



Utilizando iNaturalist para estudiar el polimorfismo del color floral en *Phlox pilosa* y su relación con variables climáticas

TRABAJO FIN DE GRADO CURSO 2021/2022

Autor: Sergio Longa García

Correo: serlongar@alum.us.es

Tutor: José Carlos Del Valle García

Grado en Biología, Universidad de Sevilla

ÍNDICE

```
Resumen (págs 3 - 4)
Summary (págs. 4 - 5)
Introducción (págs 6 - 9)
Materiales y métodos (págs. 10 - 13)
       Recopilación de datos y puntuación del color de las flores (págs. 10 - 12)
       Datos climáticos (págs. 12 - 13)
       Análisis estadísticos (pág. 13)
Resultados (págs. 14 - 19)
       Frecuencia y distribución del fenotipo del color floral (págs. 14 - 15)
       Correlación de las variables climáticas con la pigmentación (págs. 15 - 19)
Discusión (págs. 20 - 22)
Conclusión (pág. 22)
Referencias (págs. 23 - 26)
Material suplementario (págs. 27 - 29)
```

RESUMEN

La "ciencia ciudadana" se define como la implicación activa del público no especializado en la investigación científica. Esta nueva forma de generar conocimiento ha ganado popularidad en los últimos años y actualmente se encuentra en pleno auge. iNaturalist es quizás la plataforma de ciencia ciudadana más extendida para compartir observaciones de especies vegetales y animales, ofreciendo una extensa base de datos a gran escala. La fascinación que el color floral despierta en el ser humano se refleja en el elevado número de observaciones recogidas en iNaturalist de plantas con flores vistosas y coloreadas. Phlox pilosa, una especie vegetal nativa de Estados Unidos, es una de esas plantas que acumulan un elevado número de observaciones en iNaturalist. Esta especie exhibe flores de color rosado debido a la acumulación de antocianinas, pigmentos florales presentes en una gran variedad de angiospermas, si bien en algunas poblaciones naturales también se encuentran individuos de flores blancas que oscilan desde unos pocos individuos hasta cientos de plantas en algunos casos. Además, las flores de esta especie también pueden perder la coloración en el centro de la flor, dando lugar a patrones de pigmentación en las zonas más próximas a los verticilos sexuales. La proximidad a su congénere P. glaberrima parece explicar el aumento de individuos de flores blancas, presumiblemente para prevenir movimientos interespecíficos de polinizadores y, por tanto, reducir la hibridación. Sin embargo, nuevas líneas de investigación sugieren que factores abióticos distintos de los polinizadores también pueden actuar como agentes selectivos del color floral. En este estudio hemos utilizado la extensa base de datos disponible en iNaturalist para estudiar la frecuencia de los fenotipos (tanto para el color de la flor como para la pigmentación del centro de la misma) de la especie P. pilosa, así como si su frecuencia está afectada por factores ambientes. Para ello, hemos interpolado las observaciones obtenidas a partir de iNaturalist con los valores bioclimáticos extraídos a partir de la base de datos de PRISM (Universidad de Oregón, Estados Unidos). Encontramos que los individuos de flores pigmentadas son claramente los más frecuentes, con un total del 95,4% de las observaciones recogidas en iNaturalist. Igualmente, un 83.6% de las observaciones presentaban flores con el centro pigmentado. En general, la ausencia de pigmentación en los pétalos de P. pilosa no parece explicarse por factores ambientales; sin embargo, la pérdida de pigmentación en el centro de la flor, ya sea total o parcialmente, es más frecuente en plantas presentes en ecosistemas más estresantes (i.e., donde la temperatura, el déficit de vapor y la radiación solar horizontal es mayor) localizados mayoritariamente en la mitad sur de su rango de distribución. Estos resultados sugieren que el color de la flor en *P. pilosa* está sujeta a una fuerte selección mediada por polinizadores que previenen cambios drásticos en la coloración de la flor que afecten a la reproducción de la planta. Sin embargo, los patrones de pigmentación del centro de la flor apuntan a que los factores abióticos podrían estar modulando rasgos florales en esta especie.

SUMMARY

"Citizen science" is defined as the active involvement of the non-specialist public in scientific research. This new way of generating knowledge has increased popularity in recent years and is currently booming. iNaturalist is probably the most widespread citizen science platform for sharing observations of plant and animal species, providing an extensive largescale database. The human attraction to floral color is reflected in the large number of observations of colorful and eye-catching flowers on iNaturalist. *Phlox pilosa*, a native specie of the United States, is one of those plants that accumulates a huge amount of observations in iNaturalist. This specie exhibits pink flowers due to the accumulation of anthocyanins, a floral pigment present in a variety of angiosperms, although in some natural populations white-flowered individuals are also found, ranging from a few individuals to hundreds of specimens in some cases. In addition, the flowers of this species can also lose coloration in the center of the flower, giving rise to pigmentation patterns in the areas closest to the sexual whorls. The proximity to its congener P. glaberrima seems to explain the increase in whiteflowered individuals, presumably to prevent interspecific movement of pollinators and thus reduce hybridization. However, new lines of research suggest that abiotic factors other than pollinators may also act as selective agents of floral color. In this study, we used the extensive database available in iNaturalist to study the frequency of phenotypes (for both flower color and flower center pigmentation) of the species P. pilosa, as well as if their frequency is affected by environmental factors. For this purpose, we interpolated observations obtained from iNaturalist with bioclimatic values extracted from the PRISM database (University of Oregon, USA). We found that individuals with pigmented flowers are clearly the most frequent, with a total of 95.4% of the observations collected in iNaturalist. Similarly, 83.6% of the observations had flowers with a pigmented center. In general, the absence of pigmentation in the petals of *P. pilosa* does not seem to be explained by environmental factors; however, the loss of pigmentation in the center of the flower, either totally or partially, is more frequent in plants present in more stressful ecosystems (i.e., where temperature, vapor deficit and horizontal solar radiation is higher) mostly located in the southern half of its distribution range. These results suggest that flower color in *P. pilosa* is subject to strong pollinator-mediated selection that prevents drastic changes in flower coloration affecting plant reproduction. However, the pigmentation patterns of the flower center point to the fact that abiotic factors could be modulating floral traits in this species.

Keywords: agentes selectivos abióticos; ciencia ciudadana; iNaturalist; *Phlox pilosa*; pigmentación; polimorfismo de color floral.

