

00361

4
2eje.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**" BIOLOGIA FLORAL Y POLINIZACION DE DOCE ESPECIES
DE IPOMOEA (CONVOLVULACEAE) EN UN BOSQUE
TROPICAL CADUCIFOLIO DE JALISCO "**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

PRESENTA

ALEXANDRA CHEMAS JARAMILLO

Director de Tesis: Dr. VICTOR RICO-GRAY

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1999



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**A Carmen Elena Mora Ampudia,
una mujer escéptica que nos
legó a las mujeres de mi familia,
su capacidad de combinar la
sensibilidad innata de la mujer
con la intelectualidad adquirida.**

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	2
ABSTRACT	3
INTRODUCCION	4
1. Biología Floral	4
1.1. Morfología Floral	4
1.2. Fenología Floral	4
1.3. Recompensas Florales	5
1.4. Síndromes Florales	7
2. Sistemas Reproductivos	8
3. Visitantes Florales	13
4. Estudios del Género <u>Ipomoea</u>	14
5. Planteamiento del Estudio de Algunas Especies del Género <u>Ipomoea</u> en Chamela, Jalisco	17
OBJETIVOS	21
AREA DE ESTUDIO	22
METODOS	23
1. Especies de Estudio	23
2. Morfología	23
3. Fenología	25
4. Recompensas Florales	25
5. Sistemas de Compatibilidad	26
6. Visitantes Florales y Polinizadores	27
7. Relación entre 18 Características Reproductivas	29
RESULTADOS Y DISCUSION	30
1. Ubicación de las Especies en la Zona de Estudio	30
2. Morfología	30
2.1. Descripción Morfológica	30
2.2. Evaluación Cuantitativa de la Morfología de la Corola	31
2.3. Análisis de las Variables Morfológicas	36

3. Fenología Floral	38
3.1. Fenología a Nivel Comunitario	38
3.2. Tiempo de Vida y Presentación de las Flores	39
4. Recompensas Florales	44
4.1. Néctar	44
4.2. Polen	47
5. Síndromes Florales	48
6. Sistemas de Compatibilidad	50
7. Visitantes Florales	53
7.1. Polinizadores	54
7.2. Visitantes Florales Parásitos u Otros	63
8. Relación entre Características Reproductivas	65
8.1. Correlaciones entre las Características Reproductivas	65
8.2. Ordenación de las Especies en Función de las Características Reproductivas	67
9. Discusión Final	69
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	80
BIBLIOGRAFIA	83
ANEXOS	92

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Victor Rico-Gray por todo su apoyo y paciencia a lo largo de todos estos años.

A los sinodales Dr. Cesar Dominguez, Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Victor Rico-Gray, Dra. Patricia Moreno, Dr. Hector Hernández, M. en C. José García y Dra. Margaret Devall, por sus comentarios y sugerencias al trabajo de tesis.

A Biól. Alberto Hernández, Dr. Stephen H. Bullock, Biól. Nora Martineja, M.C. Ricardo Ayala, Biól. Enrique Ramírez, Biól. Susana Guzmán, por sus comentarios, contribución en algunas observaciones de los venados y por su agradable compañía durante la estancia en la Estación.

Al personal de la Estación, particularmente a Lic. Ignacio Ramírez, Sr. Ramón, Sra. Ma. Elena, Sr. Landín, y muy especialmente a la Sra. Eva.

A la Dra. Patricia Moreno por su apoyo en los tiempos difíciles de la incorporación a la Maestría de la Facultad de Ciencias de la UNAM, después del cierre del INIREB.

A mi familia por su infinito apoyo y comprensión.

El presente trabajo estuvo apoyado por la Red Latinoamericana de Botánica (RLB). Agradezco particularmente a la Dra. Mary T. Kalin de Arroyo.

RESUMEN

Se estudiaron varios componentes del sistema reproductivo (fenología floral, morfología floral, compatibilidad, recompensas florales y polinización) de 12 especies simpátricas de bejuocos del género *Ipomoea* (Convolvulaceae): *I. ampullacea*, *I. bracteata*, *I. chamelana*, *I. clavata*, *I. hederifolia*, *I. meyeri*, *I. muricata*, *I. nil*, *I. pedicellaris*, *I. quamoclit*, *I. trifida* e *I. triloba*. Este género es el más diverso entre las angiospermas del bosque tropical de Chamela, Jalisco.

El mayor traslapamiento en la fenología del género se da en la época húmeda (octubre a diciembre); 11 de las especies estudiadas florecieron en esta época. Siete especies tienen antesis nocturna, pero solamente dos de ellas son claramente nocturnas. *Ipomoea hederifolia*, es entre las especies estudiadas, la que presenta un patrón de apertura y cierre más irregular. La apertura y el cierre de las flores en la mayoría de las especies no fue un evento totalmente sincrónico. El rango de duración promedio de las flores abiertas, varió de 4 a 18 horas. En las horas de la mañana hay flores abiertas de nueve especies. Las anteras estuvieron abiertas en la antesis de las flores en 11 especies, excepto *I. bracteata*.

El análisis de variables de la morfología floral mediante la técnica de componentes principales, señala que con los dos primeros componentes se explica un 97% de la variación en la morfología. Las variables que más pesan, son: el diámetro y la longitud de la corola, la longitud del estilo y la longitud de los filamentos mayor y menor. Hay altas correlaciones entre la altura, la longitud y el diámetro de la corola. Y entre longitud del estilo, diámetro del tubo de la corola y longitud de filamentos.

Tres especies son autoincompatibles (*I. ampullacea*, *I. bracteata* e *I. trifida*), las demás fueron autocompatibles pero el 42% producen menos frutos en autopolinizaciones que en cruzamientos artificiales. *Ipomoea triloba* presentó evidencia de apomixis. La producción de néctar varió entre las especies estudiadas, encontrándose un rango en el volumen acumulado desde cero hasta 218 ul. Los polinizadores de las diferentes especies son abejas, mariposas, esfingidos, murciélagos y colibrís. Cinco especies de *Ipomoea* tienen una mayor riqueza y abundancia de visitantes y de éstas, *I. trifida*, *I. pedicellaris* e *I. bracteata*, son las más visitadas. Las otras especies presentan menor riqueza y también menor abundancia, respecto a estos visitantes.

ABSTRACT

Several aspects of the breeding system (phenology flower, morphology flower, compatibility system, rewards flower, and pollinization) of 12 simpatics species of vines, genus Ipomoea (Convolvulaceae), were estuded. The species were: I. ampullacea, I. bracteata, I. chamelana, I. clavata, I. hederifolia, I. meyeri, I. muricata, I. nil, I. pedicellaris, I. quamoclit, I. trifida and I. triloba. This genus is the most diverse between angiosperms at the tropical deciduous forest of Chamela, Jalisco.

In wet season (october to december) occurred the highest overlap in the phenology of the species; 11 of the species bloomed in this season. Seven species presented nocturnal anthesis, but only two of them were strictaly nocturnal. I. hederifolia presented the most irregular opening and closing flower pattern. The opening and closing of the flower of almost all species were not a totally sinchronical event. The range of duration of opening flowers were between 4 to 8 hours. In the morning 9 species had open flowers. The anthers were open in the anthesis of the flowers of 11 species, except I. bracteata.

The principal component analysis of the morphology variables showed that the two first component explained the 97% of the total variation. The weightest variables were: the diameter and lenght corolla, the lenght stylus, and the lenght of the larger and lower filaments. There were higher correlations between the height, lenght and diameter of the corolla; and between the lenght stylus, the corolla tube diameter, and filaments lenght.

Three species were autoincompatibles (I. ampullacea, I. bracteata and I. trifida), the others were autocompatibles, but the 42% of them produced less fruits in autopolinizations than in artificial interbreedings. I. triloba presented some evidence of apomixis. The nectar production changed between the species; the range of the accumulated volumen were of zero to 218 ul. The pollinizations of the flowers species were: bees, butterflies, sphings, bats and hummingbirds. Five species of Ipomoea presented the highest richness and abundance of visitors.

INTRODUCCION

1. Biología Floral.

1.1. Morfología Floral.

Varias características de la corola han demostrado ser particularmente importantes con respecto a la biología de la polinización. Entre ellas, el tamaño, las constricciones del tubo, la presencia o ausencia de expansiones laterales y el color. Se ha demostrado que diferencias en la morfología floral, incluyendo la variación en el color de las flores, afectan las tasas de entrecruzamiento de las plantas (Ennos 1981; Ennos y Clegg 1983; Brown y Clegg 1984), ya que afecta el atractivo de las flores para los polinizadores.

Sin embargo, no es menos importante la adaptación de las flores a las características del ambiente externo que inciden sobre su funcionamiento como productoras y distribuidoras de polen a estigmas apropiados, como también la subsecuente producción y dispersión de semillas (Opler *et al.* 1975).

1.2. Fenología Floral.

La importancia del tiempo en ciertos eventos, tales como la floración en la vida de muchas especies, ha sido muy reconocido. En muchos casos, los patrones fenológicos de estos eventos supuestamente han evolucionado por selección natural y son importantes para la sobrevivencia y el éxito reproductivo para muchas especies de plantas (Estabrook *et al.* 1982; Bawa 1983; Wheelwright 1985).

Específicamente, la información que aportan los estudios fenológicos en ambientes tropicales puede ser usada para estudiar las interacciones planta-animal, las cuales afectan la polinización, la dispersión y la depredación de semillas. A través de los datos de periodicidad en la floración es posible entender como los patrones del comportamiento floral específico pueden influir sobre el comportamiento de los polinizadores y viceversa. Además, estos patrones de periodicidad de las plantas reflejan la distribución de recursos alimenticios disponibles, tales como el polen y el néctar. Asimismo, permiten aprender más sobre la dinámica de las especies de plantas evolucionando o adaptándose a un ecosistema particular y también que la información de la fenología ayuda a analizar los patrones de coexistencia entre especies relacionadas estrechamente (Frankie *et al.* 1974).

La variación en los patrones de floración tiene implicaciones, por ejemplo, sobre el flujo de genes entre poblaciones, en la evolución de estrategias reproductivas y en muchos aspectos de

la organización y estructura comunidades vegetales (Frankie *et al.* 1974; Bawa 1983).

Diversas fuerzas selectivas influyen sobre el tiempo, la duración y la frecuencia de la floración. Entre los factores críticos que determinan el tiempo de floración, uno de los más debatidos es el papel de la competencia entre especies de plantas por los polinizadores y flujo de genes interespecífico. Una de las hipótesis, es que esta competencia puede causar una divergencia en los tiempos de floración, resultando en una secuencia regular de floración dentro de una estación (Gleeson 1981). Otros factores involucrados son la disponibilidad de polinizadores, la naturaleza de las recompensas florales y la selección para la optimización de otras características de la historia de vida (Bawa 1983).

En las comunidades tropicales muchas especies son visitadas por los mismos grupos de polinizadores, por lo que de manera general se ha asumido que las especies que florecen en diferentes tiempos evitan la competencia por estos vectores (Frankie *et al.* 1974; Heithaus 1974; Stiles 1977). En la ausencia de competencia interespecífica, podría esperarse que todas las especies florecieran simultáneamente. Desviaciones a partir de esta condición podrían sugerir que la comunidad ha adquirido alguna organización en respuesta a una presión de desplazamiento. Además, una distribución azarosa o aún algo agregada en el tiempo, pudiera ser suficiente para reducir competencia a un nivel bajo (Gleeson 1981). La extensión a la cual la floración secuencial es el resultado de selección contra flujo de genes interespecífico es difícil de detectar (Bawa 1983). Episodios discretos de floración masiva entre diferentes especies simpátricas, pueden disminuir el flujo de genes interespecífico, el cual sería mayor en floraciones extendidas (Antonovics y Levin 1980).

Con respecto a la estructura general de los sistemas de polinización en los bosque secos, hay evidencias que indican que estas interacciones son organizadas principalmente sobre una base temporal, debido a que la alta estacionalidad climática presentada en los patrones, juega un papel significativo en esta organización (Frankie 1975). Especies de plantas con traslapamiento de la floración estacional puede reducir interferencia teniendo diferencias diurnas en el tiempo en que están abiertas las flores o presentación de polen y néctar (Pleasants 1983).

1.3. Recompensas Florales.

Una relación flor-visitante es establecida por medio de atractivos o recompensas, los cuales serán verdaderamente efectivos si empiezan una reacción que crea o satisfaga una urgencia en los

visitantes. A su vez, estos atractivos florales son las recompensas que las plantas ofrecen a sus polinizadores por su servicio como vectores que transportan el polen. La serie de sustancias usadas por las plantas como recompensas florales son relativamente restringidas. Entre éstas, el polen y el néctar son los usados con mayor amplitud.

Numerosos factores han influido sobre la evolución de la selección de ciertas sustancias como recompensas florales. En el caso de recompensas alimenticias, aquellas sustancias que contienen calorías en cantidades apreciables o ciertos nutrientes por unidad de volumen en relación a otras recompensas son o han sido selectivamente favorecidas (Simpson y Neff 1983).

La producción de polen es una característica de todas las angiospermas y, es por definición, una parte integral del proceso de polinización. Así, en la vida de las plantas, el polen puede tener una función doble, la original como microspora y la secundaria como atractivo floral (Faegri y van der Pijl 1979; Simpson y Neff 1983). So pretexto que el polen de todas maneras es producido, su naturaleza como recompensa ha sido subestimada. Solamente en los casos en que se producen grandes cantidades de polen en relación a la cantidad de óvulos, se permite que estas dos funciones no sean exclusivas (Faegri y van der Pijl 1979).

Sin embargo, características del polen tales como la forma, el tamaño y la química han demostrado ser resultado de selección por polinizadores. El polen es principalmente una fuente especialmente rica en proteínas, lo que lo constituye en una fuente de alimento excelente y, por consiguiente, como recompensa para los animales que visitan flores. Es un recurso muy bien aprovechado por los insectos; en el caso de abejas hay una demanda alta de polen para provisión de nidos y en el caso de abejas mieleras para producción de alimento para sus larvas (Simpson y Neff 1983).

Se ha considerado al néctar floral como la recompensa por excelencia. No sólo es la recompensa más común ofrecida por flores hermafroditas polinizadas por animales, sino también ofrecida por la mayoría de las especies dioicas zoófilas y también de muchas monoicas.

El significado adaptativo del néctar producido a partir de nectarios dentro de la flor, es considerado desde hace algunas décadas como una característica floral muy importante para atraer a los polinizadores. El néctar floral además de ser un líquido sumamente enriquecido energéticamente por su composición de azúcares, está constituido por muchas otras sustancias químicas como aminoácidos, lípidos y alcaloides (Baker y Baker 1975, 1983a). Se ha encontrado una relación estrecha entre las concentraciones de azúcares y aminoácidos, con los diferentes tipos

de polinizadores, lo cual constituye una herramienta útil en la sistemática y filogenia de muchos grupos de plantas (Baker y Baker 1975; Cruden *et al.* 1983). Cruden *et al.* (1983), entre otros, han realizado varios estudios que sirven de referencia, principalmente con relación al volumen y los tiempos y duración de la producción de néctar.

Muchas de las variaciones en la producción de néctar pueden ser correlacionadas con diferentes parámetros del sistema de polinización, por lo que la producción de néctar es un componente muy importante del sistema reproductivo de las angiospermas (Baker y Baker 1975; Cruden *et al.* 1983). Sin embargo, la cantidad de néctar producido por flor puede estar sujeta a otras presiones de selección diferentes a la clase de polinizadores, por ejemplo, la densidad de las flores, los sistemas reproductivos, el tipo de hábitat y las condiciones ambientales (Cruden *et al.* 1983).

La producción de las recompensas florales implica un costo energético, que debe ser supuestamente compensado por beneficios tales como un servicio eficiente de parte de los vectores que transportan el polen (Heinrich 1975).

Además una cantidad adecuada de néctar puede no ser accesible para un visitante particular, si las flores no le son atractivas, por razones de forma, color, esencia, tiempo de antesis, o si están en una posición inapropiada para que el visitante pueda entrar hasta este recurso (Baker y Baker 1983).

Se supone que el impacto selectivo de los polinizadores sobre las plantas se ha visto reflejado en parte en la cantidad de néctar producido por las flores (Cruden *et al.* 1983). Plantas con flores adaptadas a animales con requerimientos energéticos altos, como son los murciélagos, los esfingidos y los colibrís, producen significativamente más néctar que las flores polinizadas por organismos que requieren menos energía, como los insectos (mariposas, abejas, avispas) que tienen necesidades metabólicas más bajas. O sea, que la cantidad de néctar producido por flor refleja la demanda energética de los polinizadores (Cruden *et al.* 1983; Heinrich y Raven 1972; Howe y Westley 1988; Stiles 1981). El impacto selectivo de los polinizadores sobre las plantas se puede ver reflejado en parte en la cantidad de néctar producido por las flores (Cruden *et al.* 1983).

1.4. Síndromes Florales.

Los conocimientos generados en los años siguientes a esta época son compilados y analizados en "Principles of Pollination Ecology" (Faegri y Van der Pijl 1979), libro considerado

como el nuevo testamento de la antecología (Baker 1979). Los reportes escritos en la segunda mitad de este siglo, enfatizan que los síndromes florales, son un conjunto de características morfológicas, bioquímicas y conductuales de las flores para adaptarse a grupos particulares de polinizadores (Faegri y van der Pijl 1979; Proctor y Yeo 1973). Los trabajos, sin embargo, han sido realizados principalmente para aquellas características florales encontradas en taxa que no están relacionados estrechamente.

Se considera principalmente que las formas, los colores, los olores y la fenología son grupos de variables sobre las cuales la selección puede actuar produciendo un síndrome de polinización que funcione exitosamente. El balance interno de estos síndromes es indudablemente el resultado de presiones selectivas, y la evolución convergente de solamente un número limitado de combinaciones de caracteres, que, por sí mismo, evidencian la importancia del desarrollo y funcionamiento armoniosos de las partes florales.

Generalmente lo que se ha encontrado es que los néctares de flores polinizadas por aves, murciélagos e incluso palomillas, se encuentran en menores concentraciones y considerablemente con mayor contenido de azúcares, que las flores polinizadas por insectos (Baker 1975; Cruden *et al.* 1983; Stiles 1981). Las flores polinizadas por colibríes contienen néctar rico en sacarosa y las flores polinizadas por murciélagos, néctar rico en hexosa (Baker y Baker 1983).

En general, es aceptado que las flores de las plantas polinizadas por animales activos durante el día tienen secreción de néctar diurna, y de igual manera las plantas polinizadas por animales nocturnos presentan secreción en el crepúsculo y/o en la noche (Cruden *et al.* 1983). Comparando los volúmenes que se han encontrado relacionados al tipo de polinizador en otros trabajos (v.gr. Baker y Baker 1975; Arizmendi 1987; Cruden *et al.* 1983; Devall y Thien 1989; Howe y Westley 1988; Opler 1983; Spira 1980; Stiles 1981), Cruden y Herman-Parker 1979).

2. Sistemas Reproductivos.

Explicar la variación en los sistemas reproductivos de las angiospermas es un problema complejo. Todos y cada uno de los factores que han influido en la evolución de estos sistemas no lo han podido hacer de manera aislada (Heinrich y Raven 1972). Se han desarrollado muchas ideas sobre los factores que han influido en esta diversificación, también se han propuesto modelos para explicar la evolución de los sistemas sexuales que no involucran la polinización cruzada como la fuerza selectiva principal.

Bawa y Beach (1981), sin negar el papel de la polinización cruzada en la evolución de los sistemas sexuales, citan ejemplos donde otros factores pueden haber sido más importantes, considerando que hay diferentes fuerzas selectivas que pueden operar sobre esto en niveles diferentes. Todas las especies de plantas se encuentran en cada etapa de su ciclo de vida con diferentes presiones selectivas que las obligan a tomar diferentes estrategias reproductivas (Fenner 1985).

Muchas características de las flores afectan el nivel de entrecruzamiento y, por lo tanto, son importantes los estudios de biología floral que incluyan aspectos de la producción de recompensas florales, las morfología floral, la fenología, como también aspectos de la variación en el sistema reproductivo y del sistema de polinización (Schoen 1982).

El conocimiento de los sistemas reproductivos es esencial para un entendimiento de los patrones de flujo de genes y, a su vez, esta información es fundamental para el entendimiento de la especiación y las relaciones genéticas entre especies (Bawa 1974; Stebbins 1958).

Bawa y Beach (1981) presentan una tabla de los sistemas de clasificación más comúnmente usados en la que se aprecian de manera resumida los criterios sobre los que generalmente se ha basado la caracterización de los sistemas reproductivos. Actualmente se considera inadecuada esta clasificación tradicional de los sistemas sexuales, porque está basada principalmente sobre descripciones morfológicas y sobreestima grandemente la dimensión temporal de la sexualidad de las plantas y no toma en cuenta la vía en que funcionan los sistemas que regulan, además de los sistemas genéticos, el nivel de polinización cruzada (Baker 1959; Bawa y Beach 1981). Esta clasificación se presenta a continuación.

A) Sistemas basados en la distribución espacial de los órganos reproductivos: a) sistemas sexuales monomórficos, como el hermafroditismo (presencia sólo de flores bisexuales), el monoicismo (producción de flores masculinas y femeninas), el andromonoicismo (hay flores bisexuales y masculinas) y el ginomonoicismo (hay flores bisexuales o flores femeninas); b) sistemas sexuales dimórficos, dentro de los cuales se encuentran, el dioicismo (se producen o flores masculinas o flores femeninas), el ginodioicismo (se producen flores bisexuales o femeninas) y el androdioicismo (se producen flores bisexuales o flores masculinas).

B) Sistemas basados en la distribución temporal de los órganos reproductivos, entre los que se encuentran la protandria (cuando el polen es removido de las anteras antes que los estigmas estén receptivos) y la protoginia (cuando los estigmas son receptivos antes que el polen sea removido).

C) Sistemas basados en la presencia o ausencia de alelos de incompatibilidad. Cuando se presenta autoincompatibilidad, las plantas son polimórficas con respecto a la presencia de alelos de autoincompatibilidad; las polinizaciones que involucran polen y estigmas de los mismos alelos de incompatibilidad, no generan semillas. Y autocompatibilidad, son plantas monomórficas y sin la presencia de alelos de incompatibilidad, todas las polinizaciones producen semillas.

