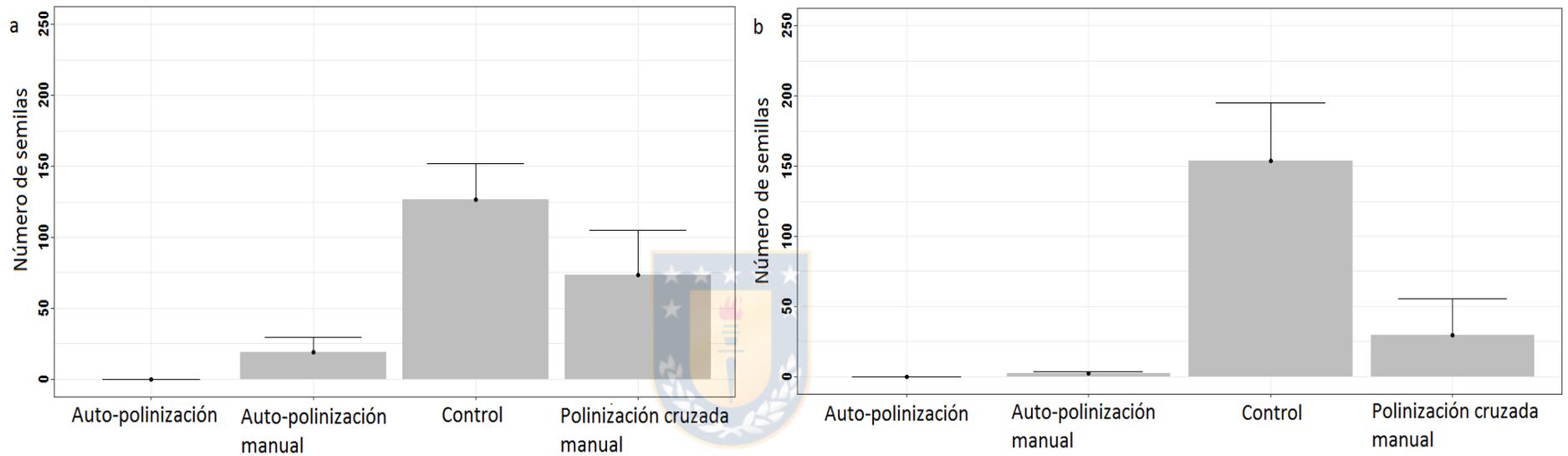
Weber, M. G., & Strauss, S. Y. (2016). Coexistence in close relatives: beyond competition and reproductive isolation in sister taxones. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 359-381.

Weiss, J. Nerd, A. & Mizrahi, Y. (1994). Flowering Behavior and Pollination Requirements in Climbing Cacti with Fruit Crop Potential. *Hortscience*, 29, 1487-1492.

Wendt, T., Canela, M. B. F., de Faria, A. P. G., & Rios, R. I. (2001). Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1760-1767.

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

8. ANEXO



Anexo 1. Número de semillas bajo cuatro tratamientos de polinización. (a) *Eriosyce chilensis* y (b) *Eriosyce chilensis* var. *albidiflora*. El eje de las abscisas indica los tratamientos. El eje de las ordenadas indica el número de semillas obtenidas. La barra indica la media y las líneas la desviación estándar. El tratamiento Auto-polinización manual consiste en que a las flores focales de los taxones se les coloca polen proveniente de sí misma, luego de aplicar el polen fueron tapadas con tul.

Anexo 2: Riqueza de especies en los cuatro taxones registrados durante los avistamientos.