INTRODUCCIÓN

A finales del siglo pasado, se acuñó el término "ciencia ciudadana" y desde entonces esta forma de generar nuevo conocimiento no ha parado de ganar popularidad. Existen numerosas definiciones para este término, pero todas ellas coinciden en un punto clave: la implicación activa del público no especializado en la investigación científica (Vohland et al., 2021). Algunas personas equiparan la "ciencia ciudadana" con un movimiento para democratizar la ciencia, de manera que científicos y público no especializado puedan llegar a reunirse, presentar y analizar colectivamente grandes cantidades de datos (Irwin, 1995). Algunos proyectos, incluso, han tratado de elevar la llamada "ciencia ciudadana" a un método científico de primer rango (Silvertown, 2009). Aunque existen algunos proyectos de ciencia ciudadana de larga duración, como el "Christmas Bird Count", que lleva realizándose en Estados Unidos desde 1990 y es probablemente el proyecto de "ciencia ciudadana" más longevo del mundo (Dunn et al., 2005; Bonney et al., 2016), no ha sido hasta finales de los años 90 y comienzos del nuevo siglo cuando estas actividades han vivido su mayor auge, motivado principalmente por el avance de las nuevas tecnologías y la aparición de las redes sociales (Kobori et al., 2016).

La "ciencia ciudadana" muestra una gran diferencia respecto a la ciencia tradicional: la implicación de ciudadanos que no necesitan necesariamente estar relacionadas con el ámbito científico ha posibilitado la recogida de datos a gran escala, algo que sería impensable en la elaboración de proyectos científicos individuales (Miller-Rushing et al., 2012; Johnson et al., 2014). El público implicado en la "ciencia ciudadana" participa en proyectos de naturaleza muy diversa, desde aquellos que estudian el cambio climático hasta los que monitorizan la presencia de especies invasoras, entre otros (véase www.citizenscience.org). Algunos proyectos se basan en hipótesis y recogen datos para responder a una pregunta de investigación concreta, mientras que otros se centran en el estudio general de la materia de interés (abejas, plantas, aves, etc.) (Silvertown, 2009; Bonney et al., 2016). En todos los casos, las bases de datos elaboradas a partir de las observaciones de los ciudadanos contienen una gran cantidad de información lista para ser utilizada, siendo cada vez más frecuente utilizar esta información para validar hipótesis científicas (Johnson et al., 2014).

En los últimos años se han desarrollado multitud de herramientas relacionadas con la "ciencia ciudadana" que permiten, entre otras cosas, abordar el estudio de la biodiversidad

de las especies y monitorizarlas en todo el mundo casi en tiempo real (Chandler et al., 2017). Entre todas las plataformas posibles (e.g., iNaturalist, eBird, Nature's Notebook, Pl@ntNet, etc.), iNaturalist (www.inaturalist.org) es quizás la más extendida, probablemente porque hace que sea sencillo para cualquiera compartir observaciones, así como obtener y hacer identificaciones de cualquier especie. iNaturalist está basada en la colaboración colectiva de observaciones e identificaciones de especies vegetales y animales; requiere que las observaciones vengan acompañadas de información sobre la fecha y la localidad donde se produce la observación, así como de fotografías que permitan que otros usuarios validen o corrijan dichas observaciones con posterioridad. Son varios los estudios que ya se han beneficiado de la extensa base de datos que puede obtenerse de esta plataforma para fines tan diversos como el estudio de las interacciones planta-polinizador (Gazdic & Groom, 2019), la detección de especies invasoras (Moulin, 2020) o incluso el redescubrimiento de especies que se creían extintas (Richart et al., 2019), entre otros ejemplos. Si bien iNaturalist ofrece un fácil acceso a un gran volumen de información, en algunos casos especialmente valiosa por la imposibilidad de obtener dicha información de forma directa, también presenta otras debilidades. Debido a que el conocimiento generado en esta plataforma normalmente procede de personal no científico, no experto o simplemente sin un amplio conocimiento en la materia de interés, en ciertas ocasiones pueden llegar a producirse imprecisiones en las observaciones, lo que puede llevar a inferencias erróneas (Cruickshank et al., 2019).

No hay duda de la fascinación que el color floral ha despertado en el ser humano desde antaño, no solo entre la ciudadanía (algo que puede verse reflejado en el elevado número de observaciones de especies vegetales con flores vistosas y coloreadas en iNaturalist), sino también entre la comunidad científica (e.g., Wright, 1978), siendo el color floral un importante sistema modelo para el estudio de los procesos evolutivos y ecológicos (Clegg & Durbin, 2000). Un campo especialmente interesante es el de la variación de color floral o polimorfismo floral, frecuente en muchas especies de plantas. El polimorfismo floral se define como la ocurrencia de al menos dos variedades discretas de color floral en la misma población (Narbona et al., 2018). El color floral viene principalmente determinado por la presencia de diferentes tipos de pigmentos, los cuales absorben a longitudes de onda específicas cuando la luz incide sobre ellos. El resto de longitudes de onda que no absorbidas se reflejan, siendo este el color que percibe el observador (Van der Kooi et al., 2019). Los

pigmentos florales se clasifican en cuatro grandes grupos: clorofilas, carotenoides, flavonoides y betalaínas (Lee 2007; Tanaka et al., 2008; Narbona et al., 2021). Los flavonoides son los pigmentos más extendidos y diversos entre las angiospermas (Iwashina, 2015) e incluyen importantes grupos de pigmentos como las auronas, flavonoles, flavonas y las antocianinas, entre otros (Tanaka et al., 2008; Narbona et al., 2021). De entre ellos, las antocianinas son los flavonoides que generan una mayor variedad cromática, coloreando las flores de color azul, rosa, naranja o rojo (Grotewold, 2006). Además, cuando están presentes en tejidos vegetativos pueden presentar funciones de protección frente a diferentes tipos de estrés de tipo tanto biótico como abiótico, como por ejemplo frente a la herbivoría, patógenos, radiación ultravioleta (en adelante, UV), sequía o altas temperaturas, entre otros (Landi et al., 2015).

El color floral ha sido considerado tradicionalmente como un rasgo adaptativo para atraer a los polinizadores (Fenster et al., 2004). Sin embargo, trabajos más recientes sugieren que factores abióticos distintos de los polinizadores también pueden actuar como agentes selectivos del color floral, ejerciendo efectos pleiotrópicos en genes que median la tolerancia de la planta frente al estrés ambiental (Strauss & Whittall, 2006). Por ejemplo, la distribución geográfica de los morfotipos de color floral de Lysimachia arvensis parece estar influenciado por factores abióticos, siendo predominante el morfotipo de flores azules en zonas mediterráneas secas y calurosas y el rojo en regiones oceánicas y más templadas (Arista et al., 2013). En la misma línea, Koski & Ashman (2015) sugieren que existe una correlación positiva entre el tamaño del patrón de pigmentación floral que absorbe la radiación UV en Argentina anserina (conocido como "bullseye") y la proximidad al Ecuador, donde hay una mayor incidencia de la radiación UV-B. Este patrón floral o bullseye sucede cuando se acumulan flavonoides que absorben la radiación UV en la base de los pétalos, reduciendo la reflexión difusa en los pétalos y, por tanto, la exposición del polen a los rayos UV que afecten negativamente a su viabilidad. Estas evidencias sin duda resaltan la importancia de los agentes selectivos distintos de los polinizadores en la diversificación de los rasgos florales.