D) Sistemas basados en la variación de la longitud del estilo y de los estambres. Son diestflicos, cuando se presentan dos tipos de individuos que producen diferentes formas de flores, unas con estilos cortos y estambres largos y otras flores con estilos largos y estambres cortos (las polinizaciones y autopolinizaciones entre los mismos tipos de flor son incompatibles). Triestflicos, cuando se presentan tres tipos de individuos que producen flores con estilos largos, cortos y medianos, ocupando las anteras dos de las tres posibles posiciones; se obtienen polinizaciones compatibles a partir de cruza que involucran estigmas y anteras del mismo nivel.

El hermafroditismo es un sistema sexual predominante en las angiospermas. Charnov *et al.* (1976) han postulado la evolución del hermafroditismo, dioicismo y ginodiocismo en términos de distribución óptima para la reproducción masculina y femenina. Aunque las plantas hermafroditas distribuyen recursos a los procesos de producción y dispersión de polen (función masculina) y producción, fertilización de óvulos y maduración de las semillas (función femenina), la producción de gametos masculinos y femeninos funcionales no significa que, ya sea la flor o el individuo, la planta contribuye a la próxima generación en la misma vía de funcionales masculinos y femeninos, pues hay evidencia de que en muchas especies de plantas hermafroditas solamente una minoría de las flores funcionan para producir frutos y semillas (v.gr. Bawa 1974; Ruiz y Arroyo 1978; Sutherland y Delph 1984). Así que la contribución se puede dar en la próxima generación no necesariamente por la misma vía, sino que puede ser, por ejemplo, vía polen y no vía óvulos, o viceversa (Lloyd 1980; Willson 1979).

La autoincompatibilidad o la habilidad para discriminar entre polen propio o cruzado ha evolucionado sólo en las angiospermas (Bawa y Beach 1981). Según Stebbins (1957), el perennialismo es una característica común de las plantas autoincompatibles y es considerado como un carácter primitivo, mientras que anualismo se considera un carácter derivado. Se ha encontrado que la mayoría de las especies arbóreas estudiadas en los neotrópicos estacionales son autoincompatibles (Bawa 1974; Ruiz y Arroyo 1978; Bullock 1985; Bullock y Domínguez 1986).

Las flores hermafroditas en general pueden ser completamente autoincompatibles, sin formar semilla alguna después de la autopolinización; o la autocompatibilidad puede ser incompleta, lo cual se presenta cuando muchas flores autopolinizadas producen sólo unas cuantas semillas. Cuando en las plantas autocompatibles los estambres y el estigma de la misma flor se encuentran juntos, adyacentes y maduran simultáneamente, la autopolinización puede ocurrir automáticamente por el roce del estigma con las anteras dehiscentes. En muchos de estos casos no se requiere de un vector para la producción de semillas y las plantas son predominantemente autógamas. El nivel de adaptación para autogamia es muy variable entre las especies genéticamente autocompatibles (Ruiz y Arroyo 1978).

La existencia de los sistemas de autoincompatibilidad implica polinización cruzada (xenogamia), la cual es favorecida por presiones de selección para el mantenimiento de variabilidad genética; mientras que los sistemas de autocompatibilidad pueden ser favorecidos cuando la uniformidad genética o la reducción en el flujo génico son ventajosos (Bawa 1974). La selección podría favorecer xenogamia en plantas que viven en ambientes que cambian constantemente, en los cuales la adecuación de un individuo puede aumentarse produciendo descendientes genéticamente variables (Stebbins 1958; Grant 1989). La frecuencia de fenómenos como la autogamia, cleistogamia, apomixis, que independizan a las plantas de los vectores de polinización, ha sido relacionada con la severidad ambiental, están usualmente encontradas en hábitats temporales en donde son favorecidas por la capacidad colonizadora que confieren estos sistemas a las plantas (Baker 1974). No es sorprendente encontrar que las especies pioneras y colonizadoras de hábitats perturbados son la mayoría autocompatibles (Baker 1955; Bawa 1974). Un sistema de reproducción que promueva polinización cruzada y, por lo tanto, facilite la variabilidad genética, mientras que también mantenga la capacidad de autopolinización, es adaptativo probablemente, en ambientes cambiantes mientras los polinizadores puedan no estar seguros (Bawa 1974; Spira 1980).

Las angiospermas tienen una gran variedad de sistemas sexuales. Presentan sistemas de recombinación abiertos que involucran desde la fecundación cruzada obligada, hasta restringidos con la autofecundación o autogamia (más precisamente autogamia predominante, ya que usualmente no es tan completa como para excluir cierto porcentaje de fecundación cruzada). Esta es una condición común y ampliamente difundida en las angiospermas, particularmente entre las herbáceas anuales, las malezas y las pioneras en sucesiones ecológicas. Los sistemas de recombinación restringidos y/o cerrados, permiten la replicación y multiplicación rápida de sus genotipos dentro

de un hábitat disponible y favorecen la colonización de hábitats abiertos. Mientras que las plantas con sistemas de apareamiento abiertos, se encuentran usualmente en comunidades vegetales cerradas (Grant 1989).

La selección podría favorecer la xenogamia en plantas que viven en ambientes que cambian constantemente, en los cuales la adecuación de un individuo puede aumentar produciendo descendientes genéticamente variables (Stebbins 1958b; Grant 1989). La frecuencia de fenómenos como la autogamia, cleistogamia, apomixis, que independizan a las plantas de los vectores de polinización, ha sido relacionada con la severidad ambiental, se encuentran usualmente en hábitats temporales, en donde son favorecidas por la capacidad colonizadora que confieren estos sistemas a las plantas (Baker 1974). No es sorprendente encontrar que las especies pioneras y colonizadoras de hábitats perturbados son en su mayoría autocompatibles (Baker 1955; Bawa 1974).

La autogamia podría ser favorable en especies de sucesión temprana, ya que a través de este sistema reproductivo se producen grandes cantidades de semillas en ausencia de polinizadores, los cuales, según Cruden (1976), son escasos en áreas perturbadas y de sucesión temprana. Estrategias reproductivas que tienden a la apomixis son relativamente comunes en los grupos de plantas que, además de ser muy antiguos, han sufrido perturbaciones intensas en sus hábitats por las glaciaciones (Herrera 1987).

Solbrig (1976, 1979) ha desarrollado el concepto de que los sistemas de recombinación tienen un costo, y que éste es más alto en los sistemas de recombinación abiertos que en los restringidos o cerrados. La recombinación abierta implica un costo genético, llamado también meiótico, que se mide por el número producido de tipos recombinantes mal adaptados, y un costo energético, que se mide en recompensas florales ofrecidas a los polinizadores, como también el polen excedente para la polinización cruzada. Sin embargo, estos sistemas deben obtener beneficios que compensen estos costos.

Los costos energéticos pueden ser reflejados en el tamaño de la flor, en la producción de néctar y en la proporción polen-óvulos (Heinrich 1975; Cruden 1977; Solbrig 1979; Spira 1980). Por lo tanto, sería razonable esperar que si la autofertilización es un sistema eficiente, sería ventajoso reducir el gasto energético por flor a través de una reducción en las características florales asociadas con la polinización. En cambio, la energía podría ser utilizada en la producción adicional de flores y semillas (Cruden 1977; Solbrig 1979). Los costos de los sistemas de recombinación son más altos en los sistemas abiertos que en los restringidos o cerrados. El costo energético es en

recompensas florales y en polen excedente para polinización cruzada (Solbrig 1979).

Aparte de todos los elementos que han influido en la evolución de los sistemas reproductivos, se han propuesto ciertos indicadores que permiten hacer predicciones respecto a los tipos de sistemas reproductivos. Entre éstos, podemos encontrar la proporción de polen y óvulos (Cruden 1977).

El ambiente abiótico puede afectar en gran medida la evolución del sistema reproductivo de las plantas. Autofecundación o autogamia predominantemente, es ampliamente difundida entre herbáceas anuales, malezas y pioneras en sucesiones ecológicas (Grant 1989). La selección podría favorecer la xenogamia en plantas que viven en ambientes heterogéneos y/o que cambian constantemente (Baker 1955; Stebbins 1958; Bawa 1974; Solbrig 1979). En plantas que viven en ambientes cambiantes, la adecuación de un individuo puede ser incrementada por la producción de descendientes genéticamente variables. Para las plantas que no son autógamas totalmente, apomíticas o que presentan reproducción vegetativa, la actividad de los polinizadores es críticamente importante.

3. Visitantes Florales.

La energética de la polinización, el comportamiento de forrajeo de los polinizadores y los efectos genéticos de la polinización sobre las poblaciones de plantas, han sido los principales enfoques que han tenido los estudios sobre el tema. La relación planta-polinizador es un sistema mutualista en el que la planta ofrece una recompensa al polinizador (generalmente néctar y/o polen) y éste, a su vez, transporta el polen a estigmas de otras flores fecundándolas, o implementa el flujo de polen a mayores distancias (dependiendo del tipo de polinizador) y con ello la variabilidad genética.

Se considera que las características del comportamiento de los polinizadores tienen una fuerte influencia sobre los procesos de apareamiento. Waddington (1983) reconoce la importancia de los patrones conductuales de forrajeo de los polinizadores como un factor determinante que puede moldear las poblaciones y comunidades de plantas. A su vez, los polinizadores pueden presentar preferencias consistentes hacia una flor elegida con determinados color y morfología (Waser y Price 1981).

El tipo de polinizador y el sistema reproductivo influyen sobre la morfología floral y el costo energético para la planta por flor producida. Los costos energéticos pueden ser reflejados en

el tamaño de la flor, en la producción de néctar y en la proporción de polen-óvulos (Cruden 1977; Heinrich 1975; Spira 1980).

La evolución de la autocompatibilidad y de la autoincompatibilidad y, en general de los sistemas sexuales, está también constreñida por la vía en que los polinizadores interactúan con las flores, además de los patrones espaciales y temporales de la sexualidad floral. Sin embargo, faltan estudios acerca de las interacciones ecológicas entre los sistemas sexuales y los polinizadores, lo cual dificulta el desarrollo de hipótesis generales al respecto (Bawa y Beach 1981).

La morfología floral, la arquitectura de la planta, los patrones fenológicos de floración, la diversidad de los sistemas reproductivos y el flujo y la estructura génica de las poblaciones, puede ser explicada en parte por la conducta de forrajeo del polinizador (Waser y Price 1981; Waddington 1983).

Los polinizadores pueden diferir en efectividad y, a su vez, presumiblemente, en la fuerza de selección que ellos ejercen sobre la morfología floral, tales como el tamaño y la forma (Schemske y Horvitz 1984; Galen *et al.* 1987). La morfología floral, la fenología y el flujo y la estructura génica de las poblaciones, puede ser explicada en parte por la conducta de forrajeo del polinizador. Tales circunstancias pueden proveer un camino para divergencia y especiación en las plantas con flor (Galen *et al.* 1987).

4. Estudios en el Género *Ipomoea*.

La composición taxonómica de la flora debe también ser considerada, porque varias asociaciones son evidentes entre sistemas sexuales y agrupaciones sistemáticas. La diversidad de mecanismos reproductivos está en relación con la diversidad taxonómica de las especies que lo componen y sus respectivas historias evolutivas (Herrera 1987).

Otra apreciación del significado de sistemas de polinización en evolución puede ser hecho por análisis de los diferentes tipos de sistemas presentes en una familia de plantas como también sus proporciones y las circunstancias en las cuales ellas son encontradas. Muy pocos intentos han sido hechos al respecto, y notables excepciones son los estudios por Grant y Grant (1959) de las Polemoniaceae y por Porsh (1938-39) en las Cactaceae (Baker 1963).

Varios trabajos han sido hechos considerando un número de especies dentro de varios géneros para, a) ya sea el tamaño de la flor y la relación de polen-óvulos, el caso de *Leavenworthia* (Lloyd 1965); b) volumen de néctar para *Agave* (Schaffer y Schaffer 1977); c) relación

polen-óvulos para Mirabilis (Cruden 1977). El estudio de Spira (1980) con 10 especies del género Trichostema, en el que correlaciona sistemas reproductivos (autogamia vs. xenogamia) con el tipo de polinizador; el estudio de Opler et al. (1975) de la biología reproductiva de ocho especies del género Cordia en Costa Rica, en que cuantifican varios aspectos de la fenología, biología floral, polinización y sistema reproductivo. Sin embargo, parecen faltar este tipo de trabajos dentro de un grupo de especies congénéricas.

El género Ipomoea está compuesto principalmente por bejucos, solo unas pocas especies son árboles, una forma de vida que difiere sustancialmente de las enredaderas en el patrón de sistemas reproductivos (Bullock 1985). Debido a su forma de crecimiento, como forma de enredadera robusta, y a que sus flores presentan una amplia gama de colores atractivos, este género representa uno de los elementos más conspicuos entre las flores tropicales (McDonald 1987).

El género Ipomoea es uno de los géneros más extensos de México y existe un alto grado de endemismos en las Convolvulaceae. En comparación con otros países, en México es extraordinario el grado de endemismos en las Convolvulaceae. Estimaciones conservadoras reconocen aproximadamente 165 especies de Ipomoea en México, siendo uno de los géneros más extensos del país. Existe una preponderancia de especies de Ipomoea y de endemismos (a nivel de especie) de este género en los bosques tropicales deciduos del país. Los muchos y variados elementos de este género exhiben versatilidad ambiental extrema y un amplio espectro de especializaciones morfológicas (McDonald 1987, 1991). Se encuentran 20 especies endémicas entre las costas de Jalisco y Oaxaca (McDonald 1991).

La flora de la Estación de Biología "Chamela", incluye 20 especies de Ipomoea (Lott 1985). Este es el género más diverso de Chamela, Jalisco, una región enmarcada principalmente por selva baja caducifolia. Según la lista florística de la zona, de estas 20 especies sólo una es arbórea y todas las demás son bejucos (Lott 1985). Ipomoea chamelana es una especie endémica de Chamela, Jalisco.

Bullock (1985) encuentra en su estudio sobre los sistemas reproductivos en la flora de un bosque tropical decídúo en Chamela, Jalisco, una fuerte asociación entre sistemas sexuales y la posición sistemática.

Las flores del género Ipomoea presentan mucha variación en tamaño, color y diversidad de polinizadores. Con este género se han realizado varios estudios en diferentes lugares, en los que principalmente se ha investigado el complejo sistema genético que presenta y también la variación

morfológica de las flores. El género Ipomoea presenta un sistema de autoincompatibilidad genética que también ocurre en otros géneros de las Convolvulaceae (Martin 1970). Se han realizado muchos trabajos al respecto, especialmente con Ipomoea batatas (L.) Lam., especie por la que existe un interés relacionado con el mejoramiento genético y propagación, y que es una de las más reconocidas e importantes especies del género. Una revisión amplia de los trabajos realizados en las Convolvulaceae puede verse en Martin (1968, 1970).

El polimorfismo presente en varias especies del género Ipomoea ha sido sujeto a investigaciones recientes (Ennos 1981; Ennos y Clegg 1983; Schoen y Clegg 1985). Se ha demostrado variación en varios caracteres florales, color de las flores y/o separación de anteras y estigmas dentro de poblaciones del género.

Están los trabajos de Ennos y Clegg (1983) y de Brown y Clegg (1984) con Ipomoea purpurea (L.) Roth, que es una enredadera anual, autocompatible, que posee grandes flores fuertemente polimórficas en color. Brown y Clegg (1984) encontraron que los polinizadores discriminan entre los morfos de diferentes colores y que la tasa de entrecruzamiento varió entre ellos.

Ennos (1981), en su trabajo con I. purpurea e I. hederacea, describe que al menos en las especies autocompatibles el sistema de apareamiento o de reproducción es extremadamente flexible. La gran diferencia detectada en las tasas de entrecruzamiento parece no ser debida al servicio recibido por los polinizadores de las dos especies de Ipomoea, sino a diferencias en su morfología floral. Por lo tanto, en algunas especies largas cargas de variación genética afectan la tasa de entrecruzamiento existente.

Sobrevila et al. (1989) en su trabajo con Ipomoea imperati (Vahl.) Grisebach, que presenta polimorfismo floral, determinaron la asociación entre éste con la distancia estigma-antera y si esta separación afectaba la cantidad de polen depositado en autopolinizaciones y polinizaciones abiertas, para el entendimiento del significado adaptativo del polimorfismo floral en todo el género.

Se conoce esterilidad femenina para varias especies de Ipomoea, pero las causas han resultado difíciles de aclarar (Martin y Cabanillas 1966; Martin 1970; Stucky y Beckmann 1982). La fecundidad de algunas especies de bejucos está limitada por la escasez de apareamientos compatibles (Martin 1968; Stucky y Beckmann 1982). El potencial para polinizaciones incompatibles es sugerido por los resultados de muchas pruebas con I. settifera Poir., que revelan 10 grupos de incompatibilidad (Martin 1968). En I. pandurata (L.) G. F. W. Meyer, la germinación

diferencial de polen a partir de autopolinizaciones y polinizaciones cruzadas sugiere la presencia de un fuerte sistema de autoincompatibilidad genético (Stucky y Beckmann 1982). El sistema de autoincompatibilidad en las anteriores especies es del tipo esporofítico.

También se tiene el estudio de la biología reproductiva de *I. pes-caprae* (L.) R. Br. a lo largo del Golfo de México, en el que las flores de esta especie presentaron mecanismos de incompatibilidad esporofítica, también común en otras especies del género (Devall y Thien 1989).

Según Austin (1977) y McDonald (1987b, 1991) la mayoría de las *Ipomoea* son polinizadas por una variedad de abejas, desarrollándose una evolución convergentemente a partir de esta polinización presumiblemente primitiva, de un síndrome de polinización por colibríes. Aproximadamente 40 especies de *Ipomoea* del Nuevo Mundo, han evolucionado este síndrome floral (ver Morfología y Recompensas florales), principalmente en grupos tales como la sección *Quamoclit* (*I. hederifolia* e *I. quamoclit*) y la serie *Exogonium* (*I. bracteata*).

5. Planteamiento del Estudio de Algunas Especies del Género *Ipomoea* en Chamela, Jalisco.

En la región de Chamela, Jalisco se presenta un endemismo y un alto grado de riqueza de especies del género *Ipomoea*. Además de que no se han realizado trabajos sobre biología reproductiva con bejucos en la zona. Por lo que surgió el interés por realizar un estudio sobre la biología floral y polinización de algunas especies del género *Ipomoea*, que: (i) aporte conocimientos acerca de la biología reproductiva de estos bejucos en un bosque tropical caducifolio; (ii) arroje explicaciones a través de estos aspectos de la reproducción, acerca del por qué la alta diversidad del género en la zona, dada la importancia que tiene el género en México; y (iii) aporte algunos elementos que respondan a la pregunta, de cómo están afectando los aspectos de la biología floral, polinización y sistema reproductivo, a la organización del ensamble de *Ipomoea*, y cuáles de estos aspectos se relacionan más con el hecho de que tantas especies puedan vivir simpátricamente.

Uno de los grandes y principales intentos que tiene la biología evolutiva es el entender como las interacciones interespecíficas han influido sobre las tasas de evolución. Y, a su vez, como la evolución está afectando a estas interacciones y así, a la estructura de las comunidades ecológicas (Futuyma 1986).

Por medio de la correlación entre aspectos de la biología floral y polinización se pueden revelar características del sistema reproductivo sensitivas a presiones selectivas, con las cuales se

puede construir un bosquejo de la tendencia evolutiva principal en un género con respecto a las características reproductivas sin representar necesariamente la filogenia del género (Opler *et al.* 1975).

Las especies de *Ipomoea* consideradas en este estudio tienden a ocurrir en lugares principalmente abiertos, áreas perturbadas, bordes de caminos y lechos secos de arroyos. Se ha asociado que en áreas perturbadas puede haber escasez de polinizadores (Cruden 1976). Por ésto, en este tipo de lugares puede ser favorecida la autogamia. Sin embargo, los intercambios genéticos pueden ser muy limitados con autogamia prevaleciente.

Si un patrón de estructura de un ensamble de especies o una comunidad existiera, implicaría presencia de agentes estructurantes. La competencia ha sido muy discutida como un probable candidato que produce tal estructura (Pleasants 1983; Waser 1983; Wheelwright 1985). En general la competencia se ha argüido que dirige ensambles de especies a diferir en características relacionadas al uso de los recursos. O sea que puede constituir una fuerza selectiva que promueve divergencia evolutiva entre especies que usan los mismos recursos.

Algunas de las definiciones acerca de cuando existe competencia por polinizadores, implican interacción entre plantas que ocurren simpátricamente, florecen al mismo tiempo y sufren reducción en el éxito reproductivo debido a que ellas comparten polinizadores. El efecto competitivo puede darse en dos vías. Competencia por explotación (cuando se reducen visitas a otra especie) y competencia por interferencia, a través de transferencia de polen interespecífico. El resultado de esta última ocurre cuando un polinizador forrajea sin mucha preferencia en una mezcla de especies de plantas y causa transferencia de polen entre ellas, resultando en bloqueo de estigmas y reducción de la efectividad del polinizador (Pleasants 1983; Waser 1983). Algunas vías para evitar el primer tipo de competencia es presentando diferencias en los polinizadores o en los tiempos de floración; ésto también sirve para reducir competencia por interferencia. Algunos medios para evitar esta última competencia, es por constancia de los polinizadores y segregación espacial.

Muchos estudios se han realizado entre plantas simpátricas en los cuales se han interpretado las diferencias en los tiempos de floración como adaptaciones para minimizar competencia por polinizadores y el flujo de genes interespecífico. Un resultado concebible de la competencia por un número limitado de polinizadores es la evolución de traslapamientos mínimos o un espaciamiento regular en los períodos de floración (Gleeson 1981; Pleasants 1983; Wheelwright 1985). Se puede esperar que comunidades construidas azarosamente, tengan un mayor traslapamiento, que aquellas

comunidades en las cuales la competencia ha actuado y se ha minimizado el traslapamiento (Pleasants 1983).

Los efectos de competencia y de flujo potencial de genes a nivel interespecífico, pueden ser reducidos por segregación espacial y/o repartición del recurso polinizador durante el tiempo a través del día. Otra manera muy importante de reducir el traslapamiento temporal y/o espacial, es presentando diferencias en la morfología floral, por ejemplo, en el tamaño de las flores, colores y así se reduciría la presión selectiva por algún desplazamiento en el período de floración (Opler *et al.* 1975).

En contraste a competencia a través de preferencia de polinizador, competencia a través de transferencia de polen interespecífico puede promover divergencia estable en características relacionadas a la polinización. Este último mecanismo es más común en la naturaleza y estar implicado en producir o mantener diferencias en caracteres florales entre especies de plantas simpátricas (Waser 1983).