Orden	Familia	Subfamilia	Género	Especie	<i>E. subgibbosa</i>		<i>E. curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>		<i>E. chilensis</i>		<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	
					2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
Coleóptera	Mordellidae	Mordellinae	<i>Mordella</i>	<i>Mordella sp</i>			+	+				+
Coleóptera				<i>Coleoptera sp1</i>			+*	+*	+*	+*	+*	+*
Coleóptera	Buprestidae	Buprestinae	<i>Cylindrophora</i>	<i>Cylindrophora maulica</i>			+	+				
Coleóptera	Melyridae	Melyrinae	<i>Arthrobrachus</i>	<i>Arthrobrachus sp.</i>			+	+				
Coleóptera	Tenebrionidae	Pimeliinae	<i>Nyctopetus</i>	<i>Nyctopetus tenebrioides</i>							+	+
Díptero	Syrphidae			<i>Syrphidae sp</i>				+				
Díptero				<i>Diptero sp1</i>			+	+	+*	+*	+*	+*
Hymenoptera	Apiforme	Andrenidae	<i>Anthrenoides</i>	<i>Anthrenoides sp. 1</i>			+	+	+	+	+	+
Hymenoptera	Apiforme	Andrenidae	<i>Liphantus</i>	<i>Liphantus sp. 1</i>			+		+	+	+	+
Hymenoptera	Apiforme	Apidae	<i>Alloscirtetica</i>	<i>Alloscirtetica lanosa</i> Urban				+				
Hymenoptera	Apiforme	Apidae	<i>Apis</i>	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus							+	
Hymenoptera	Apiforme	Apidae	<i>Diadasia</i>	<i>Diadasia chilensis</i> Spinola			+					
Hymenoptera	Apiforme	Colletidae	<i>Chilicola</i>	<i>Chilicola mantagua</i> Toro & Moldenke			+					
Hymenoptera	Apiforme	Colletidae	<i>Chilicola</i>	<i>Chilicola sp. 1</i>			+	+	+	+	+	
Hymenoptera	Apiforme	Colletidae	<i>Xenochilicola</i>	<i>Xenochilicola diminuta</i> Toro & Moldenke							+	
Hymenoptera	Apiforme	Halictidae	<i>Caenohalictus</i>	<i>Caenohalictus cyanopygus</i> Rojas & Toro	+							

Hymenoptera	Apiforme	Halictidae	<i>Caenohalictus</i>	<i>Caenohalictus rostraticeps</i> Friese	+							
Hymenoptera	Apiforme	Halictidae	<i>Caenohalictus</i>	<i>Caenohalictus</i> sp. 1					+			
Hemiptera	Apiforme	Halictidae	<i>Corynura</i>	<i>Corynura herbsti</i> Alfken							+	
Hemiptera	Apiforme	Halictidae	<i>Dialictus</i>	<i>Dialictus</i> sp. 1	+	+	+	+				+
Hymenoptera	Apiforme	Halictidae	<i>Dialictus</i>	<i>Dialictus</i> sp. 2							+	
Hymenoptera	Apiforme	Megachilidae	<i>Trichothurgus</i>	<i>Trichothurgus dubius</i> Sichel			+	+	+	+	+	
Hymenoptera	Formicidae						+*	+	+*			+
Apodiformes	Trochilidae	Trochilinae	<i>Patagonas</i>	<i>Patagonas gigas</i> Picaflor gigante Vieillot	+	+						
Hemiptera				<i>Hemiptera</i> sp		+						



Anexo 3: Datos del número de muestra, estimado de Riqueza y Shannon, error estándar, intervalos de confianza de cada taxones de estudio en los dos periodos de muestreo (2016-2017). Los primeros representan el año 2016 y los siguientes representan el año 2017.

Especie	Muestra (T)	S.ob s	chaoRichness				chaoShannon			
			Estimado r (Riqueza estimada)	Error estándar	Intervalo confianza inferior	Intervalo confianza superior	Estimado Shannon	Error estándar	Intervalo confianza inferior	Intervalo confianza superior
<i>Eriosyce subgibbosa</i>	50	4	4	0,52	4	5,62	0,71	0,12	0,68	0,95
<i>Eriosyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	85	7	7,49	1,31	7,02	15,35	1,58	0,08	1,54	1,74
<i>Eriosyce chilensis</i>	32	4	4	0,39	4	5,01	1,17	0,1	1,12	1,38
<i>Eriosyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	32	7	12,81	6,86	7,93	43,28	1,58	0,2	1,38	1,99
<i>Eriosyce subgibbosa</i>	14	2	2	0,33	2	2,84	0,4	0,16	0,41	0,76
<i>Eriosyce curvispina</i> var. <i>mutabilis</i>	118	5	5	0,4	5	6,01	0,78	0,1	0,77	0,98
<i>Eriosyce chilensis</i>	74	8	10,22	3,35	8,26	26,81	1,14	0,14	1,07	1,43
<i>Eriosyce chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	96	3	3	0,48	3	4,49	0,63	0,05	0,62	0,75