La especie *Phlox pilosa* L. (Polemoniaceae) es una especie autoincompatible (Levin, 1966) polinizada exclusivamente por lepidópteros (Levin & Kerster, 1968; Faegri & van der Pijl, 1979). *Phlox pilosa* está presente desde climas templados hasta subtropicales de la mitad este de Estados Unidos (Fig. 1a), ocupando un amplio rango de hábitats (Hendrix & Kyhl,

2000). Aunque esta especie es polinizada principalmente por lepidópteros, P. pilosa también puede reproducirse vegetativamente a través de rizomas, con ramets que pueden producir hasta 200 flores (Hendrix & Kyhl, 2000). La mayoría de los individuos de *P. pilosa* presentan flores de color rosa debido a la acumulación de diferentes tipos de antocianinas (Bohorquez-Restrepo, 2015) y ocurren en poblaciones que contienen pocos o ningún individuo con flores blancas (Levin & Kerster, 1970). Sin embargo, existen poblaciones que contienen desde algunas pocas hasta cientos de plantas que exhiben flores blancas (Levin & Kerster, 1967). La frecuencia de estos individuos con flores blancas parece estar relacionada con la proximidad de su congénere P. glaberrima, la cual también muestra flores rosadas y es compatible con P. pilosa. Los individuos de flores blancas de P. pilosa llegan a ser más frecuentes cuando las poblaciones de estas dos especies están más próximas, presumiblemente para prevenir movimientos interespecíficos de polinizadores y, por tanto, reducir la hibridación (Levin & Kerster, 1967, 1970). Sin embargo, el polimorfismo de color floral de P. pilosa no implica la existencia de diferencias de compatibilidad con P. glaberrima. Cruces interespecíficos de poblaciones rosas y poblaciones blancas de P. pilosa revelaron una tendencia similar en la producción de semillas, lo que sugiere que la competencia por los servicios de los polinizadores, control genético o bien otro estímulo diferente podría ser responsable por el desplazamiento de los individuos rosas de P. pilosa cuando las poblaciones de las dos especies están adyacentes (Levin, 1973).

En este estudio, queremos evaluar los posibles efectos de agentes de selección distintos de los polinizadores en las flores de la especie *P. pilosa*, utilizando para ello la base de datos digital de la plataforma iNaturalist. En concreto, gracias a las fotografías depositadas en iNaturalist hemos podido extraer las frecuencias de los distintos fenotipos para el color floral que exhibe *P. pilosa*. A continuación, hemos relacionado la localización de cada observación y las condiciones climáticas locales con la ocurrencia de individuos de flores rosas y blancas de esta especie. Sus coloridas flores hacen que sea una especie atractiva visualmente y sea frecuentemente fotografíada, por lo que existe un amplio recurso de datos sobre el polimorfismo de color floral en iNaturalist que puede ser fácilmente utilizado para evaluar si factores abióticos están modelando la frecuencia de las flores rosas y blancas en esta especie.

MATERIALES & MÉTODOS

Recopilación de datos y puntuación del color de las flores

Para obtener información acerca de la frecuencia del polimorfismo de color floral de la especie de estudio, realizamos una búsqueda de "Phlox pilosa" en la plataforma de ciencia-ciudadana iNaturalist el 25 de noviembre de 2021. Nuestra búsqueda resultó en un total de 3.668 observaciones. Después de utilizar el filtrado "research grade", el cual selecciona aquellas observaciones que han sido confirmadas por la comunidad (i.e., al menos dos terceras partes de quienes identifican un individuo como perteneciente a una especie deben estar de acuerdo en su identificación), nos quedamos con un total de 2.899 observaciones. La credibilidad de las identificaciones en iNaturalist una vez aplicado el filtrado "research grade" ha sido contrastado por expertos en una gran diversidad de táxones, llegando a la conclusión de que la idoneidad de la identificación de una especie una vez aplicado este filtrado es correcta en un 85% de los casos (Ueda, 2019). Por tanto, confiamos en la exactitud de la identificación de P. Pilosa por parte de la comunidad.

De cada una de estas observaciones de iNaturalist hemos podido extraer tanto información geográfica (e.g., latitud, longitud, localidad, etc.) como temporal (fecha en la que se ha datado la observación). Para cada observación, hemos clasificado visualmente el color de las flores que aparecen en las fotografías aportadas por los usuarios, siempre y cuando estuvieran disponibles imágenes con la suficiente calidad que nos permitieran asignar fenotipos fiables. El polimorfismo de color floral de *P. pilosa* fue clasificado en las siguientes categorías de acuerdo con la intensidad del color del pétalo: rosa (en adelante; "R"), rosa claro (con una pigmentación de menor intensidad, aunque aún perceptible; "RC") y blanco (ausencia de pigmentación apreciable; "B") (Figs. 1b-d). Debido a la deficiente calidad de algunas imágenes, por ejemplo debido a la sobreexposición de luz en algunas fotografías tomadas por los usuarios, a veces resulta complicado apreciar la intensidad real de la pigmentación de las flores, dificultando el asignar dichas muestras a alguna de estas tres categorías. Para omitir posibles errores durante la asignación de los fenotipos, paralelamente hemos clasificado las flores como pigmentadas (en adelante, "PIG"), independientemente de si la flor exhibe una mayor o menor pigmentación, y no pigmentadas ("NOP").

Además de registrar el fenotipo floral, también evaluamos los cambios de la pigmentación en el centro de la flor. Anotamos si el centro de la flor está completamente

pigmentado (en adelante, "P"), parcialmente pigmentado (existe cierta pérdida de pigmentación en el centro de la flor, aunque no está completamente extendido; "PP") o mayoritariamente no pigmentado (se ha perdido la pigmentación en una amplia zona central de la flor, quedando el centro de la flor mayoritariamente de color blanco; "MB") (Figs. 1bd). Por las razones anteriormente expuestas, adicionalmente se clasificó el centro de la flor como pigmentado ("PIG") o no pigmentado ("NOP"). La regulación de la pigmentación del centro de la flor es en muchos casos independiente del resto del pétalo, encontrando individuos de flores blancas con el centro pigmentado y viceversa (Figs. S1a-b). Además de lo anteriormente descrito, aplicamos las siguientes reglas para la asignación de los fenotipos: en caso de que en una observación aparecieran flores con distinta pigmentación, solo puntuamos el fenotipo más frecuente; si en una observación encontramos varias imágenes en los que se aprecien distintos fenotipos, utilizaremos la primera fotografía para asignar el fenotipo a dicha observación. En aquellos casos en los que las observaciones donde no aparezcan flores o bien la calidad de la imagen no permita una clasificación fiable del color de la flor y/o del centro de la flor, dichas observaciones fueron descartadas, conservando un total de 2692 registros.