La mayoría de las *Ipomoea* tienen las características florales muy bien desarrolladas para atraer a muchos polinizadores. Se ha sugerido que en el género el síndrome de polinización por colibríes ha evolucionado convergentemente a partir del síndrome melitófilo, presumiblemente primitivo en el género, principalmente en *I. hederifolia*, *I. bracteata*, e *I. quamoclit* (Austin 1977; McDonald 1987b, 1991). Esto ha ocurrido principalmente en la sección *Exogonium* (*I. bracteata*) y en la sección *Quamoclit* (*I. hederifolia* e *I. quamoclit*). Según McDonald (1991) aproximadamente 40 especies de *Ipomoea* del Nuevo Mundo han evolucionado este síndrome floral.

Si las plantas difieren en su habilidad para atraer polinizadores entonces el traslapamiento en la fenología puede no ser una buena medida de competencia (Pleasants 1983). Pero el incremento en estos atractivos para los polinizadores pueden haberse originado por competencia. Se ha visto poco probable que la ventaja de inducir constancia pueda proveer una explicación general para la diversidad floral, ya que muchos polinizadores, incluyendo colibríes, mariposas diurnas y nocturnas y aún abejas solitarias y abejorros, a menudo exhiben constancia incompleta o ninguna constancia (Waser 1983).

Algunos autores han enfatizado que la gran complejidad estructural de los bosques tropicales facilitan la diferenciación de nicho. De acuerdo a este punto de vista, selección intensiva para favorecer adaptaciones específicas y estrechas pueden así ser una característica general de las especiación de los bosques tropicales. Especies de la familia Bignoniaceae, por ejemplo, muestra

diferenciación muy precisa de nichos de polinización, presumiblemente con competencia por polinizadores proveyendo el estímulo evolutivo (Gentry 1989).

Se ha correlacionado la diversidad floral con diversidad morfológica y conductual entre flores visitadas por animales (Faegri y van der Pijl 1979; Waser 1983; Grant 1989). Una razón para los postulados de especialización es que permite a las plantas evitar eventos de hibridación poco favorables, lo cual al mismo tiempo se constituye en un esfuerzo reproductivo gastado.

Aunque la clasificación de las especies de acuerdo a los síndromes de polinización podría en muchos casos exagerar la especialización (Waser 1983).

Una especie puede asegurar visitas cuando florece con competidores por incremento de sus atractivos. Uno de los más importantes atractivos es la tasa de producción de néctar. A pesar de su traslapamiento por incremento de esta tasa una especie puede ser capaz para atraer suficientes polinizadores para persistir con especies competitivamente superiores. Sin embargo, ésto puede ser energéticamente costoso.

OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio es definir y conocer algunos aspectos de la biología floral y del sistema reproductivo de 12 especies simpátricas del género *Ipomoea* (Convolvulaceae) en un bosque tropical de la región de Chamela, Jalisco, México. Las especies de *Ipomoea* estudiadas, son: *I. ampullacea* Fernald, *I. bracteata* Cav., *I. chamelana* McDonald, *I. clavata* (G. Don) V. Ooststr. & McBr., *I. hederifolia* L., *I. meyeri* (Spr.) G. Don, *I. muricata* (L.) Jacq., *I. nil* (L.) Roth, *I. pedicellaris* Benth., *I. quamoclit* L., *I. trifida* (H.B.K.) G. Don e *I. triloba* L.. Específicamente se van a tratar los siguientes aspectos.

1) Describir el sistema genético de las 12 especies, para conocer si son autocompatibles o si se presentan sistemas de autoincompatibilidad.

2) Describir y cuantificar algunos aspectos de la biología floral de esas especies, como son: la fenología del género durante el año; la hora de apertura y cierre de las flores para cada especie; la morfología floral, considerando cambios en la coloración de las flores, mediciones florales (tamaño de la corola y longitud de los órganos reproductivos); definir si se producen recompensas florales y, si es así, describirlas y cuantificarlas en lo posible; realizar conteo de granos de polen y óvulos.

3) Describir los tipos de visitantes florales y polinizadores en caso de que lo necesiten, considerando el taxón, el comportamiento de forrajeo, las horas de actividad y el recurso floral por el cual realizan la visita.

4) Evaluar correlaciones a nivel interespecífico entre los anteriores e interpretarlas desde un punto de vista biológico y ecológico.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Estación de Biología "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), situada en la costa suroeste de Jalisco a los 19° 30' y 19°33' N y 105°00' y 105°03' W. La Estación cubre un área de 1594 ha y presenta un rango altitudinal que va de los 30 a los 500 m.s.n.m. (Figura 1)

La región se caracteriza por su topografía irregular lo cual origina numerosos sistemas de pequeñas cuencas (Cervantes y Mass 1988). El clima es del tipo Aw(x')i, que es el más seco de los climas cálido subhúmedos (García, 1973). La temperatura media anual es de 24.9°C, encontrándose los meses más calientes entre mayo y septiembre. Las temperaturas máximas y mínimas promedio del periodo 1977-1984, son de 29.1° a 32.0°C, y 14.8° a 22.9°C, respectivamente. La precipitación media anual es de 748 ± 119 mm, con el 80% de las lluvias entre julio y octubre. La dinámica de las lluvias originan dos épocas marcadas, la húmeda de julio a noviembre y, la seca, de diciembre a junio (Bullock, 1986).

La vegetación que predomina es la selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio, el cual se localiza en los lomeríos con suelos someros, tiene una altura de 4 a 15 m, numerosas especies arbóreas pierden sus hojas durante la época seca y presenta un sotobosque bien desarrollado. También se encuentra la selva mediana subperennifolia, la cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales y en los lugares protegidos sobre suelos profundos, tiene una altura de 10 a 25 m. Otra vegetación menos representada en la Estación es el matorral espinoso; fuera de ésta hay manglares, palmares y matorral espinoso secundario.

El trabajo se restringió particularmente al área de los arroyos El Colorado (parte baja) y El Zarco; algunas zonas perturbadas, bordes de caminos y zonas adyacentes a la planta física de la Estación de Biología.

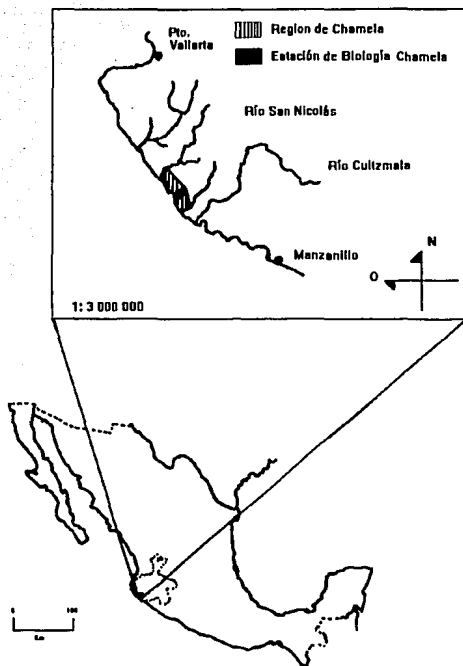


FIGURA 1. Localización del área de estudio.

METODOLOGIA

1. Especies de Estudio.

Realizar un estudio de bejucos, enredaderas o lianas, es difícil metodológicamente, pues por lo general se encuentran mezclados varios individuos. Identificarlos como tal y separarlos es un trabajo tedioso, por lo tanto, en este estudio se decidió trabajar con manchones de flores en los que posiblemente había más de un individuo. Las pruebas y observaciones fueron realizadas en manchones de flores que estuvieran alejados entre sí, para asegurar que se trataba de diferentes individuos.

El estudio se realizó principalmente durante los meses de octubre a diciembre de 1989, enero a marzo de 1990, septiembre a y noviembre de 1990 y febrero de 1991. Meses durante los cuales florecieron las especies que se estudiaron. Incluyó 12 especies del género Ipomoea (Convolvulaceae): I. ampullacea, I. bracteata, I. clavata, I. chamelana, I. hederifolia, I. meyeri, I. muricata, I. nil, I. pedicellaris, I. quamoclit, I. trifida, I. triloba.

2. Morfología.

Para todas las especies se realizaron mediciones florales con un Vernier en 30 flores escogidas al azar. Excepto para I. clavata donde se midieron 20. Las medidas que se tomaron para cada flor, fueron: diámetro de la corola (DiaC), longitud de la corola (LonC) y altura de la corola (AltC); diámetro del tubo de la corola (DiaT) tomado a la altura del estilo (excepto para I. hederifolia, I. ampullacea, I. quamoclit e I. bracteata en las que se midió en el limbo de la corola). Longitud del estilo (LonE), longitud de los 5 filamentos (Fil 1,2,3,4 y 5), medidos a partir de la base de los filamentos. Con estos dos últimos datos se calculó la diferencia del estilo menos el filamento mayor (E - F1); valores positivos y negativos indican que el estigma está por encima o por debajo de las anteras. En la Figura 2, se muestra esquemáticamente como se tomaron las medidas desde la base del ovario.

Se realizaron cálculos de estadística básica (el promedio, la desviación estándar, el coeficiente de variación (%), los valores máximo y mínimo y la amplitud) con todas las mediciones de las variables morfológicas evaluadas en las 12 especies de Ipomoea. Se hicieron histogramas de frecuencia para todas las variables morfológicas a nivel de género (sin diferenciar las especies) y en cada una de las especies, con el fin de conocer si siguen una distribución normal o distinta de ésta. Los anteriores cálculos se hicieron usando los programas 1D y 2D del paquete de cómputo

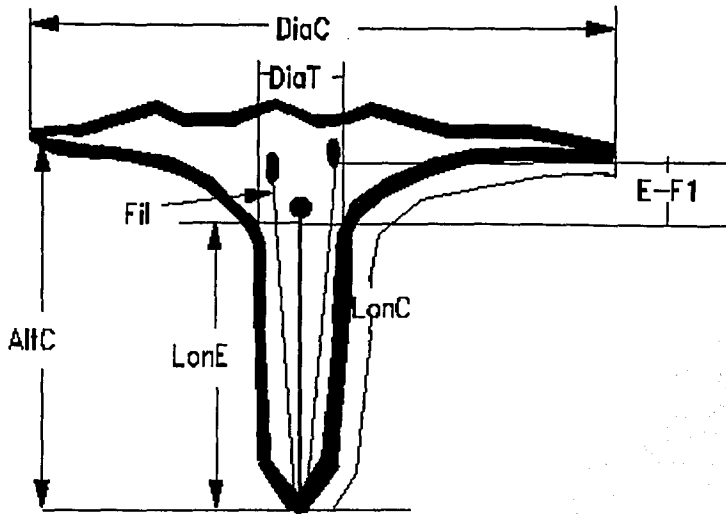


Figura 2. Esquema floral. Medidas tomadas de las variables morfológicas. DiaC= diámetro de la corola, LonC= longitud de la corola, AltC= altura de la corola, DiaT= diámetro del tubo de la corola, LonE= longitud del estilo, Fil= longitud de los filamentos, E-F1= separación entre estilo y filamento mayor.

estadístico BMDP (1988). Para establecer las correlaciones que pueden existir entre las variables morfológicas de todas las especies se realizaron correlaciones múltiples, para determinar el grado de asociación entre las variables de las 12 especies. Se utilizó el análisis de correlación desde una perspectiva multivariada (Programa 8D del paquete de cómputo estadístico BMDP).

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con las variables morfológicas a nivel comunitario, buscando detectar ciertos patrones de asociación y clasificación que pudieran existir entre las especies y poder saber cómo están asociadas unas variables con otras, o sea que combinaciones de las variables tienen más importancia en el sentido de contener la mayor cantidad de información y que a su vez éstas serán las más importantes. El programa que se usó fue el 4R del paquete de cómputo estadístico BMDP, el cual realiza un análisis de componentes principales para un conjunto de variables definidas como independientes. Este programa permite el análisis en términos de las variables originales y en tal caso utiliza la matriz de varianzas y covarianzas, ó en términos de variables estandarizadas, en cuyo caso el análisis queda basado en términos de la matriz de correlaciones.

Se realizaron varios análisis de componentes principales: a) ACP con matriz de correlaciones; b) ACP con matriz de covarianza. Ambos se realizaron considerando primero todas las variables de la morfología que se midieron. Se observó que al considerar los cinco filamentos se "restaba" valor-importancia a las otras variables y, además, que era similar la influencia o el peso, que estos hacían; por lo tanto, y dados otros trabajos (Bullock *et al.* 1987; Murcia 1990), solo se consideraron el filamento 1 y el 5 (o sea el mayor y el menor). Para establecer comparaciones entre las especies a través de las variables morfológicas en términos de medidas de ubicación, se hicieron pruebas multivariadas de t , incluyendo estadística no paramétrica. En particular se usó la T cuadrada de Hotelling (Programa 3D del paquete estadístico BMDP), basándose en comparaciones simultáneas dos a dos. La hipótesis nula es que dos vectores de medias son iguales. En caso de rechazarse la hipótesis nula, este programa mediante técnicas no paramétricas realiza la misma comparación variable por variable en términos de medias, lo cual se hizo mediante la prueba de Mann-Whitney de suma de rangos, la cual presenta en particular, las probabilidades de significancia dentro de un contexto multivariado, ajustando los cálculos de las probabilidades de significación según el número inicial de variables introducidas.

Se realizaron dibujos de cortes transversales de las flores para todas las especies de *Ipomoea* estudiadas.

Los ejemplares de respaldo se encuentran depositados en el Herbario de la Estación de Biología Chamela. Se confirmó la determinación de las especies de Ipomoea por un especialista en Convolvulaceae.

3. Fenología.

Se realizaron observaciones cualitativas de la época en que florecían durante el año las diferentes especies. Los datos que se presentan del tiempo de floración de las especies fueron los tomados desde el segundo semestre de 1989 y el primer semestre de 1990. Sin embargo debido a que se permaneció en la Estación de Biología Chamela durante diferentes meses entre los años de 1989 hasta 1992, se pudieron realizar observaciones cualitativas de las floraciones de las especies durante todo ese tiempo. Se hicieron observaciones preliminares a diferentes horas para conocer el comportamiento fenológico general a nivel comunitario. A nivel intraespecífico, se observaron en la mayoría de las especies flores en cinco manchones. En cada manchón se observaron 10 flores, para completar un mínimo de 50 flores observadas en cada especie. Las observaciones para todas las especies se realizaron a partir de botones. Los datos que se tomaron fueron: hora de apertura (HA), hora de cierre (HC) y amplitud de la duración (AD) de las flores para todas las especies. Este último dato se tomó a partir de la diferencia de horas, entre el pico de apertura y el pico de cierre, excepto en I. ampullacea e I. hederifolia, que presentaron más irregularidad en estos dos eventos. Por lo menos en 10 flores de todas las especies, se hicieron observaciones de la dehiscencia de anteras y de la receptividad del estigma, para lo cual se detectó si el estigma estaba humedo por medio de un cubreobjeto.

4. Recompensas Florales.

Se evaluó el volumen de néctar inicial (VNI) en la hora de apertura de las flores y el volumen de néctar acumulado (VNA) al cierre de las flores. Las mediciones se realizaron pocos minutos después de la apertura y aproximadamente 30 minutos antes del cierre para todas las especies. La medición se realizó por medio de micropipetas de volúmenes de 1-100 λ mbdas. Los botones a los cuáles se les medía el néctar fueron embolsados un día antes con bolsas de tul para exclusión de visitantes. En el caso de las flores nocturnas, los botones se embolsaban en horas de la mañana del mismo día de la evaluación. Las flores a las que se les medía el néctar se arrancaban de la planta, por lo tanto, eran diferentes flores sobre las que se tomaban las dos mediciones (VNI

y VNA), ya que el capilar con que se medía el néctar causaba daño en el nectario. El número de flores evaluadas y manchones de donde se tomaron las cantidades para cada especie se presenta a continuación, siendo el primer dato el número de flores y, el segundo, el número de manchones: *I. ampullacea* (18,6); *I. bracteata* (18,6); *I. chamelana* (12,4); *I. clavata* (15,5); *I. hederifolia* (18,6); *I. meyeri* (15,5); *I. muricata* (12,4); *I. nil* (18,6); *I. pedicellaris* (18,6); *I. quamoclit* (15,5); *I. trifida* (18,6); *I. triloba* (21,7). De cada manchón se tomaron tres flores en cada una de las mediciones. Se evaluó la tasa de producción de néctar (volumen de néctar acumulado/amplitud de la duración de las flores).

Se realizó una prueba de t-Student (Sokal y Rohlf 1979) por especie para conocer si había diferencia significativa entre volumen de néctar inicial y acumulado. Se hicieron dos análisis de varianza de una vía para saber si había diferencia en la cantidad de néctar inicial y el acumulado entre las especies. Se aplicó la prueba de SNK para comparación entre medias "a posteriori" para cada ANOVA (Sokal y Rohlf 1979).

Se colectaron botones para conteo de polen (Granos de polen/antera) y éstos fueron conservados en FAA. Esta colecta se realizó varias horas antes de la apertura de las flores, para evitar que hubiera dehiscencia de las anteras. El conteo de granos de polen se realizó tomando una antera de tres botones florales, o sea tres anteras para todas las especies en las cuales se contaron todos los granos de polen. El tamaño del grano de polen se midió en 30 granos de una muestra de anteras de la que se extraía una gota con una pipeta. Se realizó con micrómetro ocular con un objetivo No. 10/0.25 ($T = Mo(0.1mm/100)$; T= tamaño del objeto que se mide (mm); Mo= medición con el micrómetro ocular).

Se realizaron placas de polen que se encuentran depositadas en la Colección Palinológica de la Estación de Biología Chamela.

5. Sistemas de Compatibilidad.

Se ubicaron de 5 a 15 manchones para la realización de las pruebas de autopolinización y cruzamiento. Se hicieron autopolinizaciones artificiales tomando el polen de la misma flor. Las pruebas de polinización cruzada artificial fueron hechas con polen de flores que pertenecieran a manchones diferentes para asegurar que se trataba de individuos diferentes. En todas las pruebas realizadas, los botones florales se embolsaron un día antes a la apertura, por medio de bolsas de tela tul, para excluir a los visitantes. En el caso de especies como *I. bracteata*, *I. hederifolia* e *I.*

quamoclit, en donde estigma y anteras sobrepasan en longitud la altura de la corola (exertos), fue necesario utilizar bolsa de papel, o la misma de tul con un alambre que evitara el roce de los órganos reproductivos con la bolsa, evitando así la exposición de éstas a visitantes. El número de flores evaluadas en las autopolinizaciones y cruzamientos artificiales, varió dependiendo de la disponibilidad y de la facilidad con que se encontraban (ver Tabla 5). La prueba de apomixis se realizó, emasculando botones florales. La emasculación de las anteras se hizo por lo menos 9-10 horas antes de la apertura de las flores, para evitar que las anteras estuvieran dehiscentes. Para apomixis, se utilizaron en casi todas las especies 30 flores de 5 manchones diferentes. Todas las flores o los botones después de ser tratadas fueron marcadas por medio de tiras pequeñas y delgadas de aluminio. Igualmente se cubrieron de nuevo con las bolsas de tul para evitar contaminación, aproximadamente por un período de dos días. Para identificar con mayor facilidad las zonas donde se trataron flores dentro de un manchón se colocaron tiras de cinta plástica de diferentes colores. Se realizaron semanalmente observaciones sistemáticas para observar el desarrollo de frutos, hasta que éstos estuvieran prácticamente maduros. El índice de compatibilidad (IAC) se calculó como la proporción de flores que produjeron frutos por autopolinización dividido por la proporción de flores que produjeron frutos por polinización cruzada (Bullock 1985); en ambos casos las polinizaciones fueron hechas manualmente.

6. Visitantes Florales y Polinizadores.

Se realizaron observaciones preliminares de los visitantes a todas las especies de Ipomoea estudiadas, durante un mínimo de 6 horas distribuidas desde la apertura hasta el cierre de las flores. Estas observaciones consistieron en detectar el tipo de visitante que llegaba a las flores y a qué hora lo hacía. El tipo de visitante y el comportamiento de forrajeo de los mismos se discriminó en dos categorías: los visitantes considerados como polinizadores y aquellos cuya actividad no se relacionó con la polinización. Se realizaron colectas de la mayoría de los visitantes. Lo anterior se realizó de esta manera para facilitar la posterior contabilización de los visitantes que llegaban a las flores, porque se presentó dificultad en cuantificar los visitantes e ir realizando las colectas paralelamente, debido a que las flores sufrían en algunas ocasiones daño al hacer la colecta del visitante.

Para la cuantificación o contabilización de los visitantes a las flores de las Ipomoea, se escogieron cinco manchones de flores en casi todas las especies, excepto en I. ampullacea (2), I. chamelana (3) e I. clavata (4). Se trató de que estos manchones estuvieran cerca para no perder

mucho tiempo en el recorrido entre ellos. En cada manchón se observaron 10 flores escogidas al azar; excepto en *I. ampullacea* en la que fueron 25 y en *I. chamelana* 15. En todos los casos la contabilización de los visitantes se realizó en un día, en el cual se distribuyó sistemáticamente el tiempo de observación desde la apertura hasta el cierre de las flores. El número de horas totales de observación en las que se cuantificaron las visitas varió dependiendo de cuanto tiempo duraban para cada especie las flores abiertas. Se trató que los días en que se realizó la actividad anterior fueran similares climatológicamente (por ejemplo en viento, nubosidad, luminosidad), para que las condiciones no fueran muy diferentes entre las 12 especies.

Gracias a las observaciones preliminares, se observó que en las especies de *Ipomoea* visitadas por colibríes, éstos no se acercaban a las flores si el observador estaba cerca, por lo que se tuvo que escoger en cada manchón 10 flores para cuantificar abejas, avispas, mariposas y otros visitantes, y otras 10 que estuvieran más distantes del observador sólo para colibríes.

Entre las observaciones realizadas se tomaron además de cantidad y tipo de visitante, datos del comportamiento de forrajeo, el recurso por el cual visitaba (néctar, polen u otro), si en la visita rozaba los órganos reproductivos (estigma y anteras). También se observó si había herbivoría antes de la apertura (o sea en botones florales) y/o después del cierre de las flores.

La observación directa de murciélagos fué muy difícil por el sistema de forrajeo (no se posan en la flor), razón por la cual, tanto para la determinación como para el conteo, fue necesaria la captura por redes especiales para murciélagos.

Se evaluó un índice de traslapamiento de nicho para los polinizadores entre las 12 especies de *Ipomoea* estudiadas, utilizando el programa SPOVRLAP.Bas (Ludwig y Reynolds 1988), que emplea el índice de traslapamiento de Petraitis (1979).