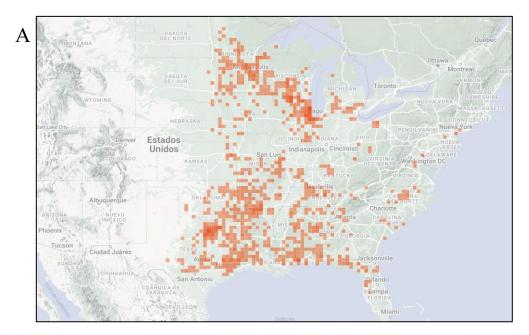








Fig. 1 Distribución y fenotipos según el color floral y según la pigmentación del centro de la flor en *Phlox pilosa*. El mapa en (A) muestra las observaciones de *P. pilosa* registradas en iNaturalist distribuidas a lo largo de la mitad oriental de Estados Unidos. Los tres fenotipos para el color floral se ilustran en B-D: rosa o "R" (B), rosa claro o "RC" (C) y blanco o "B" (D). El fenotipo "R" presenta una fuerte pigmentación mientras que la pigmentación en el fenotipo "RC" es de menor intensidad; por último, el fenotipo "B" carece de pigmentación apreciable en el pétalo. Las diferencias de pigmentación en el centro de la flor se ilustran también en B-D: pigmentado o "P" (B), parcialmente pigmentado o "PP" (C) y mayoritariamente blanco o "MB" (D).

Datos climáticos

Los datos climáticos fueron obtenidos del proyecto PRISM (https://prism.oregonstate.edu/), desarrollado por la Oregon State University (OR, Estados Unidos). A lo largo de dicho proyecto se ha creado una base de datos de acceso libre con información climática de Estados Unidos de periodicidad tanto mensual como anual durante los 30 años más recientes, cubriendo actualmente el periodo que abarca desde 1991 a 2020. Utilizaremos esta base de datos para obtener información de seis variables climáticas: precipitación, temperatura media, temperatura máxima, temperatura mínima, valor máximo

de déficit de vapor y radiación solar horizontal. Obtuvimos los valores bioclimáticos mensuales de cada observación mediante interpolación de la base de datos de PRISM con los datos geográficos (latitud y longitud) y temporales (fecha en la que se realizó la observación) de cada una de las observaciones arriba mencionadas. De esta forma, podremos inferir la información bioclimática de cada uno de los 2692 registros de *P. pilosa* para el análisis de datos.

Análisis estadísticos

Debido a la falta de normalidad de los datos (verificado mediante diagrama cuantilcuantil y la prueba de Shapiro-Wilk), hemos utilizado tests estadísticos no-paramétricos para analizar una posible relación entre la abundancia de los distintos morfotipos florales y las variables climáticas. En particular, hemos utilizado la prueba de Kruskal-Wallis para analizar independientemente si existen diferencias significativas entre los tres fenotipos para el color de la flor ("R", "RC" y "B") y para la pigmentación del centro de la flor ("P", "PP" y "MB"), respectivamente. También se realizaron pruebas de suma de rangos de Wilcoxon por pares entre los fenotipos dentro de cada grupo con la corrección de Bonferroni para pruebas múltiples. Debido a la dificultad de encuadrar algunos individuos en algunas de estas tres categorías (ver la sección "Recopilación de datos y puntuación del color de las flores"), también analizamos las posibles diferencias entre plantas pigmentadas ("PIG") y no pigmentadas ("NOP") con la prueba U de Mann-Whitney para dos muestras independientes, así como entre flores con el centro pigmentado ("PIG") y no pigmentado ("NOP"). En los boxplots, los outliers representan valores con más de 1.5 veces el rango intercuartil por encima y por debajo del tercer y del primer cuartil, respectivamente (Crawley, 2007). Todos los análisis se realizaron en Rstudio versión 2021.09.1 (<u>www.R-project.org</u>) y los gráficos fueron creados con la librería de R *ggplot2* v3.3.5 (Wickham, 2009).

RESULTADOS

Frecuencia y distribución del fenotipo del color floral

Nuestro estudio de la base de datos obtenida a partir de iNaturalist reveló que el 95,4% de las fotografías de *P. pilosa* muestran individuos con flores pigmentadas, siendo más frecuentes las flores del fenotipo "R" (80.3%), mientras que solo un 4.6% del total de registros de iNaturalist muestran individuos de flores blancas (Tabla 1). Igualmente, la presencia de pigmentación en el centro de la flor fue mayoritario en flores de *P. pilosa*, encontrándose en el 83,6% de los individuos (presentando la pigmentación completa en un 58,1% de los casos). Flores con el centro mayoritariamente blanco (fenotipo "MB") representaron un 16,4% del total de las observaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Fenotipos según el color floral y según la pigmentación del centro de la flor de la especie *P. pilosa*. Frecuencia de los tres fenotipos descritos para el color floral (rosa, R; rosa claro, RC; blanco, B) y para el centro de la flor (pigmentado, P; parcialmente pigmentado, PP; mayoritariamente blanco, MB), así como de los fenotipos pigmentados (PIG) y no pigmentados (NOP) de ambas categorías. Los porcentajes de cada fenotipo respecto al total de observaciones se muestra entre paréntesis debajo de los valores de frecuencia.

Flor		Presencia	de pigmentación	Centro de	e la flor	Presencia o	de pigmentación
R	2162 (80.3%)	DIC.	2568	P	1564 (58.1%)	DIC	2250
RC	406 (15.1%)	PIG	(95.4%)	PP	686 (25.5%)	PIG	(83.6%)
В	124 (4.6%)	NOP	124 (4.6%)	MB	442 (16.4%)	NOP	442 (16.4%)

La pigmentación antociánica en el centro de la flor fue encontrada indistintamente tanto en flores pigmentadas como no pigmentadas, aunque parecen existir diferencias en la prevalencia de un tipo específico de color floral y la presencia o no de centros pigmentados. Así, en flores pertenecientes al fenotipo "R", la combinación más frecuente es aquella en la que tanto los pétalos como el centro de la flor están completamente pigmentados (1380 de 2162 observaciones; 63.8%), mientras que no parece existir una correlación tan clara en flores pertenecientes al fenotipo "RC" (si bien la combinación "RC x P" es 1.5 veces más frecuente que la combinación "RC x MB"; 40.4% vs. 27.6%, respectivamente) (Tabla S1). Contrariamente, individuos con flores blancas (fenotipo "B") mostraron centros no

pigmentados en 68 de las 124 observaciones registradas (54.8%), siendo la combinación más frecuente dentro de este fenotipo (Tabla S1).

Correlación de las variables climáticas con la pigmentación

Hemos encontrado diferencias significativas en la frecuencia de los distintos fenotipos del color floral ("R", "RC" y "B") de *P. pilosa* en relación con las variables ambientales estudiadas (Tabla 2). Las comparaciones a pares revelaron que las principales diferencias se producen entre los fenotipos "RC" y "B" (Tabla S2). Mientras el fenotipo "RC" parece estar presentes en ecosistemas a mayor temperatura (media, mínima y máxima), mayor valor máximo de déficit de vapor y mayor radiación solar horizontal, la presencia de individuos de flores blancas muestra la tendencia opuesta (Tabla S3; Fig. 2). Contrariamente, cuando clasificamos las observaciones en flores pigmentadas ("PIG") y no pigmentadas ("NOP"), solo se aprecian diferencias significativas entre ambos fenotipos para la variable precipitación, siendo más frecuentes los individuos de flores pigmentadas en regiones que reciben menor precipitación (Tabla 3; Fig. 3).

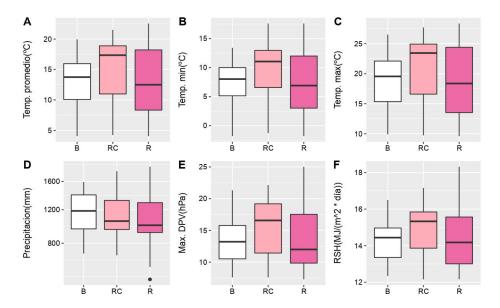


Fig. 2 Boxplots representando la frecuencia de los fenotipos florales de *P. pilosa* en función de distintas condiciones ambientales. Los valores obtenidos para los fenotipos blanco ("B"), rosa claro ("RC") y rosa ("R") se representan en cajas con el mismo color. La línea central representa la mediana, la parte superior e inferior de la caja son el primer y tercer cuartiles. Los parámetros climáticos analizados fueron: temperatura promedia (A), mínima (B) y máxima (C), precipitación (D), valor máximo de déficit de vapor (E) y radiación solar horizontal (F).

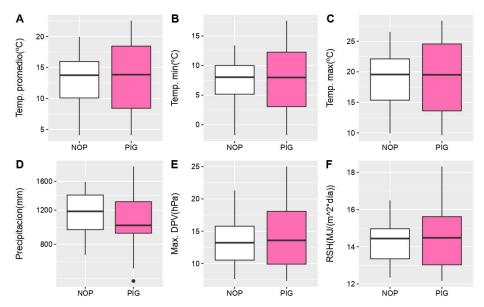


Fig. 3 Boxplots representando la presencia o no de pigmentación en las flores de *P. pilosa* en función de distintas condiciones ambientales. Los valores obtenidos para el morfotipo pigmentado ("PIG") y no pigmentado ("NOP") se representan en cajas de color blanco y rosa, respectivamente. La línea central representa la mediana, la parte superior e inferior de la caja son el primer y tercer cuartiles. Los parámetros climáticos analizados fueron: temperatura promedia (A), mínima (B) y máxima (C), precipitación (D), valor máximo de déficit de vapor (E) y radiación solar horizontal (F).

Igualmente, encontramos diferencias generalizadas en la frecuencia de los distintos fenotipos para la pigmentación del centro de la flor ("P", "PP" y "MB") en relación con las condicionantes ambientales (Tabla 2). Individuos que presentan flores completamente pigmentadas ("P") evidencian claras diferencias frente a aquellas flores que han perdido total o parcialmente la pigmentación en el centro de la flor ("MB" y "PP", respectivamente; Tabla S2). Así, en los ecosistemas donde la temperatura, el déficit de vapor y la radiación solar horizontal es mayor, la pérdida de pigmentación antociánica en el centro de la flor es más frecuente, ya sea total o parcialmente (Tabla S3 Fig. 4). Igualmente, el mismo patrón de distribución se encuentra en individuos que carecen totalmente de pigmentación en el centro de la flor ("NOP") frente a los que presentan algún tipo de pigmentación ("PIG") (Tabla 3; Fig. 5).

Tabla 2. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis al comparar los tres fenotipos para el color de la flor y para la pigmentación del centro de la flor de la especie P. Pilosa.

		TPROM	M		TMIN			TMAX	×		PREP			DVPMAX	IAX		RSH		
		χ^2	df	Ь	χ^2	df	Ь	P χ^2 df P χ^2 df P χ^2 df P χ^2 df	df	Ь									
Flor		76.91	2	* * *	83.24	2	* * *	71.46	2	* * *	41.10	6	* * *	90.82	6	* * *	*** 83.24 2 *** 71.46 2 *** 41.10 2 *** 90.82 2 *** 77.40 2 ***	2	* * *
Centro de la 616.40 2	la	616.40	2	* * *	623.75	2	* * *	600.67	2	* * *	353.99	2	* * *	582.08	2	* * *	*** 623.75 2 *** 600.67 2 *** 353.99 2 *** 582.08 2 *** 568.98 2	2	* * *

TPROM: temperatura promedio; TMIN: temperatura mínima; TMAX: temperatura máxima; PREP: Precipitación; DPVMAX: Valor máximo de déficit de vapor; RSH: Radiación solar horizontal. *** = P < 0.001.

Tabla 3. Resultados de la prueba U de Mann-Whitney para dos muestras independientes al comparar fenotipos pigmentados y no pigmentados según el color floral y según la pigmentación del centro de la flor de la especie P. Pilosa.

			TPROM	×	TMIN		TMAX		PREP		DVPMAX	AX	RSH	
		•	W	Ь	W	Ь	W	Ь	M	Ь	8	Ь	W	Ь
Flor		•	156955	0.7891	156963	0.7898	157458	0.8353	156955 0.7891 156963 0.7898 157458 0.8353 194113 ***	* * *	156121	0.7143	156121 0.7143 158900 0.9702	0.9702
Centro	de	<u>r</u>	Centro de la 713863 flor	* * *	714620 ***	* * *	714292 ***	* * *	670674 ***	* * *	719726 ***	* * *	716825 ***	* * *

TPROM: temperatura promedio; TMIN: temperatura mínima; TMAX: temperatura máxima; PREP: Precipitación; DPVMAX: Valor máximo de déficit de vapor; RSH: Radiación solar horizontal. *** = P < 0.001.

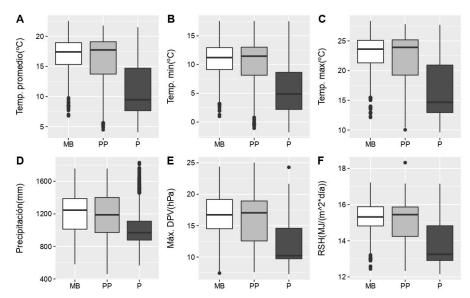


Fig. 4 Boxplots representando la aparición de los fenotipos según la pigmentación en el centro de la flor de *P. pilosa* en función de distintas condiciones ambientales. Los valores obtenidos para los fenotipos mayoritariamente blanco ("MB"), parcialmente pigmentado ("PP") y totalmente pigmentado ("PP") se representan en cajas con un gradiente cromático según el grado de pigmentación. La línea central representa la mediana, la parte superior e inferior de la caja son el primer y tercer cuartiles. Los parámetros climáticos analizados fueron: temperatura promedia (A), mínima (B) y máxima (C), precipitación (D), valor máximo de déficit de vapor (E) y radiación solar horizontal (F).