La mayoría de los visitantes observados fueron colectados y permanecen en la colección de la Estación de Biología Chamela. Excepto en el caso de colibríes, los cuales se identificaron por medio de una "Guía de Identificación de Aves de México (Peterson y Chalif 1973). Los murciélagos permanecen en la colección de la Estación de Biología y en la del Instituto de Biología (UNAM), como también se realizaron y guardaron placas del polen que cargaban los murciélagos (colección palinológica de la Estación de Biología Chamela), para confirmar que se trataba del polen de *Ipomoea*.

7. Relación entre 18 Características Reproductivas.

Se realizaron correlaciones entre los promedios de 18 características reproductivas presentadas en la Tabla 15, utilizando el programa BMDP. También se realizaron dos análisis de componentes principales (acp), entre los promedios de las características reproductivas de la Tabla 15. En uno de ellos la computación se basó en la matriz de covarianza y en el otro en la matriz de correlaciones, utilizando el programa BMDP-4R.

RESULTADOS Y DISCUSION

1. Ubicación de las Especies en la Zona de Estudio.

Las 12 especies de hejucos estudiadas se ubican en lugares principalmente abiertos, como zonas perturbadas, lechos secos de los ríos El Colorado y El Zarco y bordes de caminos y veredas. El lecho del arroyo El Colorado fue el lugar donde se encontró mayor diversidad y abundancia del género Ipomoea. Este sitio está conformado por vegetación riparia con elementos de selva mediana subperennifolia. Otros parches de plantas que se trabajaron estuvieron por la carretera de entrada a la Estación, por la vereda la Chachalaca y cerca de la planta física de la Estación. Pocos manchones de flores de estas especies se encontraron en lugares con vegetación más cerrada. Ipomoea clavata e I. pedicellaris son especies que se observaron enredándose en los troncos de algunos árboles, hasta alcanzar la copa de ellos. Se observó que I. pedicellaris, aunque se la encuentra en algunos sitios junto con otros manchones de otras Ipomoea, también se le ve en sitios más apartados, inclusive con vegetación más densa y alcanzando el dosel superior. Ipomoea ampullacea, además de trepar hasta el dosel, invade grandes extensiones de éste por su enorme biomasa en relación con las otras especies. Aunque esta biomasa no se cuantificó, se observó en el tamaño y cantidad de sus hojas y tallo que son mayores que el de las otras Ipomoea estudiadas.

2. Morfología.

2.1 Descripción Morfológica.

Entre muchas características morfológicas que comparten las especies estudiadas, podemos resaltar especialmente las siguientes. Presencia de flores hermafroditas, o sea que producen flores perfectas y consecuentemente pueden obtener adecuación ya sea por donación de polen (adecuación masculina) como también por producción de frutos y semillas (adecuación femenina) (Faegri y van der Pijl 1979; Shutherland y Delph 1984). Presencia de corolas gamopétalas compuestas por cinco pétalos. Los puntos de fusión de los pétalos se resaltan por ser de un tono ligeramente más claro al color principal de la corola y que en una vista frontal de la misma se observan en forma de estrella. Presentan cinco sépalos unidos en la base a la corola. Las flores contienen cinco estambres alternipétalos, insertos en la parte interior de la corola y rodeando el estigma. Los estambres son generalmente de tamaño desigual y se presentan pelos en la base de los filamentos, que cubren parcialmente el ovario y rodean al nectario floral. Estos pelos han sido observados como característicos de muchas especies de Ipomoea (Bullock et al. 1987; Devall y Thien 1989). Se

presenta un estilo único con estigma globoso. Los órganos reproductivos pueden estar incluidos o exsertos en la corola. Las anteras son oblongas y el polen es espinoso. Este tipo de polen característico ha sido usado como un criterio importante para delimitación genérica en la familia (Austin 1975; Quiroz et al. 1986). Los ovarios presentan 4 óvulos. Se presenta el nectario floral de manera circular en la base de la corola. Los frutos son capsulares, ovoideos o elipsoidales y se producen de dos a cuatro semillas. En la Tabla 1 se presentan las características morfológicas generales de las 12 especies estudiadas. En la Figura 3 se muestran diagramas de cortes longitudinales de las flores en las 12 especies de Ipomoea.

2.2. Evaluación Cuantitativa de la Morfología de la Corola.

En este género, y particularmente en la región estudiada, se encuentran flores de muchos tamaños. Hay una tendencia trimodal, lo que sugiere que las especies estudiadas tienen corolas grandes, medianas y chicas (Figuras 3 y 4). Los órganos reproductivos presentan también diferentes tamaños.

En la Figura 4 y en la Tabla 2, podemos ver lo siguiente. En el diámetro de la corola un 60% de las observaciones fueron menores a 40 mm. En relación a las otras variables morfológicas, la amplitud es mayor en esta variable. Se presentan corolas con longitud variada, ya que como se puede ver la amplitud es la mayor entre las variables estudiadas. Un 60% de las flores tienen corolas con longitudes menores de 47 mm. En la altura de la corola, la amplitud es menor que la presentada en las variables anteriores. Un 61% de las flores tienen corolas con alturas menores de 38 mm. En el diámetro del tubo de la corola, la amplitud de los datos es más pequeña en comparación a las otras variables. Proporcionalmente los diámetros del tubo de la corola no varían mucho a nivel interespecífico. En el género predominan corolas de diámetros de tubo pequeño; un 84% menor a 14 mm, lo que está relacionado con la característica tubular o campanuliforme de las corolas del género. En la longitud del estilo, se presenta una amplitud grande, predominando estilos chicos, con un 83% por debajo de 45 mm. En la longitud de los filamentos, se puede ver que hay longitudes escalonadas entre los 5 filamentos. Hay mayor frecuencia de filamentos chicos y medianos. La diferencia del estilo menos el filamento mayor, representa la distancia que hay entre el estilo (o el estigma teniendo en cuenta el tamaño de éste) y los filamentos (o las anteras teniendo en cuenta también el tamaño de éstas). Se observa que hay valores negativos y positivos (MIN Y MAX), lo cual indica que se encuentran flores en el género con estigmas por encima de las anteras

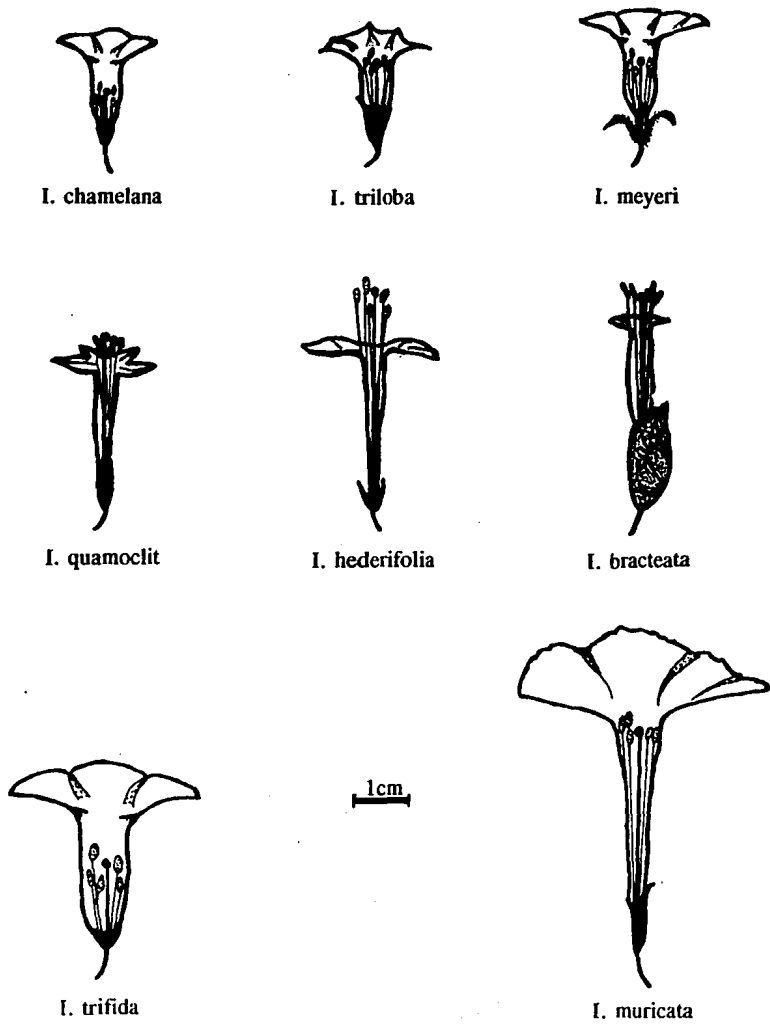
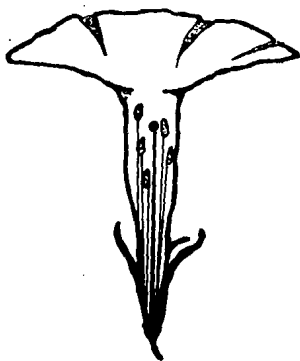
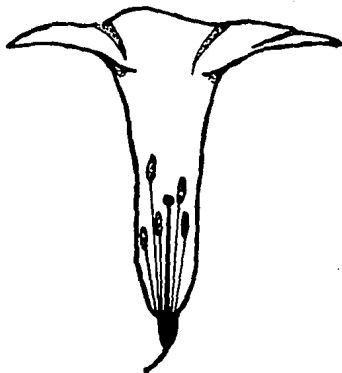


FIGURA 3. Diagramas de cortes longitudinales de las flores de las 12 especies de *Ipomoea* estudiadas.

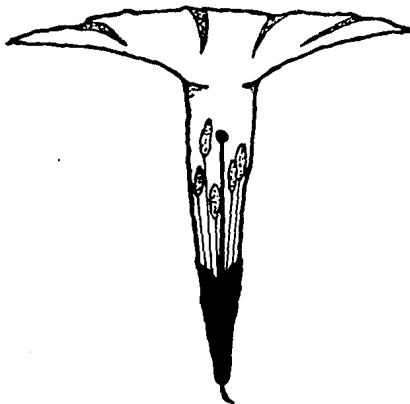


I. nil

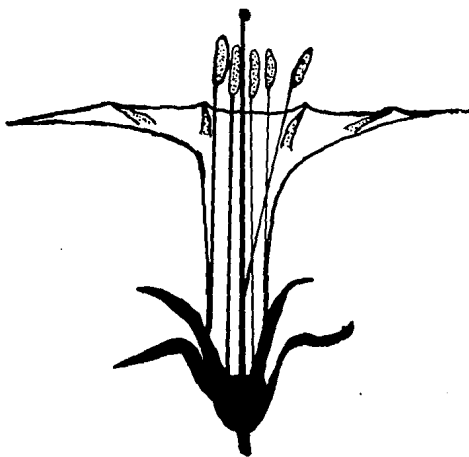


I. pedicellaris

1cm



I. clavata



I. ampullacea

FIGURA 3. Continuación.

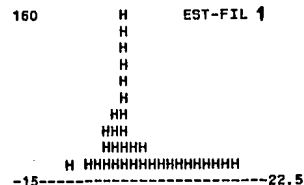
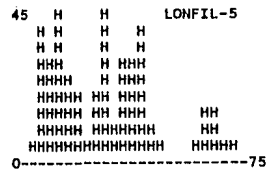
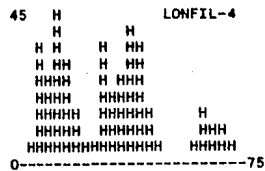
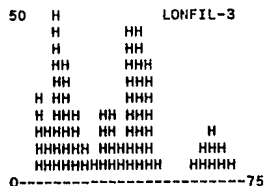
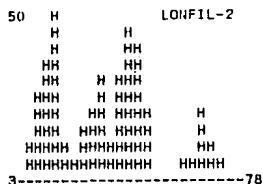
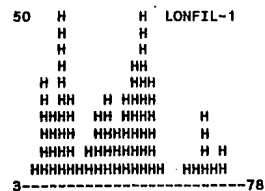
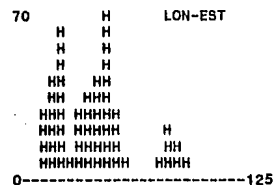
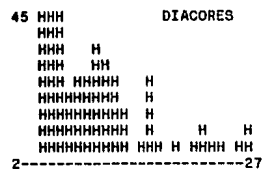
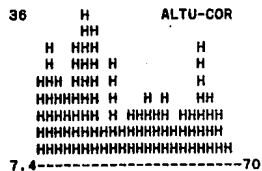
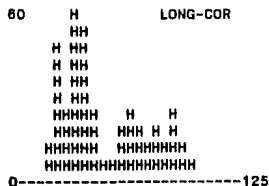
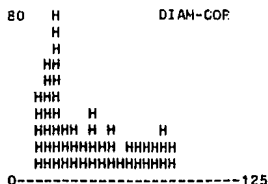


Figura 4. Histogramas de frecuencia para las variables morfológicas de las 12 especies de *Ipomoea*. Frecuencia absoluta (y), milímetros (x).

Tabla 1. Descripción de algunas características morfológicas de las 12 especies del género *Ipomoea*.

	HOJA	TALLO	COROLA	INFLORESCENCIA	CALIZ	FRUTO Y SEMILLA
AMP	Cordadas, ligeramente pubescentes (hasta 18 cm de largo)	Leñoso-voluble muy robusto, peciolo y pedúnculos pubescentes	Blanca-crema pubescente, infundibuliforme	Cimas multifloras (2-6)	Largo, gruesos, impenetrables. Sépalos anchos, muy pubescentes, ovales, verdes	Capsular; 3-4 semillas, globosa
BRA	Cordadas u ovadas glabras	Leñoso glabro, voluble, ramificado, raíz tuberosa-camote	Tubular, rosada; envuelta por dos brácteas rosa-púrpura. Órganos reproductivos exertos; filamentos basalmente pubescentes	Racimosa colgante	Coriáceo; Verde claro. Sépalos glabros y cortos	Capsular; 2-4 seminada
CHA	Palmatisección o palmatis-compuestas	Herbáceo, glabro. Raotxera	Subcampanuliforme; amarilla; órganos reproductivos incluidos; filamentos basalmente pubescentes	Flores solitarias axilares	Verde pálido	Alargada, 2-4 seminada
CLA	Cordadas u ovadas	Herbáceo, muy pubescente; voluble; pedúnculos pubescentes	Infundibuliforme; lavanda-violácea; el tubo por dentro es más claro. Corola externamente pubescente; órganos reproductivos incluidos; filamentos basalmente pubescentes	Flores solitarias	Coriáceo; sépalos largos, impenetrables, glabros, mucronados. Verdes oscuro	Capsular; 4 semillas, lanosas, peludas
HRD	Cordadas o trilobadas; ligeramente pubescentes	Herbáceo, glabro; voluble	Hipocrateriforme; rojas; órganos reproductivos exertos	Cimas multifloras (3-7)	Sépalos verdes, agudos, delgados y pilosos	Capsular; 4 semillas glabras, café oscuro
MEV	Cordadas o trilobadas; ligeramente pubescentes	Herbáceo, ligeramente pubescente; voluble o decumbente; látex al corte	Subcampanuliforme; limbo lila-púrpura y tubo blanco; órganos reproductivos incluidos	Umbeliforme (3-4)	Sépalos ovales-lanceolados; muy pubescentes-pilosos	Capsular; 3-4 semillas negras
MUR	Cordadas u ovadas	Herbáceo, glabro; pedúnculos surcados. Voluble, robusto y muy ramificado	hipocrateriforme, con base y garganta del tubo muy angostos. Lila-rosada, con interior violácea. Órganos reproductivos incluidos, cercanos al limbo; filamentos basalmente pubescentes	Cimas multifloras (4-8)	Sépalos carnosos, glabros; desiguales; verdes	Capsular; 3-4 semillas; glabras, grandes, negras
NIL	Trilobadas	Herbáceo; pelos hirsutos; voluble o decumbente	Infundibuliforme; limbo azul (o lila) y garganta y tubo casi blancos. Órganos reproductivos incluidos; filamentos basalmente pubescentes	Cimas multifloras (2-5) o solitarias	Sépalos lanceolados, angostos y largos; pilosos; pedicelos pilosos	Capsular; 4 semillas ligeramente pubescentes
PRD	Cordadas u ovadas; ligeramente pubescentes	Herbáceo, engrosado; ligeramente pubescente; voluble, trepadora	Infundibuliforme; púrpura; órganos reproductivos incluidos; filamentos basalmente muy pubescentes	Cimas multifloras (8-15)	Sépalos ovales, desiguales, glabros; pedicelos gruesos	Capsular; 4 semillas glabras
QUA	Imparipinnadas	Herbáceo, glabro; voluble; látex en el pedicelo	Hipocrateriforme; rojo intenso tirando a vino. Limbo estrellado; órganos reproductivos exertos	Dicasio o solitarias	Sepalos verdes, alifticos, glabros	Capsular, ligeramente alargado; 4 semillas glabras, casi negras
TRP	Cordadas o trilobadas; ligeramente pubescentes	Herbáceo; ligeramente pubescente; voluble o decumbente; muy ramificado; látex	Infundibuliforme-subcampanuliforme; rosada con tubo interiormente púrpura. Órganos reproductivos incluidos; filamentos basalmente pubescentes	Cimas multifloras (4-7)	Sépalos coriáceos, cóncavos, glabros; verde pálido	Capsular; 4 semillas glabras, parduzcas
TRL	Cordadas u orbiculares; ligeramente pubescentes; látex en el pedúnculo	Herbáceo, pubescente; voluble; látex en el pedicelo	Infundibuliforme; rosada; órganos reproductivos incluidos; filamentos basalmente con poca pubescencia	Cimas multifloras 6 solitarias	Coriáceos, cóncavos, desiguales; pubescentes; verde pálido	Capsular; 4 semillas glabras, negras

Tabla 2. Estadísticos descriptivos de las variables morfológicas del género *Ipomoea* (de las 12 especies estudiadas). N= 350 flores para cada variable, excepto en LonFil (se consideran juntos los 5 filamentos) en donde N= 1750; PROM= media; SD= desviación estándar; MIN= medida mínima; MAX= medida máxima; AMPL= amplitud. Las mediciones fueron tomadas en milímetros.

SPP	PROM	SD	CV(%)	MIN	MAX	AMPL
DiaC	38.7	23.4	60.5	11	90	79
LonC	49.3	23	46.6	18	100	82
AltC	36	15.4	42.7	13	66	53
DiaT	7.2	3.7	51.6	3	16	13
LonE	34	18.9	55.6	9	87	78
Fil1	33.4	15.7	47.1	9	72	63
Fil2	32.2	15.9	49.4	8	71	63
Fil3	30.6	16.1	52.6	7	70	63
Fil4	29	16	55.1	6	70	64
Fil5	28	15.9	56.8	6	70	64
LonFil	30.6	16	52.3	6	72	66
E-F1	0.6	4.6	810	-9	17	26

DiaC= diámetro de la corola; LonC= longitud de la corola; AltC= altura de la corola; DiaT= diámetro del tubo de la corola; LonE= longitud del estilo; Fil1-5= longitud de los filamentos desde el mayor (1) hasta el menor (5); LonFil= longitud de los filamentos juntos sin diferenciarlos; E-F1= Separación entre el estilo y el filamento mayor.

(valores positivos) y otras flores con estigmas por debajo de las anteras (valores negativos). Sin embargo se observa una tendencia grande alrededor de cero, o sea hay una tendencia mayor, a que el estilo y el filamento mayor (1) se encuentren a un nivel similar.

En el Apéndice A se presentan las correlaciones entre las variables morfológicas de la corola evaluadas en las 12 especies de *Ipomoea*. De acuerdo con ésto, vemos que están altamente correlacionadas positivamente ($p < 0.05$) las siguientes variables: el diámetro, la longitud, la altura y el diámetro del tubo de la corola. La longitud y la altura de la corola con la longitud del estilo, como también con la longitud de los filamentos 1 y 2. La longitud del estilo con todos los filamentos (1,2,3,4 y 5). Todos los filamentos están correlacionados altamente entre sí. Las correlaciones entre estas variables indican que existe una fuerte asociación entre los tamaños de las estructuras de las corolas y las longitudes de los órganos reproductivos en este género.

Murcia (1990) encuentra alta correlación entre el diámetro de la corola, la longitud de la corola, la longitud del estilo y la longitud de los filamentos 1 y 5 (mayor y menor). Bullock *et al.* (1987) no encontró que en *I. wolcottiana* estuvieran correlacionados significativamente la longitud del estilo con los filamentos; pero sí encuentra correlación alta entre el filamento mayor y el menor (fil 1 y fil 5) y la longitud del estilo, con la diferencia del estilo menos el filamento mayor.

En la Tabla 2 se presentan los estadísticos descriptivos para todas las variables morfológicas evaluadas en cada una de las 12 especies. De éstos datos se resalta lo siguiente.

La relación entre la altura de la corola y la longitud del estilo y los filamentos, muestra que los órganos reproductivos están exsertos en *I. ampullacea*, *I. bracteata*, *I. hederifolia* e *I. quamoclit*. En *I. muricata* e *I. triloba*, los órganos reproductivos están casi adyacentes al limbo de la corola. En *I. pedicellaris* están bastante insertos (Figura 3). La diferencia entre el filamento mayor y el menor o la amplitud en la longitud de los filamentos (LonFil) es considerable en todas las especies. Se presentan estambres con filamentos de tamaños desiguales, aspecto que también ha sido registrado en otras especies de *Ipomoea* (Bullock *et al.* 1987; Devall y Thien 1989; Martin 1970). Según Martin (1970), el sistema de las *Ipomoea* es homomórfico y esta variación en la longitud de los estambres puede ser solamente un mecanismo para asegurar una distribución adecuada de polen sobre los polinizadores visitantes. En *I. ampullacea*, el valor de E-F1 es positivo y grande, además que es en la única especie en donde siempre este valor es positivo. O sea que en todas las flores evaluadas de esta especie, el estilo está por encima de los filamentos. En *Ipomoea clavata* e *I. bracteata* el promedio de E-F1 fue también positivo. En ambas especies hay flores con el estilo por

debajo de los filamentos, como se puede ver por sus valores mínimos. En las otras nueve especies los promedios de E-F1 fueron negativos. O sea que en la mayoría de las especies que se estudiaron de este género, el estilo está por debajo de los filamentos. En *I. hederifolia* el promedio de E-F1 es una valor muy cercano a cero, o sea casi adyacentes el estilo y el filamento mayor. *Ipomoea pedicellaris* presenta una de las mayores amplitudes en E-F1. Hay que tener en cuenta el tamaño de la antera y del estigma, lo cual reduciría un poco la separación entre el estilo el filamento mayor (en este caso); en *I. ampullacea* las anteras son las mayores (11mm) entre las anteras de las especies estudiadas (Figura 3).