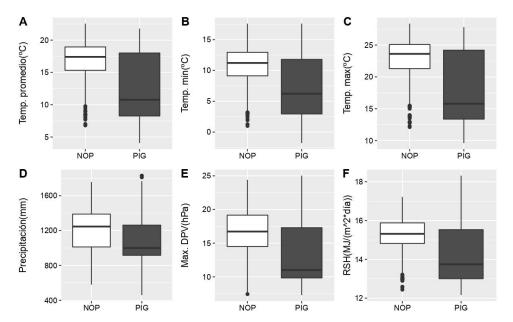


Fig. 5 Boxplots representando la presencia o no de pigmentación en el centro de la flor de *P. pilosa* en función de distintas condiciones ambientales. Los valores obtenidos para los fenotipos no pigmentado ("NOP") y pigmentado ("PIG") se representan en cajas con color blanco y gris oscuro, respectivamente. La línea central representa la mediana, la parte superior e inferior de la caja son el primer y tercer cuartiles. Los parámetros climáticos analizados fueron: temperatura promedia (A), mínima (B) y máxima (C), precipitación (D), valor máximo de déficit de vapor (E) y radiación solar

DISCUSIÓN

La mayoría de las observaciones de P. pilosa registradas en iNaturalist muestran individuos de flores rosas, en concordancia con las observaciones hechas por otros autores en poblaciones naturales de la especie (e.g., Levin & Kerster, 1970). Esta escasez de individuos de flores blancas puede deberse a la presión selectiva ejercida por polinizadores, de manera que la pérdida de pigmentación pueda traducirse en efectos negativos para la reproducción de la planta (Fenster et al., 2004). Sin embargo, Levin & Brack (1995) comprobaron que el menor éxito reproductivo de los individuos de flores blancas difícilmente pueda deberse a esta presión selectiva, sino que presentaban una menor producción de flores, supervivencia y fecundidad, siendo competitivamente inferiores frente a los individuos pigmentados. El menor vigor del fenotipo blanco presumiblemente sea debido a los efectos pleiotrópicos negativos asociados a la pérdida de pigmentación, lo que hace que se reduzca su frecuencia en poblaciones naturales (Levin & Brack, 1995). Numerosos estudios apuntan a que la pérdida de antocianinas conlleva la pérdida de resistencia que este pigmento ofrece a la planta frente a los diferentes tipos de estrés, ya sea de origen biótico o abiótico (Whittall & Carlson, 2009). Por ejemplo, en un estudio realizado con especies pertenecientes a la flora británica, Warren & Mackenzie (2001) demostraron que los individuos pigmentados presentaban una mayor supervivencia y producción de semillas cuando eran expuestas a situaciones de estrés hídrico. La posible presión ejercida por polinizadores y estrés ambiental en la misma dirección prevé la aparición de individuos no pigmentados en poblaciones naturales de P. pilosa. Únicamente la presencia de P. glaberrima, quien compite con P. pilosa por los polinizadores, parece ejercer la presión selectiva suficiente para favorecer el establecimiento de plantas con flores blancas (Levin & Kerster, 1967, 1970).

Nuestros resultados confirman que los factores ambientales no están seleccionando el color floral en *P. pilosa*. Si bien encontramos diferencias entre los tres fenotipos para el color floral, estas diferencias fueron motivadas principalmente por un desplazamiento de las plantas que presentan flores de coloración rosa claro hacia valores más altos en todas las variables climáticas analizadas. Sin embargo, parece más plausible que la dificultad en la asignación de las observaciones a cada uno de los fenotipos puede haber motivado un sesgo que posteriormente se haya podido traducir en las diferencias observadas en primera instancia. La comparativa posterior de plantas con flores pigmentadas en contraposición a las

no pigmentadas reveló que esas diferencias no eran significativas. La precipitación fue el único parámetro ambiental que mostró indicios de seleccionar la aparición de plantas con flores blancas, siendo estos más frecuentes en regiones que presentan mayores precipitaciones. La escasez de individuos de flores blancas podría explicarse porque se encuentren en una situación de desventaja en situaciones de estrés hídrico (Schemske & Bierzychudek, 2001; Warren & Mackenzie, 2001). Las variaciones en la pigmentación en tejidos reproductivos pueden acarrear importantes efectos negativos para la reproducción si afectan a las preferencias de posibles polinizadores por un color particular, por lo que este carácter difícilmente muestre grandes variaciones, independiente del ambiente en el que se encuentre (Fenster et al., 2004; Hoballah et al., 2007). En este sentido, Del Valle et al. (2015) demostraron que la variación del contenido de antocianinas a lo largo de un gradiente latitudinal en las poblaciones de *Silene littorea* no es igual en tejidos reproductivos y vegetativos.

En cuanto a los patrones de pigmentación en el centro de la flor, la pérdida de pigmentación parece estar influenciada por factores abióticos. Esta pérdida de pigmentación presumiblemente sea debido a la sustitución de las antocianinas por flavonoides no antociánicos. Estos compuestos son sintetizados en la misma ruta metabólica (Tanaka et al., 2008) y comparten con las antocianinas las mismas funciones de protección frente a diferentes tipos de estrés (Landi et al., 2015; Statevenga et al., 2021). Además, estos compuestos suelen encontrarse en mayores cantidades que las antocianinas tanto en tejidos vegetativos como reproductivos (Del Valle et al., 2015). Destacan especialmente el papel de estos flavonoides como pigmentos que absorben la radiación UV (Agati & Tattini, 2010; Del Valle et al., 2020). En este sentido, Koski & Ashman (2015) que apuntaron que el aumento de radiación UV induce un aumento de la pigmentación en el centro de la flor de Argentina anserina, de manera que se incrementa la superficie de absorción de radiación UV e impide su difusión hacia los granos de polen que pueda afectar a su viabilidad. Sin embargo, en el presente estudio no disponemos de información de la composición bioquímica del centro de la flor de los individuos de P. pilosa. Futuros estudios enfocados al análisis cualitativo y cuantitativo de su composición bioquímica revelarán más información para entender mejor la modulación que están ejerciendo los factores ambientales en los patrones de pigmentación de P. pilosa.

También cabe destacar la valiosa información disponible en plataformas de ciencia ciudadana como iNaturalist. A fecha de septiembre de 2020, las observaciones recogidas en esta plataforma alcanzarón los 54 millones (Mesaglio & Callaghan, 2020), lo que expresa el gran valor que tiene esta plataforma como una base de datos a gran escala. Al ser una plataforma de carácter global y de fácil acceso, esta permite realizar estudios con especies que incluso no estén cercanas geográfica, reduciendo los costes, tal y como ha ocurrido con nuestro estudio. Sin embargo, es necesario resaltar que el uso de esta o cualquier otra plataforma de ciencia ciudadana también implica ciertos inconvenientes. Al ser realizadas las observaciones por personal no científico se pueden producir errores al identificar especies, causando una posible imprecisión en los datos (Cruickshank et al., 2019). No obstante, iNaturalist debe ser considera como una herramienta con mucho potencial aún por explotar (Gazdic & Groom, 2019).