Para conocer como es la variación a nivel intraespecífico de las variables morfológicas se evaluó el coeficiente de variación (C.V. %) (Tabla 3). *Ipomoea ampullacea* es una de las especies que presentan menores coeficientes de variación en casi todas las variables, o sea que es una especie cuya morfología floral varía poco en comparación con las otras *Ipomoea*. Las especies que presentan mayores coeficiente de variación son *I. nil* e *I. triloba*, seguidas de *I. pedicellaris* e *I. trifida*. Aunque en esta última especie la variación es alta principalmente en la longitud de los filamentos.

En la Tabla 3 se puede ver que los coeficientes de variación más altos se presentan en E-F1 en todas las especies. Los valores más altos se encuentran en *I. hederifolia*, *I. pedicellaris* e *I. bracteata*. El valor más bajo se encuentra en *I. ampullacea* igual que para las otras variables.

Las demás variables presentan el coeficiente de variación de alrededor del 50%, siendo la variación un poco mayor en DiaC y menor en AltC. En DiaC, es mayor la variación en *I. triloba*, *I. nil*, *I. meyeri*, *I. pedicellaris* e *I. trifida*. En LonC, es mayor la variación en *I. nil*, *I. triloba*, *I. pedicellaris*, *I. hederifolia* e *I. clavata*. En AltC, mayor en *I. nil*, *I. triloba* e *I. pedicellaris*. En DiaT, es mayor en *I. triloba*, *I. nil*, *I. muricata*, *I. meyeri*, *I. quamoclit*, *I. chamelana* e *I. pedicellaris*. Hay evidencia indirecta de que el ancho de la corola (DiaC y DiaT) puede alterar también la deposición relativa de polen, ya sea entrecruzado o geitonógamo. Los métodos usados para inferir esta correlación han sido solamente de valor descriptivo; sin embargo, lo anterior permite llamar la atención sobre el papel potencial de las partes no reproductivas sobre la determinación de entrecruzamiento (Murcia 1990).

En la variable LonE los coeficientes de variación fueron mayores en *I. triloba*, *I. nil* e *I. pedicellaris*. En los filamentos juntos hay mayor variación en *I. pedicellaris*, *I. nil*, *I. clavata*, *I. triloba* e *I. chamelana*.

Tabla 3. Coeficientes de variación (%) para todas las variables morfológicas en cada una de las 12 especies de *Ipomoea*. N= 30 flores en todas las especies, excepto en CLA que son 20; LonFil, son todos los 5 filamentos juntos, por lo tanto N= 150, excepto en CLA donde N= 100 para esta variable.

	AMP	BRA	CHA	CLA	HED	MEY	MUR	NIL	PED	QUA	TRIF	TRIL
DiaC	3.6	6.1	10.1	9.8	11.2	15.9	8.5	18.1	15.0	4.4	12.6	19.1
LonC	3.3	7.7	7.3	9.7	11.1	8.8	5.6	15.6	13.1	3.6	8.8	14.7
AltC	4.4	7.6	6.5	8.6	8.7	8.7	6.2	16.9	14.2	4.3	8.5	15.2
DiaT	2.6	0.0	12.7	7.1	0.0	14.2	16.8	17.0	12.3	13.1	8.5	18.3
LonE	4.9	7.6	6.1	5.9	8.1	7.8	5.2	11.5	10.8	3.2	6.1	16.4
Fil1	4.3	6.9	7.1	8.5	7.8	7.2	4.9	12.4	9.7	3.3	7.6	14.7
Fil2	4.2	7.0	9.0	8.2	8.6	6.8	5.2	12.5	10.2	4.6	10.7	14.0
Fil3	4.5	7.0	8.5	8.1	8.7	7.5	5.1	12.9	11.9	4.0	11.4	13.2
Fil4	4.4	6.7	9.4	8.4	8.8	9.0	5.0	11.2	10.6	4.5	11.9	12.4
Fil5	4.0	7.0	9.6	9.5	8.2	7.6	4.8	11.2	10.5	4.4	12.9	13.0
LonFil	4.4	6.9	14.2	15.7	8.9	10.0	6.1	17.5	20.8	7.0	22.0	15.0
E-F1	15	263	-112	109	-403	-111	-104	-198	-291	-137	-107	-98

AMP= *I. ampullacea*, BRA= *I. bracteata*, CHA= *I. chamelana*, CLA= *I. clavata*, HED= *I. hederifolia*, MEY= *I. meyeri*, MUR= *I. muricata*, NIL= *I. nil*, PED= *I. pedicellaris*, QUA= *I. quamoclit*, TRIF= *I. trifida*, TRIL= *I. triloba*.

Se realizaron histogramas de frecuencias con las mediciones morfológicas de las variables evaluadas en cada una de las 12 especies. Principalmente para conocer que tipo de distribución presentaban, conocer si entre las especies estudiadas existe heterostilia y también ver si había tendencia a separación de morfos dentro de las especies. Las distribuciones de las variables morfológicas en cada una de las 12 especies, se puede ver en el Apéndice B. Observando estos histogramas se puede ver que hay una tendencia grande a la normalidad en la mayoría de las variables evaluadas para todas las especies estudiadas.

Aunque se presentan tamaños desiguales en los estambres, observando los histogramas de las longitudes de los filamentos (Apéndice B), no se alcanza a detectar que hayan especies diestílicas, a pesar que en algunos casos se observa una ligera bimodalidad. Esta podría deberse al tamaño de la muestra de flores en las que se tomaron los datos para cada especie ($n=30$). Predomina una tendencia a la normalidad en esta variable y también en la longitud de los estilos, o sea presencia de homostilia, lo cual ya había sido reportado para varias especies del género *Ipomoea* en la misma zona de estudio (Bullock 1985). La homostilia puede ser explicada como un resultado de presiones selectivas que conducen a sistemas autocompatibles (Spira 1980). Además puede también traducirse en una falta de presiones para separar los sexos (C. Domínguez, com. pers.).

Una morfología variable en las flores puede afectar directamente los componentes del sistema de apareamiento, tales como los polinizadores visitantes y el grado de auto y polinización cruzada (Ennos 1981; Sobrevila *et al.* 1989; Thomson y Stratton 1985). Además, la forma y el tamaño de la flor pueden imponer restricciones sobre la postura de los visitantes con respecto a los órganos reproductivos de las flores, resultando en contactos estrechos y mayor deposición y remoción de polen (Galen *et al.* 1987).

Murcia (1990) encuentra que la variación entre flores en la población resultó principalmente a partir de variación entre genets, y que la variación dentro de éstos fue significativamente más pequeña. Sin embargo, lo anterior no se alcanza a detectar en el presente estudio debido a que no se discriminaron (o separaron) los genets en el muestreo de las flores.

Variación en la separación estigma-antera es común entre varias especies de *Ipomoea* (Ennos 1981; Murcia 1990; Sobrevila *et al.* 1989). En el género *Ipomoea*, la corta vida de cada flor significa que hay poca o ninguna oportunidad para separación temporal entre dehiscencia de anteras y maduración del estigma. Por lo tanto, la distancia física entre estigma y antera llega a ser de gran

importancia en la determinación de la tasa de entrecruzamiento. El efecto de diferencia en la distancia promedio estigma-antera influye sobre la facilidad con la que el polen es transferido a partir de la antera al estigma dentro de la misma flor (Ennos 1981). En varios estudios se ha trabajado con el argumento que entre mayor sea la separación entre el estilo y el filamento mayor más se requiere de un vector para la polinización. Además, que el vector sería aún más necesario si el estilo estuviera más alto que los filamentos (Baker 1964); pues estando por debajo aunque esté retirado, por acción de movimientos de la corola, por ejemplo por viento, podría caer polen o presentarse rozamiento espontáneo entre estigma y los estambres inferiores (Spira 1980). La diferencia entre el estilo y el filamento mayor en *I. wolcottiana* tuvo una amplitud de -3.8 a 5.1 mm, pero la distribución no fue normal o unimodal y no se encontró diferencia entre árboles que fueron fértiles o barreras en las polinizaciones cruzadas manualmente (Bullock *et al.* 1987).

En varios estudios se ha encontrado una correlación positiva entre la separación estigma-antera y la cantidad de polen propio. Aparentemente puede esperarse que la cantidad de polen autógeno puede ser más alto en los estigmas menos exertos y la cantidad de polen entrecruzado puede ser más alto en los estigmas más exertos (Murcia 1990), o menor autopolinización (Ennos 1981). Así mismo, se ha encontrado una correlación negativa altamente significativa entre el promedio de semillas por autopolinización y la distancia antera-estigma (Ennos 1981; Sobrevila *et al.* 1989). Distancias grandes entre anteras y estigmas han sido relacionadas con una frecuencia mayor de entrecruzamiento en *I. purpurea* comparada con *I. hederacea*; la variación en la separación estigma-antera se considera determinada genéticamente (Ennos 1981). Además, cuando la distancia estigma-antera es positiva, o sea que el estigma está por encima de las anteras, éste puede hacer contacto inicial con los visitantes con deposición del polen y se puede favorecer la polinización cruzada (Spira 1980). McDonald (1991) comenta que en el género *Inomea* una de las maneras por las cuales se mantiene la alogamia, es a través de herkogamia: separación espacial de anteras y estigma (estambres heteromórficos que no alcanzan al estigma), lo cual es una forma importante de promover entrecruzamiento (Thomson y Stratton 1985).

Por otro lado, los órganos reproductivos exertos parecen ser una adaptación para promover polinización nototrífica (deposición de polen sobre la superficie dorsal de los polinizadores).

2.3. Análisis de las Variables Morfológicas.

En la Figura 5 se presenta la ordenación obtenida utilizando un análisis de componentes principales de las especies en función de las variables morfológicas evaluadas. El ACP basado en la matriz de covarianza permitió una mejor agrupación o mejor discriminación de las especies. Además, los dos componentes principales explican la variación en un 96.5%; el primer componente un 82%.

Los resultados del ACP presentan la siguiente ordenación de las especies en función de las mediciones morfológicas de las flores de las 12 especies.

Ipomoea ampullacea está más alejada de las otras especies del género. Se observa traslapamiento entre algunos puntos de *I. clavata* e *I. nil*, y entre la segunda e *I. muricata*. *Ipomoea pedicellaris* no se traslapa con ninguna de las especies. El mayor traslapamiento se observa entre *I. triloba* e *I. meyeri*. Entre *I. trifida* e *I. meyeri* hay algunos puntos traslapados. Se encuentra mucha cercanía entre *I. triloba* e *I. trifida*, como también entre *I. chamelana* y las tres especies anteriores. Entre *I. bracteata* e *I. hederifolia* se observa bastante traslapamiento y a *I. quamoclit* muy cerca de ambas, principalmente a *I. hederifolia*.

Los resultados de las pruebas de t, utilizando la T cuadrada de Hotelling, realizadas para la morfología del género entre todas las especies considerando todas las variables, indica que las especies de este género tienen variaciones morfológicas altamente significativas ($p < 0.001$). Los resultados de las pruebas anteriores son consecuentes con los obtenidos en el ACP (ver Figura 5), en el cual se ve que el traslapamiento no es tan grande y se observa una separación clara entre las mayoría de las especies.

Las variables morfológicas más importantes o las que más pesan en esta ordenación de las especies, se pueden conocer en las puntuaciones obtenidas por los dos componentes principales del ACP.

Componente I: -0.52 LonC -0.49 DiaC -0.40 LonE -0.34 AltC -0.33 Fil1 -0.30 Fil5 -0.10 DiaT

Componente II: -0.54 DiaC +0.52 Fil5 +0.44 LonE +0.38 Fil1 -0.28 LonC -0.14 AltC +0.04 DiaT

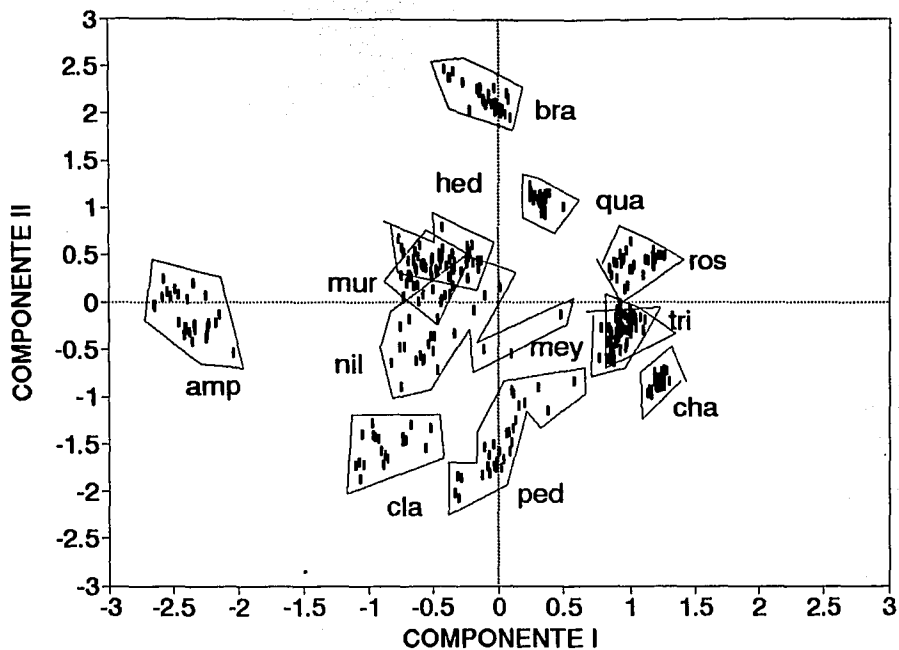


FIGURA 5. Análisis de componentes principales basado en la matriz de covarianza, para las variables morfológicas de las 12 especies de *Ipomoea*.

En el Componente I, LonC, DiaC y LonE son las más importantes y todas se desplazan hacia la izquierda. Este componente discrimina separando especies de corola más grande a la izquierda (*I. ampullacea*, *I. clavata*, *I. pedicellaris*, *I. nil* e *I. muricata*) y especies de corola chica a la derecha (*I. trifida*, *I. hederifolia*, *I. bracteata*, *I. quamoclit*, *I. meyeri*, *I. triloba* e *I. chamelana*). En el Componente II, son muy importantes DiaC y LonE. Además de éstos, son importantes la longitud de Fil1 y Fil5. Por otra parte, el DiaT no es tan importante en proporción a la variación explicada o dada por las otras variables. También AltC tiene en ambos componentes una influencia relativamente baja.

Por lo tanto, lo anterior indica que las variables más importantes en la ordenación, son: DiaC, LonC, LonE, Fil 1 y Fil 5. Murcia (1990) encuentra en *I. trichocarpa* que estas mismas variables fueron muy importantes en la morfología de esta especie y están correlacionadas significativamente, variando conjuntamente en la población.

En el ACP se presentó la ordenación de las especies y las variables que pesaron más o fueron más importantes dentro de este análisis en estos grupos. Sin embargo, lo anterior no proporciona información acerca de cuáles son las variables morfológicas en las que más se parecen o diferencian claramente las especies. De acuerdo con la prueba de Mann-Whitney (Apéndice C y resumida en la Tabla 4), se muestran las variables que no presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) para las comparaciones pareadas entre especies. Dicho de otra manera, en la Tabla 4 se puede apreciar cuáles fueron las especies que se parecieron en algunas variables.

De las especies que se habían visto traslapadas en el ACP, se puede decir lo siguiente. Las especies que se parecieron en más variables son *I. meyeri* con *I. triloba* e *I. bracteata* con *I. hederifolia*. *Ipomoea chamelana* se asemeja con *I. triloba* en algunas variables; pero con *I. trifida* presenta diferencias altamente significativas ($p < 0.05$) en todas las variables. *I. quamoclit*, que se observa cerca a *I. bracteata* e *I. hederifolia* en el ACP, presenta con la primera diferencias altamente significativas ($p < 0.05$), como también con la última, excepto en E-F1 (Tabla 4).

También en el ACP se observaba un traslapamiento entre algunas especies, como, *I. nil* - *I. clavata* y entre *I. nil* - *I. muricata*. Y aunque en el ACP no se observa traslapamiento evidente en el CI, algunos puntos están al mismo nivel entre *I. muricata* - *I. clavata*, *I. nil* - *I. hederifolia*, *I. hederifolia* - *I. clavata*, *I. nil* - *I. bracteata*, *I. muricata* - *I. bracteata* e *I. muricata* - *I. hederifolia*. Como se observa en la Tabla 4, estas semejanzas se dan principalmente entre longitud de filamentos y longitud de estilo, variables que están altamente correlacionadas (ver Apéndice A).

Aunque *J. pedicellaris* no se traslapa de manera obvia en el ACP, se observa que presenta muchos puntos a un mismo nivel en el Componente I con *J. clavata* e *J. nil*. En la Tabla 4 se puede ver que con la primera se parecen en AltC y DíaT y con la segunda en DíaT y en LonC.

En la Figura 5 se muestra que *J. ampullacea* es la especie más alejada de las otras especies de *Ipomoea*, presenta diferencias altamente significativas con todas las especies y en todas las variables, excepto con *J. clavata* en LonC (Tabla 4). Se puede decir, por lo tanto, que *J. ampullacea* es la que presenta una morfología más distinta entre las especies estudiadas.

En resumen, el género presenta una diferenciación altamente significativa de las variables morfológicas, y se puede decir que son relativamente pocas las especies que se parecen o comparten semejanzas en varias variables. La mayoría se parece en una o en ninguna y la variable en la que más se parecen es E-F1. Las especies que más se parecen son *J. meyeri* con *J. triloba* e *J. bracteata* con *J. hederifolia*.

3. Fenología Floral.

3.1. Fenología a Nivel Comunitario.

En la Figura 6 se muestra la floración de las especies de *Ipomoea* a lo largo del año y las correspondientes épocas, húmeda o seca de la región. A nivel comunitario, se presentó traslapamiento en la floración de las especies del género, principalmente entre los meses de octubre a diciembre (Figura 6). Entre estos meses, que corresponden en su mayoría a la época húmeda en la región, florecieron diez de las 12 especies que se estudiaron. *Ipomoea ampullacea* florece al final de la época húmeda pero su mayor floración es en la época seca. *Ipomoea bracteata* florece en la época seca. Se puede observar que hay desplazamientos ligeros entre las floraciones de las diferentes especies. Se presenta también en la Figura 6 la fenología de especies del género que no se contemplaron en este estudio, cuyos datos se tomaron a partir de herbario (para ejemplares de la zona), y que sirven de punto de comparación. *Ipomoea wolcottiana* florece en la época seca, durante los primeros meses del año (Bullock *et al.* 1987). Es claro que casi todo el año hay especies de *Ipomoea* floreciendo, aunque la mayoría lo hacen en la época húmeda; y se observa también que algunas especies presentan períodos de floración más largos que otras. En ecosistemas similares al que presenta la zona de este estudio, se ha encontrado también que los bejuco florecen principalmente en la estación húmeda (Frankie *et al.* 1974).

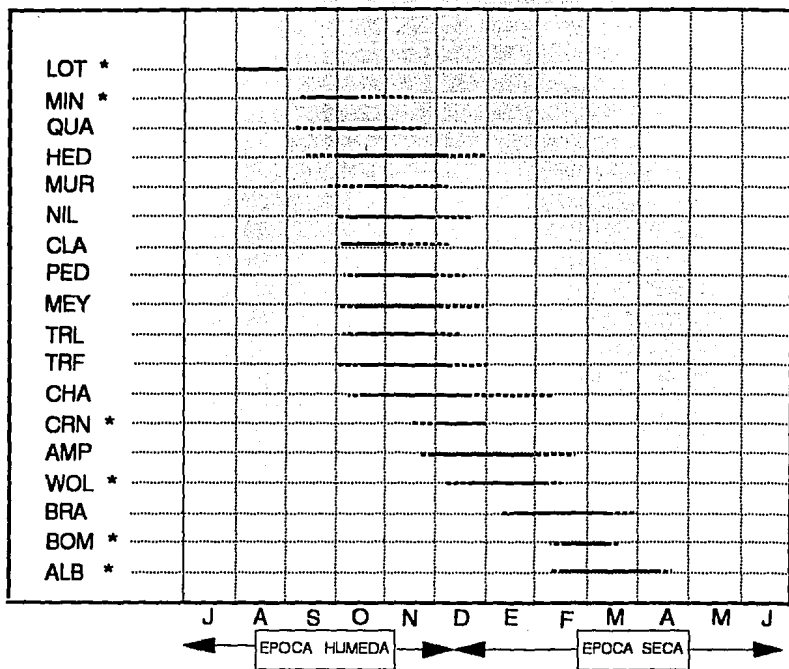


FIGURA 6. Fenología de 12 especies estudiadas y 6 no estudiadas (* los datos de estas 6 especies fueron tomados de colectas depositadas en la colección del EBCH) del género *Ipomoea*. Línea continua representa mayor cantidad de flores abiertas, mientras que la línea discontinua representa menor cantidad de flores abiertas.

Tabla 5. Datos sobre precipitación anual. Tomados del archivo climatológico de la Estación de Biología "Chamela".

AÑO	PRECIPITACION MEDIA ANUAL (mm)
1985	453.5
1986	551.4
1987	607.3
1988	834.3
1989	937.0
1990	583.5
1991	

Las especies de Ipomoea produjeron muchas flores, durante por lo menos tres a cuatro semanas. Las especies que presentan mayor producción de flores durante un período más largo, son: I. nil, I. trifida, I. meyeri e I. pedicellaris. I. hederifolia e I. chamelana, éstas produjeron flores durante más tiempo pero en menor cantidad a las anteriores. Ipomoea muricata produjo muchas flores durante un período breve, en relación con las demás Ipomoea estudiadas. Intraespecíficamente, en la mayoría de las especies de Ipomoea se observó una ligera floración secuencial entre manchones, o sea que hay manchones que florecen primero que otros. Lo que según Bawa (1983) permite ver más extendidos los períodos de floración a nivel poblacional.

El año de 1989, durante el cual se tomaron los datos para la mayoría de las especies estudiadas (Figura 6) presentó una precipitación media anual mayor que la registrada en varios años en la zona de estudio (Tabla 5). En Chamela la precipitación media obtenida entre 1977 y 1990 es de 714.2 mm. Esto pudo afectar o influir en la extensión de las floraciones de las especies. De hecho se observó de manera cualitativa que la floración en general de todas las especies fue más breve para las especies en 1990 y en 1991 que el observado en 1989. Esto parece sugerir que la lluvia es un factor físico que influye sobre este evento fenológico en el género Ipomoea en la zona de estudio. También en I. wolcottiana se había reportado influencia de la lluvia en la floración de la especie (Bullock et al. 1987).