CONCLUSIONES

En definitiva, hemos descubierto indicios que apuntan a una selección mediada por factores abióticos en relación con la presencia de patrones de pigmentación en el centro de la flor de *P. pilosa*. La pérdida de pigmentación en la región central de la flor en condiciones ambientales más estresantes parece estar explicado por una sustitución de antocianinas por flavonoides no antociánicos que comparten con las antocianinas su papel resistente ante diversos tipos de estreses, pero otorga una mayor absorción de rayos UV a planta.

Este estudio expone la importancia de la "ciencia ciudadana", ya que gracias a la participación de personal no científico se pueden realizar estudios que indiquen posibles avances en diversas ramas de la investigación de la fauna y flora como, en nuestro caso, el polimorfismo floral. Por tanto, plataformas como iNaturalist, que promocionen este tipo de ciencia, son unos recursos de gran importancia científica y con mucho potencial.

REFERENCIAS

- Agati, G., & Tattini, M. (2010). Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. The New Phytologist, 186(4), 786-793.
- Arista, M., Talavera, M., Berjano, R., & Ortiz, P. L. (2013). Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology*, *101*(6), 1613-1622.
- Bohorquez-Restrepo, A. (2015). *Biochemical and colorimetric study of flower color in phlox species* (Doctoral dissertation, The Ohio State University).
- Bonney, R., Phillips, T. B., Ballard, H. L., & Enck, J. W. (2016). Can citizen science enhance public understanding of science? *Public understanding of science*, 25(1), 2-16.
- Chandler, M., See, L., Copas, K., Bonde, A. M., López, B. C., Danielsen, F., ... & Turak, E. (2017). Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological conservation*, *213*, 280-294.
- Clegg, M. T., & Durbin, M. L. (2000). Flower color variation: a model for the experimental study of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), 7016-7023.
- Cruickshank, S. S., Bühler, C., & Schmidt, B. R. (2019). Quantifying data quality in a citizen science monitoring program: False negatives, false positives and occupancy trends. *Conservation Science and Practice*, *1*(7):, e54.
- del Valle JC, Buide M a L, Casimiro-Soriguer I, Whittall JB and Narbona E (2015) On flavonoid accumulation in different plant parts: variation patterns among individuals and populations in the shore campion (*Silene littorea*). Front. Plant Sci. 6:939.
- Del Valle, J. C., Buide, M. L., Whittall, J. B., Valladares, F., & Narbona, E. (2020). UV radiation increases phenolic compound protection but decreases reproduction in Silene littorea. *PloS one*, *15*(6), e0231611.
- Dunn, E. H., Francis, C. M., Blancher, P. J., Drennan, S. R., Howe, M. A., Lepage, D., ... & Smith, K. G. (2005). Enhancing the scientific value of the Christmas Bird Count. *The Auk*, 122(1), 338-346.
- Faegri, K., & Van der Pijl, L. (1979). A short history of the study of pollination ecology. *The Principles of pollination ecology* (1-3). Elsevier.

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, *35*, 375-403.
- Gazdic, M., & Groom, Q. (2019). iNaturalist is an Unexploited Source of Plant-Insect Interaction Data. *Biodiversity Information Science and Standards*, (41).
- Grotewold, E. (2006). The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 761–780.
- Hendrix, S. D., & Kyhl, A. J. F. (2000). Population size and reproduction in *Phlox pilosa*. *Conservation Biology*, *14*(1), 304-313.
- Hoballah, M. E., Gübitz, T., Stuurman, J., Broger, L., Barone, M., Mandel, T., ... & Kuhlemeier, C. (2007). Single gene-mediated shift in pollinator attraction in *Petunia*. *The Plant Cell*, *19*(3), 779-790.
- Irwin, A (1995) Citizen Science: A Study of People, Expertise and Sustainable Development. London: Routledge.
- Iwashina, T. (2015). Contribution to flower colors of flavonoids including anthocyanins: a review. *Natural product communications*, *10*(3), 1934578X1501000335.
- Johnson, M. F., Hannah, C., Acton, L., Popovici, R., Karanth, K. K., & Weinthal, E. (2014).
 Network environmentalism: Citizen scientists as agents for environmental advocacy.
 Global Environmental Change, 29, 235-245.
- Kobori, H., Dickinson, J. L., Washitani, I., Sakurai, R., Amano, T., Komatsu, N., ... & Miller-Rushing, A. J. (2016). Citizen science: a new approach to advance ecology, education, and conservation. *Ecological research*, *31*(1), 1-19.
- Koski, M. H., & Ashman, T. L. (2015). Floral pigmentation patterns provide an example of Gloger's rule in plants. *Nature Plants*, *1*(1): 14007.
- Koski, M. H., & Ashman, T. L. (2016). Macroevolutionary patterns of ultraviolet floral pigmentation explained by geography and associated bioclimatic factors. *New Phytologist*, 211(2), 708-718.
- Landi, M., Tattini, M., & Gould, K. S. (2015). Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environmental and Experimental Botany*, 119, 4-17.
- Lee, D. W. (2007). Nature's Palette. Chicago, IL: University of Chicago Press.

- Levin, D. A. (1966). The *Phlox pilosa* complex: crossing and chromosome relationships. *Brittonia*, 142-162.
- Levin, D. A. (1973). Polymorphism for interspecific cross-compatibility in *Phlox*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 70(4), 1149-1150.
- Levin, D. A., & Brack, E. T. (1995). Natural selection against white petals in *Phlox*. *Evolution*, 49(5),1017-1022.
- Levin, D. A., & Kerster, H. W. (1967). Natural selection for reproductive isolation in Phlox. *Evolution*, 679-687.
- Levin, D. A., & Kerster, H. W. (1968). Local gene dispersal in *Phlox. Evolution*, 130-139.
- Levin, D. A., & Kerster, H. W. (1970). Phenotypic dimorphism and populational fitness in *Phlox. Evolution*, 128-134.
- Mesaglio, T., & Callaghan, C. T. (2021). An overview of the history, current contributions and future outlook of iNaturalist in Australia. *Wildlife Research*.
- Miller-Rushing, A., Primack, R., & Bonney, R. (2012). The history of public participation in ecological research. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(6), 285-290.
- Moulin, N. (2020). When Citizen Science highlights alien invasive species in France: the case of *Indochina mantis*, *Hierodula patellifera* (Insecta, Mantodea, Mantidae). *Biodiversity Data Journal*, 8: e46989.
- Narbona, E., Del Valle, J. C., and Whittall, J. B. (2021). Painting the green canvas: how pigments produce flower colours. *Biochemistry* 43, 6–12.
- Narbona, E., Wang, H., Ortiz, P. L., Arista, M., & Imbert, E. (2018). Flower colour polymorphism in the Mediterranean Basin: occurrence, maintenance and implications for speciation. *Plant Biology*, 20, 8-20.
- Richart, C. H., Chichester, L. F., Boyer, B., & Pearce, T. A. (2019). Rediscovery of the southern California endemic American Keeled Slug *Anadenulus cockerelli* (Hemphill, 1890) after a 68-year hiatus. *Journal of Natural History*, 53(25-26), 1515-1531.
- Schemske, D. W., & Bierzychudek, P. (2001). Perspective: evolution of flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Wright revisited. *Evolution*, *55*(7), 1269-1282.
- Silvertown, J. (2009). A new dawn for citizen science. *Trends in ecology & evolution*, 24(9), 467-471.

- Strauss, S. Y., & Whittall, J. B. (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. *Ecology and evolution of flowers*, 120-138.
- Tanaka, Y., Sasaki, N., & Ohmiya, A. (2008). Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal*, *54*(4), 733-749.
- Ueda, K. (October 2019). Can You Trust iNaturalist? 45th Annual Southern California Botanists Symposium.
- van der Kooi, C. J., Dyer, A. G., Kevan, P. G., & Lunau, K. (2019). Functional significance of the optical properties of flowers for visual signalling. *Annals of Botany*, 123(2), 263-276.
- Vohland, K., Land-Zandstra, A., Ceccaroni, L., Lemmens, R., Perelló, J., Ponti, M., ... & Wagenknecht, K. (2021). *The science of citizen science* (p. 529). Springer Nature.
- Warren, J., & Mackenzie, S. (2001). Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms?. *New Phytologist*, *151*(1), 237-241.
- Whittall, J., & Carlson, M. (2009). Plant defense: a pre-adaptation for pollinator shifts. *New Phytologist*, 5-8.
- Wright S. (1978) Evolution and the genetics of populations. Variability between and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

MATERIAL SUPLEMENTARIO





Fig. S1 Individuos de *P. pilosa* que presentan patrones opuestos de pigmentación en pétalos y en el centro de la flor. Flores rosas de *P. pilosa* con ausencia de pigmentación en el centro de las flores (A) en oposición a flores blancas que sí presentan pigmentación en los centros de las flores (B), evidenciando la regulación independiente de la pigmentación en distintas partes de la flor.

В

Tabla S1. Combinaciones de los fenotipos según el color floral y según la pigmentación del centro de la flor de la especie *Phlox pilosa*. Frecuencias de aparación combinada de los morfotipos descritos para el color floral (rosa, R; rosa claro,. RC; blanco, B) y aquellos descritos según la pigmentación de los centros de las flores (pigmentado, P; parcialmente pigmentado, PP; mayoritariamente blanco, MB).

Fenotipo floral	Combinación	Frecuencia respecto al total de observaciones
		para cada fenotipo floral
R	R x P	1380 (63.8%)
	R x PP	520 (24.1%)
	R x MB	262 (12.1%)
RC	RC x P	164 (40.4%)
	RC x PP	130 (32%)
	RC x MB	112 (27.6%)
В	ВхР	20 (16.1%)
	B x PP	36 (29%)
	B x MP	68 (54.9%)

Tabla S2. Resultados de la prueba Wilcoxon a pares para comprobar diferencias significativas entre fenotipos en el color de la flor y en la pigmentación de los centros. Dentro de las celdas se observa el valor de P.

*** = P < 0.001

R (rosa); RC (rosa claro); B (blanco); P (totalmente pigmentado); PP (parcialmente pigmentado); MB (mayoritariamente blanco).

	Fenotipo	o según el c	olor floral		otipo segú ción del ce flor	
	R-RC	R-B	RC-B	P-PP	P-MB	PP-MB
Temperatura	***	0.36	***	***	***	1
promedio						
(°C)						
Temperatura	***	1	***	***	***	1
mínima (°C)						
Temperatura	***	1	***	***	***	1
máxima (°C)						
Precipitación	***	***	0.28	***	***	0.17
(mm)						
Max. DPV	***	1	***	***	***	0.24
(hPa)						
RSH	***	0.87	***	***	***	0.31
(MJ/ m ² *día) _						

Tabla S3. Valor promedio de los distintos fenotipos según la pigmentación en la flor y en el centro de la flor de P. pilosa frente a las condiciones ambientales. R (rosa); RC (rosa claro); B (blanco); P (totalmente pigmentado); PP (parcialmente pigmentado); MB (mayoritariamente blanco); NOP (no pigmentado); PIG (pigmentado)

	(IIIa) OI Itai	Iamente oran	JOY, INOI (III)	pigincinau	(mayoritaritationic orango), two (no pigmentage), i to (pigmentage)					
		Fenotipo floral	ral	Pigmenta	Pigmentación floral	Fenotip	Fenotipo de pigmentación	entación	Pigmentación central	ión central
						се	central de la flor	flor		
	~	RC	В	PIG	NOP	Ь	PP	MB	PIG	NOP
Temperatur	12.94	15.43	13.32	13.34	13.31	11.23	15.96	16.71	12.67	16.71
a promedio	± 0.11	± 0.22	± 0.33	± 0.10	± 0.33	± 0.12	± 0.17	± 0.15	± 0.11	$\pm \ 0.15$
Temperatur	7.27	9.61	7.63	7.64	7.63	5.68	10.11	10.74	7.02	10.74
a mínima	± 0.10	± 0.21	± 0.29	± 0.09	± 0.29	± 0.11	± 0.16	± 0.14	± 0.10	± 0.14
Temperatur	18.62	21.24	19.01	19.04	19.01	16.79	21.81	22.67	18.32	22.67
a máxima	± 0.11	± 0.24	± 0.37	± 0.11	± 0.37	± 0.12	± 0.18	± 0.16	± 0.11	± 0.16
Precipitació	1087.96	1139.14	1180.89	1096.05	1180.89	1025.97	1192.03	1218.86	1076.60	1218.86
u (mm)	± 5.55	± 11.44	± 20.21	± 5.02	± 20.21	± 5.92	± 9.74	± 10.79	± 5.32	± 10.76
Max. DPV	13.52	15.74	13.39	13.87	13.39	12.16	15.93	16.62	13.31	16.62
(hPa)	± 0.09	± 0.21	± 0.30	± 0.08	± 0.30	± 0.09	± 0.15	± 0.16	± 0.09	± 0.16
RSH	14.27	14.91	14.33	14.37	14.33	13.83	15.02	15.26	14.19	15.26
(MJ/ m²*día	± 0.03	± 0.06	± 0.09	± 0.03	± 0.09	± 0.03	± 0.05	± 0.04	± 0.03	± 0.04