3.2. Tiempo de Vida y Presentación de las Flores.

Entre las especies de Ipomoea estudiadas se encontraron especies "diurnas" y "nocturnas". Algunas de las flores de las especies diurnas abren en la noche y algunas de ellas duran varias horas abiertas durante la noche (antes de cerrar) (Figura 7). Si las flores permanecían activas más horas del día se catalogaron como diurnas, asimismo eran nocturnas si estaban más horas activas en la noche. De acuerdo a lo anterior, las nocturnas, fueron: I. ampullacea e I. muricata; las diurnas fueron: I. chamelana, I. clavata, I. meyeri, I. triloba, I. pedicellaris, I. quamoclit, I. nil, I. trifida, I. e I. bracteata. Ipomoea hederifolia tiene flores que abren y duran activas tanto en el día como en la noche. Los picos de apertura (PA) y cierre (PC), como también la amplitud de la duración (AD) de las flores, se presenta en la Tabla 6.

Ipomoea ampullacea. Las flores de esta especie abren entre las 19:00 y las 22:30. Los movimientos de apertura para cada flor no duran más de 5 min, desde que el botón se ha abierto un poco hasta que la flor llega a su apertura total. Las flores al abrir son muy blancas y expelen

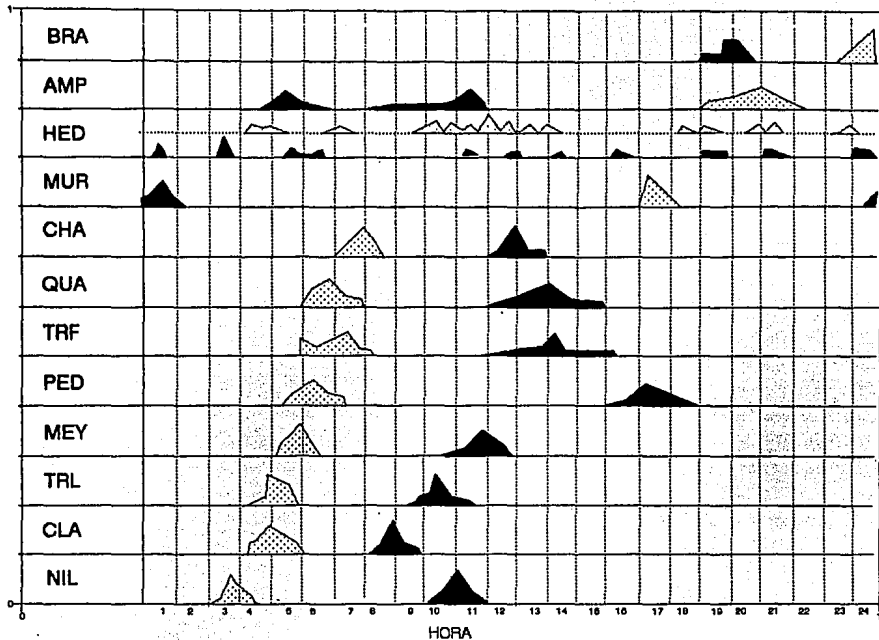


FIGURA 7. Polígonos de frecuencia de la fenología intraespecífica de las 12 especies de *Ipomoea* durante las 24 horas del día. Antesis (áreas punteadas) y cierre (áreas sombreadas).

Tabla 6. Datos sobre la fenología de las flores de las 12 especies de *Ipomoea*. Hora de inicio de apertura de las flores (IA); hora pico de apertura de las flores (PA); color de las flores en la antesis (CA); hora de inicio de cierre de las flores (IC); hora pico de cierre de las flores (PC); color de las flores en el cierre (CC); amplitud de la duración de las flores abiertas (AD).

Especie	IA (hora)	PA (hora)	CA	IC (hora)	PC (hora)	CC	AD (hora)
AMP	19:00	21:00	Blanco	04:45	05:30 11:30	Crema	11.5
BRA	23:30	01:00	Rosado	19:00	20:00	Rosado- café	19.0
CHA	07:00	08:00	Amarillo	12:00	13:00	Amarillo	5.2
CLA	04:15	05:00	Lavanda- lila	08:15	09:00	Lila- pálido	3.9
HED	-	03:30	Rojo	-	12:00	Rojo	8.7
MEY	05:00	05:45	Lila- azul	10:45	12:00	Lila	6.3
MUR	17:00	17:30	Rosado pálido	00:45	01:30	Lila- pálido	8.0
NIL	03:15	03:30	Fucsia	10:15	11:15	Azul	7.4
PED	05:30	06:30	Púrpura	16:00	17:30	Púrpura	11.2
QUA	06:15	07:00	Rojo intenso	12:00	14:00	Rojo intenso	6.9
TRF	06:00	07:30	Rosado pálido	12:00	14:30	Rosado	7.0
TRL	04:45	05:15	Rosado pálido	09:45	10:30	Rosado	5.3

AMP= *I. ampullacea*; BRA= *I. bracteata*; CHA= *I. chamelana*; CLA= *I. clavata*;
HED= *I. hederifolia*; MEY= *I. meyeri*; MUR= *I. muricata*; NIL= *I. nil*; PED= *I.*
pedicellaris; QUA= *I. quamoclit*; TRF= *I. trifida*; TRL= *I. triloba*.

un olor fuerte y agradable, que se prolonga por varias horas. Cierran las flores entre las 04:45 y las 12:00, presenta dos picos de cierre, el primero a las 05:30 y, el segundo, a las 11:20 (Figura 7, Tabla 6). Se presentan algunas diferencias en el lapso en que abren y cierran las flores que pertenecen a un mismo manchón y también entre las de manchones diferentes. Esta diferencia se presenta principalmente al cerrar. Aunque se evidencia al amanecer un grado de marchitez general en todas las flores, más del 50 % no cierran completamente hasta avanzada la mañana, cuando llevan algunas horas expuestas al sol. Al cerrar tienden a presentar un color crema.

Ipomoea bracteata. Para esta especie se consideraron los momentos de apertura y cierre de una manera diferente a las otras especies, debido a que las flores no cierran. Se consideró una flor abierta se consideró cuando el botón tenía el grado de apertura en que quedaban expuestos estigma y anteras. Entre las especies estudiadas las flores de esta especie son las que permanecen más tiempo abiertas y tienen también el patrón más regular de apertura dentro de los manchones observados. Se presenta variación en la respuesta de apertura, pero es entre flores de manchones distintos. Dentro de un manchón, todas las flores empiezan a abrir al mismo tiempo, entre las 23:30 y la 01:00. La forma total de apertura la adquieren aproximadamente 2 a 4 horas después, unas horas antes del amanecer. Por cierre se consideró el momento en que presentaban un marchitamiento que se manifestaba en flacidez, un cambio de tono en el color, como de oxidación del tejido, que comenzaba aproximadamente a las 19:00 y que todas lo presentaban a las 21:00 horas. No se observó dehiscencia antes de 24 horas (Figura 7, Tabla 6).

Ipomoea chamelana. Las flores de esta especie abren entre las 07:00 y las 08:30. Es la que abre más tarde entre las especies diurnas estudiadas. Cierra entre las 12:00 y las 14:00 (Figura 7, Tabla 6). No se observa un cambio de color entre la apertura y el cierre. La cantidad de tiempo expuestas al sol influye ligeramente en el marchitamiento que presentan las flores antes de cerrar.

Ipomoea clavata. Las flores de esta especie abren entre las 04:15 y las 06:00. Al abrir son de un color blanco-lavanda, a ligeramente violeta pálido. Cierra entre las 08:15 y las 10:00 (Figura 7, Tabla 6). Es muy susceptible al sol; se observó que al poco tiempo de estar expuesta al sol las flores se vuelven muy flácidas y débiles y cierran pronto. Cuando cierran es más indefinido su color, tienden ligeramente a lila. Presenta un olor bastante fuerte y agradable al abrir, el cual se prolonga tenuemente hasta que cierran las flores. Entre las Ipomoea estudiadas es la flor más olorosa.

Ipomoea hederifolia. Presenta la fenología más irregular entre las especies estudiadas. Hay un pico de apertura aproximadamente a las 03:30. Tarda aproximadamente 35 minutos desde que empieza a abrir el botón hasta que está la flor totalmente abierta. Se puede decir que hay flores abriendo y cerrando casi durante las 24 horas del día (Figura 7, Tabla 6). Se presenta un pico de cierre aproximadamente a las 12:30. Cada flor tiene una duración aproximada de nueve horas y media. En esta especie hay una constante renovación de flores durante las 24 horas. Las flores son rojas y no se observó un cambio en el color entre apertura y cierre. No se detectó olor.

Ipomoea meyeri. Las flores de esta especie abren entre 05:00 y 06:00. Cuando abren son de un color lila a azul; aproximadamente a la hora de abrir cambia a lila. No presentan olor perceptible al abrir. Cierran entre 10:45 y 13:00; son más irregulares al cerrar y no se observa un pico definido (Figura 7, Tabla 6). La diferencia, tanto en la apertura como al cierre de las flores, es mayor entre manchones que dentro de un mismo manchón. Se observó que las flores de manchones que están en la sombra permanecen más tiempo abiertas que las que están expuestas más tiempo al sol.

Ipomoea muricata. Las flores de esta especie abren entre las 17:00 y las 18:15. La apertura total de la flor dura aproximadamente 15 min, desde que empieza a abrir el botón. Presentan un rosado pálido al abrir y expelen una fragancia suave. Cierran entre las 0:45 y las 02:30 (Figura 7, Tabla 6). Las flores de un mismo manchón o de manchones diferentes, no abren ni cierran al mismo tiempo. Al cerrar toman una coloración lilácea.

Ipomoea nil. Las flores de esta especie empiezan a abrir a las 03:15, pero la mayoría de las flores abren a las 03:30. Al abrir tienen un color fucsia, que cambia a azul aproximadamente una hora después de abiertas. No se percibe olor al abrir. Empiezan a cerrar a las 10:15 y a las 12:00 están todas las flores cerradas (Figura 7, Tabla 6). Al cerrar se vuelven lilas. La duración de las flores abiertas es influenciada por el tiempo de exposición al sol. Tampoco las flores dentro de un manchón y entre manchones, abren y/o cierran al mismo tiempo. La duración de las flores se ve influenciada por la presencia de individuos de la familia Meloidae (Coleoptera), que se comen parte o toda la flor y aunque no se la coman toda el tejido se debilita y marchitan.

Ipomoea pedicellaris. Las flores de esta especie empiezan a abrir a las 05:30 y hay un pico más marcado de apertura a las 06:30. No se percibe olor al momento de abrir. Las flores son color púrpura (fucsias) y no se observa variación desde apertura hasta cierre. A las 17:30 hay un pico de cierre y a las 19:00 todas las flores están cerradas (Figura 7, Tabla 6). Hay diferencia entre y

dentro de manchones en la apertura y en el cierre de las flores. Se observa que el sol marchita un poco las flores e influye también en su duración, pero son más resistentes que las flores de las especies ya descritas.

Ipomoea quamoclit. Las flores de esta especie presentan un pico de apertura a las 07:00. Cada flor desde que empieza a abrir el botón en pocos minutos adquiere su apertura total. Las flores son de un rojo intenso (tirando a vino); no se apreció cambio de color entre apertura y cierre. No se detectó olor perceptible. Las flores comienzan a cerrar a las 12:00 y se presenta un pico de cierre a las 14:00 horas (Figura 7, Tabla 6). Se presenta mayor diferencia en el tiempo en que cierran las flores, al que presentan cuando abren. Lo anterior es mayor también entre las flores de diferentes manchones que las de un mismo manchón.

Ipomoea trifida. Las flores de esta especie empiezan a abrir a las 06:00 y se presenta un pico de apertura a las 07:30. No se percibe olor en la apertura ni después. Las flores son rosadas y el único cambio entre apertura y cierre, es que el color es un poco más pálido en la apertura. Empiezan a cerrar a las 12:00 y se presenta un pico de cierre a las 14:30 (Figura 7, Tabla 6). Las flores tampoco abren o cierran a la misma hora. Hay diferencias dentro y entre los manchones observados y es mayor al cierre, y en las flores de un mismo manchón. Flores expuestas más tiempo al sol, presentan marchitamiento, pero no cierran inmediatamente.

Ipomoea triloba. Las flores de esta especie abren entre las 04:45 y las 05:45. Cuando abren el color es rosado más pálido que el que presentan cuando cierran. No se detectó olor en las flores. Cierran entre 09:45 y 11:30 (Figura 7, Tabla 6). Se presentan más diferencias entre manchones que dentro de un mismo manchón, tanto en los tiempos de apertura como de cierre de las flores. Es sensible al sol. Flores expuestas al sol por más tiempo duran menos abiertas, se marchitan y al poco tiempo cierran.

Las flores de 11 especies tuvieron las anteras dehiscentes en el momento de la apertura, excepto en *I. bracteata*, en la que aproximadamente después de una hora de abiertas empezaban a abrir las anteras. Parece que lo hacen gradualmente, ya que se observaron diferentes cantidades de polen a medida que las flores iban tomando la forma extendida. Antes del amanecer estaban las anteras abiertas y con mucho polen. La variación en el color de las flores (Tabla 6), desde la apertura hasta el cierre, es de interés debido a que se ha demostrado que afecta el atractivo de las flores a los polinizadores e influye como indicador para los visitantes, por ejemplo de las horas de disponibilidad de néctar (Ennos y Clegg 1983). Aproximadamente 30 min después de la apertura

de las flores, los estigmas para la mayoría de las especies estuvieron receptivos (se detectó humedad sobre un cubreobjetos). En *I. bracteata* se detectó aproximadamente 3 horas después de la apertura.

En resumen, se puede decir que intraespecíficamente hay diferencias entre las flores al abrir y al cerrar. Estas diferencias se observaron en flores de un mismo manchón y también se observó que había diferencias en flores de diferentes manchones. Estas diferencias se pueden deber a que las flores pertenecen a diferentes individuos dentro de un mismo manchón. El tiempo de exposición al sol parece que influye un poco sobre la duración de las flores abiertas en varias especies, pero esto no se cuantificó y solamente se observó cualitativamente un comportamiento diferente en el tiempo que permanecían abiertas las flores, en algunas observaciones que se hicieron en manchones que estaban expuestos al sol durante diferentes horas y asimismo a la sombra. Según Murcia (1990), fluctuaciones en la temperatura afectaron el tiempo de antesis de las flores en *I. trichocarpa*.

El tiempo de vida activa de las flores entre las especies estudiadas fue variable (Tabla 6, Figura 7). Las flores de *I. clavata*, *I. chamelana* e *I. triloba*, son las que menos tiempo permanecen abiertas. Le siguen las de *I. meyeri*, *I. quamoclit*, *I. trifida*, *I. nil*, *I. muricata* e *I. hederifolia*. *Ipomoea pedicellaris* e *I. ampullacea* tienen sus flores abiertas aproximadamente durante 11 horas y se encuentran entre las especies cuyas flores permanecen más tiempo abiertas, junto con las flores de *I. bracteata*, que entre las flores de las 12 especies estudiadas son las que permanecen más tiempo abiertas. A nivel poblacional, las especies que presentan flores abiertas más tiempo durante las 24 horas son *I. hederifolia*, *I. bracteata* e *I. ampullacea* (Figura 7).

El mayor traslapamiento entre las fenologías de las especies estudiadas se observa en las horas de la mañana, en las que hay flores abiertas de nueve especies. En las horas de la tarde se traslapan flores de *I. trifida*, *I. quamoclit*, *I. hederifolia* e *I. pedicellaris*. En la noche no hay un claro traslapamiento, ya que cuando va terminando la floración de *I. muricata* empieza la de *I. ampullacea* y, casi al terminar su floración, empieza la floración abundante de *I. bracteata* (Figuras 6 y 7).

Según Frankie *et al.* (1974), en un bosque decídúo de Costa Rica, se encontró que la gran mayoría de las lianas que florecían en la estación húmeda producían relativamente pocas flores diariamente durante un período largo. En contraste, las lianas que florecían en la estación seca, producían un gran número de flores sobre un período relativamente corto (floración masiva).

Opler *et al.* (1980) encontró que las especies de sucesión temprana tienen generalmente períodos de floración más largos que los de especies de comunidades maduras. Largos períodos de

producción de semillas en especies de hábitat perturbados, pueden ser ventajosos. Según Bawa (1983), la prolongación de los períodos de producción de semillas está asociada con la extensión del período de floración, por lo que podría haber una selección indirecta por períodos de floración largos en especies de sucesión temprana.

Sin embargo, se ha encontrado debilidad en muchos de estos trabajos que han asumido patrones temporales regulares en la floración, ya que han tenido poco apoyo y sustento estadístico (Pleasants 1983; Wheelwright 1985). Lo anterior se puede aplicar al presente estudio, donde tampoco se realizó estadística para la fenología.

4. Recompensas Florales.

4.1 Néctar.

En el género Ipomoea hay especies que producen mucha, otras poca o ninguna cantidad de néctar. La producción de néctar acumulado varió desde cero hasta 218 ± 85.2 microlitros. Las especies que no producen néctar, o en las que la cantidad producida es mínima, son I. chamelana, I. meyeri, I. triloba, I. clavata e I. nil. Las que producen un poco más, son I. hederifolia, I. muricata, I. trifida e I. pedicellaris. Y las que producen la mayor cantidad entre las especies estudiadas, son I. bracteata e I. ampullacea, siendo la cantidad producida de esta última mucho mayor que la de todas las demás.

El volumen de néctar inicial y acumulado producido varió significativamente (t-Student, $p < 0.05$) entre las especies de Ipomoea estudiadas. La especie que más néctar produce es I. ampullacea e I. chamelana no produce néctar. En las Tablas 8 y 9 puede verse que interespecíficamente la cantidad varía más en el néctar acumulado (0.0 - 218.0 ul), que en el néctar inicial (0.0 - 39.6 ul). El volumen es mayor en el néctar acumulado para la mayoría de las especies.

Un aspecto a destacar es que los coeficientes de variación, tanto en el néctar inicial como en el acumulado, son muy altos. Lo anterior podría deberse a un tamaño de muestra chico, pero demuestra que hay una variación alta en las cantidades de néctar producidos entre las flores de una misma especie, tanto en el néctar inicial como en el acumulado.

Los resultados de la prueba de t-Student realizada para comparar néctar inicial y acumulado en las 12 especies, se presentan en la Tabla 7 y como se puede ver la mayoría de las especies presentan diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre estos dos valores. El volumen de

Tabla 7. Prueba de t de Student para comparar volumen de néctar inicial con el volumen acumulado.

ESPECIE	t	gl	p
AMP	-8.782	34	0.001
BRA	-13.059	34	0.001
CLA	-4.375	28	0.001
HED	-5.502	34	0.001
MEY	1.099	28	0.20
MUR	-1.792	22	0.10
NIL	-3.792	34	0.001
PED	-3.471	34	0.001
QUA	4.871	28	0.001
TRF	-5.232	34	0.001
TRL	-0.391	40	0.50

CHA	MEY	TRL	QUA	NIL	CLA	HED	MUR	TRF	PED	BRA	AMP
0.0	0.17	0.42	0.58	1.4	1.52	4.26	4.29	4.42	7.85	27.6	218.0

Figura 8. Comparación de medias del néctar acumulado de las Ipomoea obtenida con la prueba SNK ($p < 0.05$).

Tabla 8. Volumen de néctar inicial y acumulado de las Ipomoeas. NoFl= número de flores; X= Promedio; SD= Desviación estándar; C.V.= Coeficiente de variación (%); MAX= Valor máximo; MIN= Valor mínimo;

Especie	No. Flores	VOLUMEN NECTAR INICIAL (ul)		VOLUMEN NECTAR ACUMULADO (ul)					TASA PROMEDIO DE NECTAR/HORA
		X	SD	X	SD	CV	MAX	MIN	(ul/h)
AMP	18	39.6	13.2	218	85.2	39	450	85	19
BRA	18	7.39	2.21	27.6	6.3	23	38	14	1.45
CHA	12	0	0	0	0	0	0	0	0
CLA	15	0.22	0.23	1.52	1.1	74	3.5	0.3	0.39
HED	18	0.65	0.56	4.26	2.7	64	8.5	0.5	0.5
MEY	15	0.25	0.16	0.17	0.2	141	0.8	0	0.03
MUR	12	2.83	1.68	4.29	2.3	53	7.5	1	0.54
NIL	18	0.40	0.51	1.40	1.0	71	3.8	0	0.19
PED	18	2.43	1.41	7.85	6.5	82	17.0	0	0.70
QUA	15	2.25	1.22	0.58	0.5	88	1.8	0	0.08
TRF	18	0.26	0.18	4.42	3.4	76	8.5	0.3	0.63
TRL	21	0.37	0.33	0.42	0.5	107	1.3	0	0.08

AMP= I. ampullacea; BRA= I. bracteata; CHA= I. chamelana; CLA= I. clavata; HED= I. hederifolia; MEY= I. meyeri; MUR= I. muricata; NIL= I. nil; PED= I. pedicellaris; QUA= I. quamoclit; TRF= I. trifida; TRL= I. triloba.

néctar inicial (VNI) y el volumen de néctar acumulado (VNA) están altamente correlacionados (Apéndice A).

No se realizaron curvas de muestreo para detallar si la producción de néctar es en forma continua y saber cuales son las horas de mayor producción. Decir porque solo se evaluo inicial y el acumulado y porque no cosecha en pie, o sea la curva.

Entre las 12 especies se encontró diferencia significativa en el néctar acumulado entre las 12 especies (ANOVA, $F=102.438$, $gl= 11$ y 187 , $p<0.005$) (Figura 8b SNK). La comparación de medias de las especies se presentan en la Figura 8. Como se puede ver, la producción de *I. ampullacea*, es diferente a todas las otras especies, asimismo es la que presenta mayor cantidad (Tabla 8). Aunque *I. bracteata* produce mucho menos néctar que *I. ampullacea*, en comparación con las otras especies la cantidad es mayor (Tabla 8).

I. meyeri, *I. triloba* e *I. muricata* no presentaron diferencias significativas entre cantidades iniciales y acumuladas.

En *I. quamoclit* ocurre algo curioso y es que es mayor significativamente la cantidad inicial que la acumulada (de 2.25 a 0.58 ul) (Tabla 8). Esto podría deberse a que las flores en las que se evaluaron la cantidad de néctar inicial y el acumulado para todas las especies fueron diferentes, y que haya flores que producen diferentes cantidades de néctar. O, como lo sugieren algunos autores, podría presentarse evaporación del néctar, dado que este proceso puede darse cuando en el ambiente las temperaturas son muy altas (Cruden *et al.* 1983), y ésto ocurre unas horas antes de que las flores cierren.

La cantidad acumulada en *I. hederifolia*, *I. muricata* e *I. trifida* es similar. Aunque en *I. pedicellaris* se observa aumento considerable entre la cantidad inicial y la acumulada (de 2.43 a 7.85 ul), en *I. bracteata* es mayor (de 7.39 a 27.6 ul), pero sobretodo el aumento es grandísimo en *I. ampullacea* (de 39.6 a 218.0 ul), que es la especie en la que se presenta el mayor aumento y, por lo tanto, la mayor diferencia entre ambas cantidades.

Comparando los volúmenes que se han encontrado relacionados al tipo de polinizador en otros trabajos (v.gr. Baker y Baker 1975; Arizmendi 1987; Cruden *et al.* 1983; Devall y Thien 1989; Howe y Westley 1988; Opler 1983; Spira 1980; Stiles 1981), se tiene que los volúmenes (ver preferiblemente el acumulado, Tabla 8) producidos por las 12 especies de *Ipomoea* pueden relacionarse a los posibles polinizadores (en caso que los necesiten) y teniendo en cuenta la

fenología (diurnas y nocturnas) de las flores (ver sección Fenología), de la siguiente manera. El de *I. ampullacea* para murciélago. El de *I. bracteata* para colibrí, lo cual ha sido también reportado por Arizmendi (1987), Cruden *et al.* (1983) y Stiles (1977). Los volúmenes de *I. pedicellaris*, *I. hederifolia*, *I. trifida* e *I. quamoclit*, coinciden con algunos volúmenes registrados para colibríes, mariposas y también abejorros. El de *I. muricata* para palomillas (esfíngidos). Los de las demás especies, *I. nil*, *I. clavata*, *I. triloba* e *I. meyeri*, se ubican en los que se han encontrado principalmente para abejas pequeñas y avispas, aunque también, pero en menor número de casos, para mariposas. El volumen acumulado de *I. pedicellaris*, *I. hederifolia* e *I. trifida*, cae también entre los volúmenes encontrados en plantas polinizadas por colibríes (Cruden *et al.* 1983). Estos volúmenes coinciden también, junto con el producido por *I. quamoclit*, con los producidos por especies polinizadas por mariposas y/o abejas (Cruden *et al.* 1983; Cruden y Herman-Parker 1979). Cruden *et al.* (1983) y Opler (1983) han reportado que el néctar de *I. hederifolia*, es néctar para colibrí.

Sin embargo, las cantidades de néctar producidos, no son datos muy precisos para revelar de la mejor manera la relación entre plantas y sus polinizadores. Por ejemplo, *I. wolcottiana*, una especie polinizada por abejas, presenta una amplitud en el volumen de néctar de 11-34 μ l (Bullock *et al.* 1987). Una evaluación más completa del néctar como recompensa, es aquella que incluye no sólo las cantidades, sino también las concentraciones de azúcares, un análisis detallado de los otros constituyentes, como también el patrón diario de secreción. Adaptaciones de néctar a un tipo particular de visitante puede involucrar otros compuestos en el néctar, tales como los aminoácidos, los lípidos y las proteínas (Baker y Baker 1975, 1983; Cruden *et al.* 1983).

En la Tabla 8 se muestra la variación intraespecífica en los volúmenes de néctar de varias *Ipomoea*. Esta variación no se puede explicar entre individuos porque la evaluación no fue hecha discriminando genets. Sin embargo, esta variación entre flores de una misma especie, podría ser un mecanismo para inducir polinización cruzada (Frankie *et al.* 1983). Sin embargo se esperaría que especies xenógamas completamente o autoincompatibles presentaran esta variación mayor. Y por ejemplo no es el caso de *I. ampullacea* e *I. bracteata* quienes presentan uno de los más bajos coeficientes de variación. Se ha detectado además que estas diferencias pueden influir sobre la cantidad relativa de tiempo gastado por el polinizador en una flor (Cruden *et al.* 1983).

El néctar constituye para los murciélagos además de azúcares una fuente de agua muy importante, más que de otros nutrientes (Arita y Martínez del Río 1990; Baker y Baker 1983). Lo

anterior es importante en tanto que *I. ampullacea* florece al comienzo de la época seca, cuando comienza a haber limitación de agua en la zona de estudio.

Se ha reportado para el género *Ipomoea* la presencia de nectarios extraflorales. Estos son comunes en el género, ocurriendo sobre la parte baja de la superficie de la hoja, los peciolos y sobre los pedicelos antes de la unión con los sépalos (Elias 1983; Keeler y Kaul 1984). Aunque la presencia de éstos no fue detectada en este estudio, cabe mencionar que en algunas de las especies de *Ipomoea* consideradas (*I. nil*, *I. trifida*, *I. triloba*, *I. meyeri*) se han registrado este tipo de nectarios (Keeler y Kaul 1984). Otras *Ipomoea* protegen su néctar por medio de brácteas que envuelven la corola (McDonald 1987, 1991), este es el caso de *I. bracteata*. En el presente estudio no se evaluó la concentración de azúcar en el néctar de las especies estudiadas.

4.2. Polen.

En la Tabla 9 se presentan las diferencias entre las 12 especies en el número de granos de polen por antera. Se encuentran especies que presentan desde 70.3 ± 10.1 granos de polen hasta especies que tienen 2413.3 ± 305.0 granos/antera. *Ipomoea ampullacea* es la especie que tiene más polen/antera, seguida de *I. clavata* e *I. pedicellaris*. La especie que menos polen presenta es *I. quamoclit*. Los coeficientes de variación más altos se presentaron en *I. bracteata*, *I. quamoclit* e *I. ampullacea*. La menor variación en la cantidad se presenta en *I. hederifolia* e *I. chamelana*. El tamaño del grano de polen también varía, se encuentran especies con granos de polen desde 0.0163 ± 0.0009 mm, hasta 0.0265 ± 0.0011 mm (Tabla 9). Según McDonald (1991), el grano de polen de las *Ipomoea* es característicamente grande. El tamaño de los granos de polen varió más en *I. meyeri* (C.V. = 16.1%) y menos en *I. nil* (C.V. = 4.2%).

Ipomoea pedicellaris se encuentra entre las tres especies que presentan mayor producción de polen y la producción de néctar también es de las más altas (Tabla 8), esta cantidad es superada por *I. ampullacea* e *I. bracteata*, cuyas diferencias son altamente significativas ($p < 0.05$).

El tamaño y la forma del polen (como la calidad y cantidad de néctar) ha sido ligado en varios contextos a diversos grupos de polinizadores o modos de polinización (Simpson y Neff 1983). El polen de las especies es espinoso, como también ha sido reportado por Quiroz *et al.* (1986); y este tipo de polen según Simpson y Neff (1983) ha sido relacionado con especies entomófilas.

Como se puede ver en el Apéndice A, se encuentra correlación altamente significativa entre el volumen de néctar y la cantidad de granos de polen. Por ejemplo, se observa que *I. ampullacea*

Tabla 9. Número y tamaño de granos de polen de las *Ipomoea*. El número de granos está basado en el conteo de tres anteras de tres botones florales. El tamaño de los granos está basado en treinta granos de una antera floral. Media (X), desviación estándar (SD), coeficiente de variación (CV), valor máximo (MAX) y valor mínimo (MIN).

ESPECIE	NUMERO GRANOS POLEN			TAMAÑO GRANOS POLEN (mm)				
	X	SD	CV(%)	X	SD	CV(%)	MAX	MIN
AMP	2413.3	305.0	12.6	.0240	.0010	5.2	.027	.022
BRA	405.7	80.4	19.8	.0178	.0013	7.3	.020	.016
CHA	108.0	2.9	2.7	.0184	.0012	6.5	.020	.016
CLA	1172.7	47.1	4.0	.0212	.0011	5.2	.023	.018
HED	116.3	1.2	1.1	.0244	.0013	5.4	.026	.022
MEY	97.7	7.0	7.2	.0202	.0032	16.1	.026	.015
MUR	135.3	9.5	7.0	.0230	.0011	4.7	.025	.021
NIL	124.7	5.4	4.4	.0265	.0011	4.2	.028	.024
PED	1291.0	72.9	5.6	.0169	.0012	7.4	.019	.015
QUA	70.3	10.1	14.4	.0236	.0015	6.3	.026	.021
TRIF	636.0	61.2	9.6	.0163	.0009	5.7	.018	.014
TRIL	141.7	7.1	5.0	.0169	.0013	7.7	.019	.015

produce además de la mayor cantidad de néctar, también la mayor cantidad de polen (Tablas 8 y 9). Las plantas polinizadas por murciélagos producen grandes cantidades de estos dos atrayentes florales (Faegri y van der Pijl 1979; Howe y Westley 1988). Las grandes cantidades de polen, probablemente representen un mecanismo para compensar la ineficiencia debida al gran tamaño de los polinizadores en relación al área estigmática, debido a que aves y murciélagos tienen mayor superficie del área en donde se deposita el polen que un insecto y los contactos efectivos con el estigma pueden ser menores (Heithaus *et al.* 1974; Spira 1980), por lo tanto, podría ser ésto más que una recompensa floral (Heithaus 1982 en Eguiarte *et al.* 1987).

5. Síndromes Florales.

La mayoría de las *Ipomoea* tienen las características florales muy bien desarrolladas para atraer a muchos polinizadores, ya que presenta corolas conspicuas de diferentes colores (azul, púrpura, blancas, lavanda, etc.), producen recompensas florales, algunas presentan olor. Se ha sugerido que en este género el síndrome de polinización por colibríes ha evolucionado convergentemente a partir del síndrome melitófilo, presumiblemente primitivo en el género. Lo anterior ha ocurrido principalmente en grupos tales como, la sección *Quamoclit* (*I. hederifolia* e *I. quamoclit*) y la sección *Exogonium* (*I. bracteata*) (Austin 1977; McDonald 1987, 1991).

Evidentemente, *I. bracteata*, *I. hederifolia* e *I. quamoclit*, presentan por sus características morfológicas un síndrome ornitófilo (Tabla 1 y 2, Figura 3). La primera especie presenta corola tubular y la otras dos hipocrateriforme. Todas con tubos angostos o estrechos, con nectario en la base del tubo, típicos de flor de colibrí en donde se almacena el néctar el cual se extrae por un sistema de capilaridad. Existe una distancia relativamente grande entre el néctar y los órganos reproductivos, los cuales están exertos en estas tres especies. Estas flores tubulares y teniendo el néctar en la base de la corola, excluyen a visitantes que no tengan proboscis del largo del tubo. Los colores de la corola van del rosado al rojo intenso y ninguna de estas especies presenta olor. Aunque *I. bracteata* tiene flores activas en horas de la noche, es diurna principalmente. Mientras que *I. hederifolia* no presenta un comportamiento claro y se encuentran flores diurnas y nocturnas. Lo cual coincide con las características principales para una flor típica de colibrí descritos por Faegri y van der Pijl (1979) y Stiles (1977). *I. bracteata* presenta el tubo de la corola rodeado por dos brácteas púrpuras.

I. ampullacea presenta una flor característica de un síndrome por quiropterofilia (Faegri y van der Pijl 1979) (Tabla 1 y 2, Figura 3). Tiene flores de color blanco-cremoso y corolas coriáceas de tejido muy fuerte y resistente. Apertura nocturna, aunque sus flores permanecen abiertas durante el día. Esto ya ha sido reportado para otras especies principalmente nocturnas y polinizadas por murciélagos (Eguiarte *et al.* 1987; McDonald 1991; Rocha *et al.* 1991). La corola es infundibuliforme con una entrada (por el limbo) bastante ancha, presenta olor fuerte en la noche, filamentos y estilos largos y exsertos o paralelos al limbo de la corola y anteras muy grandes.

I. muricata presenta un síndrome falanófilo, o flor típica de esfíngido o palomilla (Faegri y van der Pijl 1979; McDonald 1991) (Tabla 1 y 2, Figura 3). Flores de color rosado pálido, de anthesis crepuscular, con olor perfumado, bastante dulce; corola hipocrateriforme, con tubo muy angosto. Los órganos reproductivos aunque no exsertos, no están muy incluidos, la longitud del estilo y de los estambres (por lo menos de los mayores), están casi a la misma altura del limbo de la corola, que es donde el diámetro del tubo es mayor. El néctar se encuentra en el fondo del tubo; así mientras los esfíngidos toman el néctar, colectan el polen sobre la proboscis y la cabeza (Nilsson 1988).

Las otras especies, *I. clavata*, *I. nil*, *I. pedicellaris*, *I. trifida* e *I. triloba*, tienen corolas infundibuliformes. *I. chamelana* e *I. meyeri* las tienen subcampanuliforme (Tabla 1 y 2, Figura 3). Ambas formas de las flores según Faegri y van der Pijl (1979) primariamente adaptadas para ser visitadas por abejas, que aterrizan sobre la corola y se arrastran hacia el interior de ella hasta el néctar; el polen generalmente es depositado esternotríficamente (sobre su abdomen). *I. clavata*, de color blanco-lavanda, presenta un tubo un poco más estrecho. Entre las *Ipomoea* estudiadas es la que presenta un olor más perfumado; su apertura es en la madrugada y dura abierta relativamente pocas horas con luz, ya que en la época que florece empieza a clarear aproximadamente a las 06:30 (Tabla 6). Morfológicamente podría parecer una flor con algunas características propias de esfíngido. Las otras especies diurnas podrían ser polinizadas por abejas, aunque parece que no las atraen los colores rojos o longitudes muy cercanas. *I. pedicellaris* es de color púrpura, bastante llamativa. Aunque las flores de estas especies no tienen plataformas de aterrizaje, podrían también ser visitadas por mariposas, principalmente las que presentan flores más llamativas.

6. Sistema de Compatibilidad.

Las 12 especies de Ipomoea estudiadas son hermafroditas. Los bejucos de Chamela son notablemente más diversos en sexualidad que las hierbas, teniendo frecuencias altas de monoicos y dióicos (Bullock 1985). Sin embargo, la mayoría fueron hermafroditas monostílicos, como lo fueron también las Ipomoea aquí estudiadas. Estudios como los de Baker (1959) y Bullock (1985), demuestran que la sexualidad floral está relacionada fuertemente con la forma de vida de las plantas.

Las pruebas de compatibilidad realizadas muestran que el cociente de fertilidad o índice de autocompatibilidad (IAC) entre las especies de Ipomoea estudiadas va desde cero hasta 1.71 (Tabla 10). Esto significa que hay especies autoincompatibles y especies autocompatibles en menor o mayor grado. El gradiente anterior puede dicotomizarse en dos categorías (Bawa 1974), especies autocompatibles y especies autoincompatibles, todas las especies con un IAC menor a 0.25 caen en la categoría de autoincompatibles (ver también Bullock 1985). Sin embargo, autocompatibilidad y autoincompatibilidad son dos extremos de un rango amplio de variación en los sistemas reproductivos, que fueron decididos arbitrariamente, pero muchas especies pueden caer entre estos dos extremos (Bawa 1974). Ruiz y Arroyo (1978) presentan un índice de autoincompatibilidad en el que consideran que son especies autocompatibles las que marcan 1.0, especies no completamente compatibles las que toman valores entre 1.0 y 0.0 y especies autoincompatibles hasta 0.2.

Como se puede apreciar en la Tabla 10, los resultados de las pruebas obtenidas de las polinizaciones realizadas artificialmente muestran que el 25% son especies autoincompatibles y corresponden a, I. ampullacea (0.0), I. bracteata (0.0), en las que sólo hubo producción de frutos en polinizaciones cruzadas; y a I. trifida (0.21), en donde se produjeron algunos frutos por autopolinizaciones. Según Martin (1970) el sistema de incompatibilidad de las Convolvulaceae es homomórfico.

El 65% de las especies estudiadas fueron autocompatibles, o sea que entre las especies del género Ipomoea estudiadas predomina este sistema genético. Dentro de éstas especies se presenta una variación grande que va desde 0.64 hasta 1.71. Entre estas especies autocompatibles podemos ver dos grupos. Especies que presentaron mayor producción de frutos por autopolinización que por polinización cruzada (IAC > 1.0), en el que se encuentran, I. meyeri (1.28), I. quamoclit (1.30) e I. chamelana (1.71) que es la especie que presenta el mayor IAC entre las estudiadas. Aunque no presentan IAC > 1.0, I. triloba e I. nil presentaron frutos por apomixis (Tabla 10). A I. triloba

Tabla 10. Compatibilidad para las 12 especies de *Ipomoea* estudiadas.

	FV	SX	AUTOPOLINIZACION		POLINIZACION CRUZADA		APOMIXIS		IAC	C
			n	FRUTO S (P)	n	FRUTO S (P)	n	FRUTO S (P)		
AMP	b	h	30	0.00	20	0.45	30	0.00	0.00	ai
BRA	b	h	46	0.00	40	0.33	25	0.00	0.00	ai
CHA	b	h	25	0.24	22	0.14	20	0.00	1.71	ac
CLA	b	h	29	0.69	26	0.81	7	0.00	0.85	ac
HED	b	h	30	0.73	32	0.81	36	0.00	0.90	ac
MEY	b	h	30	0.87	28	0.68	25	0.00	1.28	ac
MUR	b	h	25	0.54	26	0.65	25	0.00	0.82	ac
NIL	b	h	36	0.69	31	0.71	25	0.04	0.98	ac
PED	b	h	28	0.36	18	0.56	28	0.00	0.64	ac
QUA	b	h	33	0.91	30	0.70	25	0.00	1.30	ac
TRF	b	h	31	0.10	28	0.46	25	0.00	0.21	ai
TRL	b	h	37	0.76	34	0.76	25	0.32	0.99	ac

FV= forma de vida; b= bejuco; h= hermafrodita; SX= sexualidad; n= Número de flores tratadas; P= proporción de frutos producidos/flores tratadas; IAC= proporción frutos autopolinizados/proporción frutos cruzamientos; C= compatibilidad; ac= autocompatible; ai= autoincompatible.

se le puede considerar una especie apomíctica, pero en el caso de *I. nil* la producción de frutos por esta vía fue muy baja y ésta pudo deberse posiblemente a un error en la manipulación de polen. El otro grupo está formado por las especies que tuvieron mayor producción de frutos por polinización cruzada que por autopolinización, dentro de las especies autocompatibles y que corresponde al 41.6% de estas especies. En este grupo se encuentran, *I. muricata* (0.82), *I. clavata* (0.85), *I. hederifolia* (0.90) e *I. pedicellaris* (0.64). El IAC para esta última es realmente un índice intermedio comparado con el de las otras 11 especies (Tabla 10). Ruiz y Arroyo (1978) reportan que las especies hermafroditas compatibles no autógamas en una selva tropical decídua de Venezuela produjeron un porcentaje más bajo de semillas que las hermafroditas autógamas. Sin embargo, Bullock (1985) reporta reducción en la fecundidad por autopolinización comparada con cruzamiento en un 94% de 33 especies a las que se les hizo pruebas de compatibilidad; además que encuentra que en algunos géneros de plantas de la región de Chamela, Jalisco, se presenta variación en la compatibilidad a nivel interespecífico, más que intraespecífico.

Martin (1970) también reporta autoincompatibilidad en *I. trifida* y autocompatibilidad en *I. pedicellaris*, *I. nil*, *I. quamoclit* e *I. triloba*. En *I. wolcottiana*, la única especie arbórea de la zona de estudio, se encontró esterilidad femenina (Bullock *et al.* 1987); este tipo de esterilidad está presente en otras *Ipomoea* y es debida a escasez de apareamientos compatibles (Stucky y Beckmann 1982; Martin 1970).

En general, podemos ver en la Tabla 10 que los IAC son bastante altos, llegan hasta 1.71, más altos que los encontrados en otros estudios (Bullock 1985; Opler *et al.* 1975; Spira 1980; Ruiz y Arroyo 1978). En el estudio de Bullock (1985) en la misma zona, el IAC más alto fue de 0.99, pero en dicho trabajo no se incluyeron pruebas de compatibilidad para bejucos.

En las especies xenógamas el polen es transferido a partir de las anteras al estigma vía un vector (Spira 1980). Las especies autoincompatibles requieren obligatoriamente de un polinizador para la fecundación, siendo así el caso de *I. ampullacea*, *I. bracteata* e *I. trifida*.

Se ha encontrado que entre más encierren las anteras al estigma, mayor es la tasa de autofertilización, así como también que la variación en el grado de exersión del estigma afecta la propensión a la autopolinización, dándose que flores en las cuales están más largas las anteras que los estigmas, o adyacentes como se había dicho, hay mayor autopolinización, mientras que entre más exertos los estigmas, es mayor el polen intracruzado y/o la geitonogamia (Brown y Clegg 1984; Ennos 1981; Ennos y Clegg 1983; Sobrevila *et al.* 1989; Spira 1980). Aunque en algunos

casos a pesar de que la posición de los órganos reproductivos favorezcan autopolinización, ésta puede ser ineficiente cuando el polen es removido por forrajeros (Spira 1980).

Entre las nueve especies que fueron autocompatibles, *I. triloba* que presentó frutos por apomixis no requiere de polinizadores para su fecundación. En las otras especies autocompatibles, depende de la disposición que presenten entre sí los órganos reproductivos como se ha indicado (ver sección Morfología). Debido a que no se hizo un control natural en las flores para determinar autogamia, para saber si se requería en estas especies de polinizador para la producción de frutos, es impreciso este dato de acuerdo a estos resultados. Solamente con el análisis de todos los componentes o características del sistema de apareamiento, como el mencionado en la morfología, la producción de recompensas, los visitantes florales y la fenología en unión de los presentados en esta sección, se puede realizar una discusión más completa al respecto. Especialmente el conocimiento del comportamiento de los visitantes florales es de mucha importancia para asegurar los eventos de la polinización en las especies autofértiles (Brown y Clegg 1984). Ennos (1981) encuentra que en algunas especies autocompatibles de *Ipomoea* el sistema reproductivo es extremadamente flexible y que pequeñas diferencias en la morfología floral pueden causar diferencias muy altas en las tasas de intracruzamiento. Según McDonald (1991) la alogamia es el sistema reproductivo que prevalece más en el género *Ipomoea*. Este sistema es mantenido a través de dos vías, una por herkogamia y otra por autoincompatibilidad (Bullock et al. 1987; Devall y Thien 1989; McDonald 1991). Por lo tanto, en muchas especies autocompatibles de este género puede existir un cierto grado de intracruzamiento gracias a esta herkogamia.

En otros trabajos en los que se ha evaluado la compatibilidad de varias especies a nivel comunitario, como el de Bawa (1974) en un bosque tropical lluvioso de Costa Rica, todas las especies herbáceas fueron totalmente autocompatibles. En Chamela, el estudio de Bullock (1985) registra un 76% de autoincompatibilidad en 33 especies evaluadas, pero no incluye bejucos ni hierbas. Por lo tanto, es importante la inclusión de los bejucos para poder discutir más acerca de las frecuencias de estos sistemas de compatibilidad a nivel comunitario, ya que como se aprecia a través de este trabajo, no fueron autocompatibles todas las especies de bejucos evaluadas. Aunque especies como *I. ampullacea*, *I. bracteata* e *I. trifida*, crecen en áreas perturbadas, principalmente bordes de caminos y orillas de arroyos, presentaron sistemas de incompatibilidad genética. Sin embargo, esto también ha sido reportado para otras especies en la misma zona de estudio (Bullock 1985).

Tabla 11. Comparación de Compatibilidad (C) con longevidad y tipo de tallo entre las 12 especies de Ipomoea. Autoincompatible (ai), autocompatible (ac).

Especie	Tipo de tallo	Longevidad	C
AMP	leñoso	perenne	ai
BRA	leñoso	perenne	ai
CHA	herbáceo	anual	ac
CLA	herbáceo	anual	ac
HED	herbáceo	anual	ac
MEY	herbáceo	anual	ac
MUR	herbáceo	anual	ac
NIL	herbáceo	anual	ac
PED	herbáceo	anual	ac
QUA	herbáceo	anual	ac
TRF	herbáceo	perenne	ai
TRL	herbáceo	anual	ac

Se encuentra correlación entre el sistema de compatibilidad de las especies de *Ipomoea* con hábito (Tabla 11). Las especies autoincompatibles (*I. ampullacea* e *I. bracteata*) son perennes y presentan tallos leñosos. La mayoría de las especies que pertenecen a comunidades de plantas perennes y leñosas, ocupan hábitats particularmente estables, se caracterizan por tener fertilización cruzada y dependen de vectores de polinización para reproducirse (Bawa y Beach 1981; Stebbins 1958b). Las especies autofértiles fueron todas anuales y herbáceas (Tabla 11). Martin (1970) describe que en este género el sistema de autoincompatibilidad ocurre consistentemente en especies perennes, pero no en anuales. Existen varios trabajos en el género *Ipomoea* donde se ha encontrado correlación entre anualidad y autocompatibilidad (Ennos y Clegg 1983). La frecuencia alta de autofertilidad en las plantas anuales es bien conocida (Bawa 1974; Stebbins 1957). Sin embargo, en este estudio una de las especies autoincompatibles es anual, de todas maneras no es extraño encontrar un gran número de grupos de plantas que presentan fertilización cruzada y son altamente heterocigotos, pero que son plantas anuales con poblaciones que fluctúan grandemente en tamaño (Stebbins 1958b). Las presiones evolutivas hacia anualismo podrían ser efectivas en el rompimiento de sistemas autoincompatibles y ésto puede reflejarse en la correlación que se encuentra entre autofertilidad y el carácter de anualismo (Bawa 1974; Martin 1970; Stebbins 1957).

Además que las especies pioneras o de hábitat perturbados (como lo son las *Ipomoea* aquí estudiadas), presentan a menudo sistemas autocompatibles, principalmente las pioneras herbáceas. Presiones selectivas para producción de semillas en gran cantidad pueden también ser responsables de la evolución y mantenimiento de autocompatibilidad (Baker 1955; Bawa 1974). En la mayoría de los grupos de las angiospermas se considera que las especies autofértiles han evolucionado a partir de un ancestro que presenta entrecruzamiento (Stucky 1984).

Podría pensarse que las *Ipomoea* perennes quizá sean las más primitivas dentro de las especies estudiadas.

7. Visitantes Florales.

Un total de 43 especies distribuidas en 8 taxa fueron observadas visitando las 12 especies de *Ipomoea*. Estos visitantes pertenecen a los siguientes órdenes: 49% Himenóptera, 30% Lepidóptera, 7% Apodiformes, 5% Quiróptera, 2% Coleóptera, 2% Thysanoptera, 5% Díptera (Tabla 12). La mayoría de los visitantes pertenecen a los himenópteros y lepidópteros. De las 43 especies de visitantes se consideró como los polinizadores probables de las especies de *Ipomoea* sólo

a las abejas, las mariposas diurnas y nocturnas, las avispas, los colibríes, y los murciélagos (Tabla 12). En las visitas que hacían a las flores se observó alguna evidencia que podían actuar como polinizadores, pero no se realizaron pruebas para confirmarlo.

Otros visitantes que frecuentaron algunas especies de Ipomoea, que pertenecen a los órdenes Coleóptera, Thysanoptera, Diptera e Himenoptera (hormigas), no se consideraron como polinizadores, debido a que no se observaron roces de sus cuerpos con los órganos reproductivos (anteras y estigma) en ninguna de sus visitas a ninguna de las especies de Ipomoea estudiadas. Estos fueron herbívoros de la corola y en su mayoría robadores de néctar.

7.1. Polinizadores.

se observaron 33 especies de polinizadores visitando las flores de las Ipomoea. El 39.4% correspondió a abejas, el 33.3% a mariposas diurnas, el 9.1% a colibríes, el 6.1% a mariposas nocturnas, el 6.1% a avispas, y el 6.1% a murciélagos. De las 33 especies se observó un total de 1047 individuos visitando las flores durante el tiempo que se cuantificaron los polinizadores. De estos 1047, el 65.7% correspondió a abejas, el 20.7% a mariposas diurnas, el 4.2% a avispas, el 7.7% a colibríes, el 1.3% a murciélagos, y 0.3% a mariposas nocturnas (Tabla 13). Las abejas visitan un mayor número de especies de Ipomoea (58.3%), le siguen las mariposas diurnas (50%) y los colibríes (33.3%). Los demás polinizadores visitan menos especies, las mariposas nocturnas (16.7%), las avispas (16.7%) y los murciélagos (8.3%). Se desprende de lo anterior que tanto las abejas y las mariposas son los polinizadores que presentan mayor riqueza y abundancia de especies, seguidas de los colibríes. Son además los taxa que visitan a un mayor número de especies de Ipomoea. Por lo tanto, son quizá los principales polinizadores del género en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco.

Las Ipomoea que presentan mayor riqueza de especies de polinizadores probables, fueron: I. trifida (18), I. bracteata (9), I. hederifolia (7), I. pedicellaris (8), I. ampullacea (6), en las otras especies la riqueza fue menor a 4 especies (Tabla 14). Las especies que presentaron mayor abundancia relativa de visitantes coincidieron con las que presentaron mayor riqueza de especies. Estas especies son, I. trifida (38.9%), I. pedicellaris (25.4%), I. bracteata (15.8%), I. hederifolia (11.2%) e I. ampullacea (4.5%). Las otras especies solo fueron visitadas por un porcentaje de visitantes menor a un 0.5%, excepto I. quamoclit (2.6%) (Tabla 13).

Tabla 14. Riqueza de especies de polinizadores y el número de taxa a los que pertenecen. RiTx= Riqueza de taxa; RiEs= Riqueza de especies; AbA= Abundancia absoluta.

	HIMENOPTEROS		LEPIDOPTEROS		APODIFORMES	QUIROPTEROS	RiTx	RiEs	AA
	ABEJA	AVISPA	MARIPOSA DIURNA	MARIPOSA NOCTURNA	COLIBRI	MURCIELAGO			
AMP	2	1	0	1	0	2	4	6	47
BRA	5	0	1	0	3	0	3	9	165
CHA	0	0	2	0	0	0	1	2	5
CLA	1	0	0	0	0	0	1	1	1
HED	0	0	5	0	2	0	2	7	117
MEY	0	0	2	0	0	0	1	2	2
MUR	0	0	0	1	0	0	1	1	2
NIL	2	0	0	0	0	0	1	2	3
PED	4	0	3	0	1	0	3	8	266
QUA	0	0	4	0	0	0	1	4	27
TRF	9	2	6	0	1	0	4	18	407
TRL	0	0	3	0	0	0	1	3	5

Tabla 15. Tasa de visitas (número de visitantes/horas de observación) para las 12 especies de Ipomoea.

	No. MANCHONES OBSERVADOS	No. FLORES OBSERVADAS	No. VISITANTES	HORAS OBSERVACION	TASA VISITANTES
AMP	2	50	14	15.5m	0.90
BRA	5	50	32	14.6o	2.19
CHA	3	45	165	15.0	11.0
CLA	4	40	5	6.0	0.83
HED	5	50	1	4.7	0.21
MEY	5	50	117	13.3	8.80
MUR	5	50	2	5.0	0.40
NIL	5	50	2	5.8	0.34
PED	5	50	3	6.7	0.45
QUA	5	50	266	7.5	35.47
TRF	5	50	27	7.5	3.60
TRL	5	50	407	7.5	54.27
			5	5.0	1.0

m= horas de exposición de redes para murciélagos; o= otros visitantes diferentes a murciélagos.

De los seis taxa (abejas, mariposas diurnas, colibríes, murciélagos, mariposas nocturnas (esfingidos) y avispas) que se consideraron como polinizadores, se obtuvo la riqueza de taxa (RiT_x) como un dato que indica cuantos de estos tipos de polinizadores estuvieron visitando las Ipomoea estudiadas. De éstas las que fueron visitadas por una cantidad mayor de taxa o que presentaron mayor RiT_x, fueron, I. ampullacea e I. trifida (4); I. bracteata e I. pedicellaris (3); e I. hederifolia (2). Las otras especies fueron visitadas por un taxón (Tabla 14). Puede decirse que cinco especies de Ipomoea son en general las más visitadas, tanto en riqueza de taxa y especies como en abundancia de visitantes que puedan considerarse como polinizadores de éstas. De las cinco especies, principalmente I. trifida, presentó mayor riqueza de especies (18) y abundancia relativa (38.9%) que las demás. Las otras siete especies no presentan mucha diversidad de visitantes y en la mayoría la abundancia relativa de los visitantes fue muy baja (Tablas 13 y 14). La riqueza de taxa (RiT_x), la riqueza de especie (Ries) y la abundancia absoluta (AbA) están altamente y positivamente correlacionadas ($p < 0.05$) (Apéndice A).

Para las cinco especies del género que fueron más visitadas, puede observarse en la Figura 9 la distribución de las visitas en el tiempo. Aproximadamente desde las 09:30 hasta las 14:00 se presentaron la mayoría de los visitantes; éstas son las horas con mayor temperatura.

I. bracteata e I. ampullacea florecen en una época del año diferente a las otras especies (Figura 6), por lo tanto, los visitantes no se traslapan entre sí.

En I. bracteata la mayor frecuencia de visitantes ocurre entre las 09:00 y las 14:00, horas en las que se observaron colibríes, abejas, abejorros y mariposas. No se observa una repartición clara de los visitantes durante el día; excepto un poco en los colibríes que son los primeros y los últimos visitantes. Estos la visitaron con mayor frecuencia entre las 09:00 y las 11:00, cesan las visitas entre las 14:00 y 16:00 y regresan después de las 16:00.

En I. ampullacea los murciélagos no llegaron al área de las plantas antes de la apertura de las flores; cayeron más en las redes entre las 20:00 y las 23:00, horas en las que también se escuchó y se vió más actividad de ellos alrededor de las flores. Los otros visitantes (avispa, abejas y mariposas) la frecuentaron entre las 08:00 y las 12:00, hasta que cierran completamente las flores.

En las otras especies de Ipomoea, cuya floración coincide en la misma época del año y además son especies diurnas (Figuras 6 y 7), cuyas flores se traslapan abiertas durante varias horas del día, se puede ver lo siguiente. Las abejas, que son los visitantes más abundantes en las Ipomoea (principalmente en I. trifida e I. pedicellaris), empezaron sus visitas algunas horas (1 - 3) después

de la apertura y llegan a las flores con mayor frecuencia entre las 10:00 y las 13:30, aproximadamente.

Los colibríes visitaron temprano en la mañana a *I. trifida*, llegando antes que las abejas. En *I. pedicellaris* las visitas de colibríes fueron después del medio día, cuando ya habían llegado muchas abejas y mariposas. Mientras que en *I. hederifolia* los colibríes también llegaron primero, alrededor de las 07:00 (cuando había ya mayor luminosidad), aunque la mayoría de las visitas a las flores son entre las 09:00 y las 13:30; cesan y reinician su actividad al ocaso, entre las 17:00 y las 19:00.

La mayor frecuencia de mariposas visitando estas especies fue entre las 10:30 y las 13:30. A *I. hederifolia* la visitan durante más horas, hasta las 16:30, aproximadamente. Y a *I. quamoclit* la frecuentaron más entre las 10:00 y las 12:45, aproximadamente.

La tasa de visitas de los polinizadores (número de visitantes/horas de observación) fue más alta en *I. trifida* (54.3), seguida de la tasa de *I. pedicellaris* (35.5), siendo las dos especies que presentan mayores valores en la tasa de visitas (Tabla 15). Después de éstas, siguen *I. bracteata* (11.0) e *I. hederifolia* (8.8), que fueron especies en las que este dato es más bajo, pero hay que tener en cuenta que presentan flores abiertas durante muchas horas de la noche y a esta hora no tuvieron visitas. En el caso de *I. ampullacea*, se presenta, una tasa de visitas para murciélagos (0.90) y otra para esfíngidos, avispas, abejas y mariposas visitantes (2.2). La primera se basa en las horas de exposición de redes y a los murciélagos que cayeron en éstas durante este tiempo. Lo anterior obedece a que la observación directa de los murciélagos sobre las flores de *I. ampullacea* fue muy difícil, porque ellos no se posan sobre las flores de esta especie. Sin embargo, puede decirse que se escuchaba y se veía bastante actividad de murciélagos en el área de las flores de esta *Ipomoea*. Como se puede ver (Tabla 15), la segunda tasa de visitas, para otros visitantes diferentes a los murciélagos (casi todos diurnos), fue más alta (2.2) que la de otras especies diurnas de *Ipomoea*, en la que fue menor o igual a uno. Excepto en *I. quamoclit* en la que fue relativamente un poco mayor (3.60).

El polinizador principal de *I. ampullacea* es *Glossophaga sorisina* (Tabla 12), el cual fue varias veces capturado en las redes y los cuerpos de los murciélagos cargaban mucho polen de esta especie. A *Leptonycteris sanborni*, el otro murciélago visitante, sólo se le capturó una vez y tenía poco polen sobre el cuerpo. Se encontró más polen en el cuello y parte dorsal de los murciélagos colectados. La posición del estigma (exerto y por encima de las anteras), permite que los animales

sin interferencia hagan contacto con las partes reproductivas, ya que su entrada a la flor era muy rápida y no se apoyaban sobre éstas ni revoloteaban frente a ellas. No se observaron daños en anteras y estigma después del forrajeo. Según McDonald (1991), los murciélagos no son polinizadores comunes de Ipomoea, pero que, sin embargo, dependen del género en el suroeste de México durante la estación seca.

Los esfingidos visitaron raramente a I. ampullacea (Tabla 12). Los demás visitantes diurnos, avispas, abejas y mariposas, que visitan las flores que permanecen abiertas varias horas en la mañana (ver Fenología), lo hacen principalmente por los residuos de néctar, sin embargo, se observó a las avispas y abejas sobre las anteras. Ya que por la gran cantidad de néctar y polen que produce, en la mañana quedan restos que los visitantes anteriores aprovechan. En varios trabajos se ha sugerido que en noches de luna llena la actividad de los murciélagos desciende notablemente. Para probar si lo anterior ocurría con las visitas a esta especie, se colocó la red para capturar murciélagos en una noche de luna llena y se observó durante varias horas para ver si caían. El resultado fue negativo, pues no cayeron murciélagos y tampoco se escuchaba o veía actividad alrededor de las flores. Así que particularmente en estas noches, en las que está ausente el polinizador principal de I. ampullacea, los visitantes diurnos podrían ser importantes como polinizadores complementarios.

I. bracteata es una de las especies que presenta mayor cantidad de visitantes (Tabla 12). Es visitada por colibríes, abejas y mariposas. Esta especie constituye un recurso importante para los visitantes, ya que florece en la época seca, cuando la floración es escasa en la zona de estudio. Sus principales polinizadores son los colibríes. Estos presentan la mayor abundancia relativa interespecífica (50%) y también la mayor abundancia relativa total (4%), entre las 12 especies de Ipomoea estudiadas (Tabla 13). Además, éstos son los primeros visitantes del día en I. bracteata (Figura 9). Entre los colibríes se observó con mayor frecuencia a Amazilia rutilia (Tabla 12), que también fue el colibrí que la visita primero, visitando casi todas las flores de un manchón. Las partes del cuerpo de las aves que se observaron haciendo contacto con las partes reproductivas fueron principalmente la cabeza, el cuello y el pico, lo cual es favorecido porque el estigma y las anteras están exsertos en esta especie. Cynanthus latirostris y Chlorostilbon canivetii fueron las otras dos especies de colibríes observados visitando esta Ipomoea. Al primero se le observó principalmente temprano en la mañana, mientras que al segundo solamente por la tarde. En I. bracteata se observó poco polen en las anteras después de las 12:30. Estos visitantes también fueron

reportados por Arizmendi (1987) quién presenta resultados amplios al respecto.

Las abejas presentaron una abundancia relativa intraespecífica alta (75%) (Tabla 13). Las abejas visitaban varias flores de varias inflorescencias. Ceratina capitosa y Melitoma marginella, forrajearon polen y néctar; la primera hacía sus visitas muy rápido. Peponapis utahensis forrajearó solamente polen en grandes cantidades. Se observó más polen sobre la última y C. capitosa, principalmente en la parte dorsal y en las extremidades traseras de sus cuerpos. Sin embargo, la abeja que más frecuentó a I. bracteata fue Trigona fulviventris (Tabla 12). A ésta se le puede considerar más una robadora de néctar que una buena polinizadora, porque perfora la corola para forrajear néctar. A pesar de lo anterior, en varias ocasiones se la vio llegar por el limbo de la corola, rozar los órganos reproductivos (que están exertos) y luego deslizarse hasta la base; de hecho las extremidades traseras cargaban bastante polen de esta Ipomoea. Una Xilocoça sp1, visitó bastante a I. bracteata (Tabla 12), la cual robaba néctar perforando también la base de la corola. Sin embargo, al acomodarse para forrajear, dado su tamaño y a que doblaba la flor, se observó que con la parte final del abdomen rozaba los órganos reproductivos exertos. Las mariposas (Tabla 12) que visitaron a I. bracteata forrajearon néctar y en sus visitas no se observó contacto con los órganos reproductivos.

La última de las tres especies que requiere obligatoriamente vector para su polinización es I. trifida, que es la especie más visitada de las 12 Ipomoea. Como se puede ver en las Tablas 12 y 14, es visitada por diferentes taxa de polinizadores probables, sin embargo, sus principales polinizadores son las abejas, que presentan la abundancia relativa intraespecífica mayor (79%) y al mismo tiempo la mayor abundancia relativa total del género (31%) (Tabla 13). La mayoría de las abejas visitantes son de la familia Anthophoridae. Exceptuando a Trigona fulviventris que sólo forrajearó por néctar (pero hacía contacto con órganos reproductivos), las demás abejas forrajearon polen y néctar. Se observó más polen sobre los cuerpos (principalmente la región dorsal y las extremidades traseras) de Partamona bilineata, Ceratina capitosa, Melitoma marginella y Augochlora sp. Estas especies fueron además las más abundantes (Tabla 12), además de Ancylloscelis whelleri, la especie que permanecía menos tiempo en las flores, con relación al que duraban las otras abejas. Estas especies visitaron más flores de los manchones observados (40 - 60%), más que las otras especies que aparecen en la Tabla 12. También se observó una especie de Xilocoça (Tabla 12), pero esta especie robó néctar perforando la corola y nunca se detectó ningún acercamiento a los órganos reproductivos.

Las avispas Capsomeris limosa (la más abundante) y Polybia occidentalis, forrajearon néctar, aunque de manera indirecta (más accidental) en sus visitas rozaron algunas veces las anteras y el estigma. Al observarlas al esteroscopio sus cuerpos portaban algunos granos de polen de esta Ipomoea. La tercera avispa ("la guerra"), iba en busca de insectos, pero no rozó los órganos reproductivos en sus visitas.

Mariposas de cuatro especies de la familia Hesperidae y dos especies de la familia Pieridae visitaron a I. trifida por néctar. Los miembros de la primera familia eran más pequeños, pudiendo penetrar en el interior de la corola. Sin embargo, no se observó que al libar hubiera un contacto definido entre sus cuerpos y las anteras y/o el estigma, sólo tangencialmente con la proboscis y la cabeza. Individuos de Ascia josephina josepha fueron más abundantes (Tabla 12).

El colibrí Cynanthus latirostris visitó a I. trifida y aunque sus visitas no fueron muy frecuentes, llegaba muy temprano en la mañana, antes que otros visitantes (Figura 9), cuando las flores tenían mucho polen. Puede ser un polinizador complementario importante para I. trifida, además de un dispersor de polen a grandes distancias. Como también podrían serlo las mariposas (aunque a menores distancias) en sus contactos casuales con las anteras.

Ipomoea pedicellaris es la especie autocompatible más visitada, presenta altos datos de RiTx=3; RiEs=8; AbA=266. Es visitada principalmente por abejas (Abundancia relativa intraespecífica = 87%). Después de I. trifida, es la otra Ipomoea más visitada por abejas (Abundancia relativa interespecífica = 33%) (Tabla 13). De las cuatro especies de abejas que la visitan, la más abundante fue Melitoma marginella, aunque las otras tres también la visitaron frecuentemente (Tabla 12). Todas forrajearon néctar y polen, e hicieron contacto con anteras y estigma. M. marginella y C. inermis portaban mucho polen de esta especie en la región dorsal y en las extremidades traseras, se observó además que se tomaban más tiempo por flor y rozaban lentamente los órganos reproductivos.

El colibrí Amazilia rutilia visitó flores de I. pedicellaris después del medio día (Figura 9), cuando la mayoría de las abejas y mariposas ya la habían visitado haciendo que a esta hora la cantidad de polen fuera mínima. Además, lo anterior se observó directamente en la cantidad de polen en las anteras, la cual era muy poca. Las mariposas visitantes eran relativamente chicas en comparación al tamaño de la corola (Figura 3) y al realizar la visita penetraban en el interior de la corola, lo que favorecía el contacto con los órganos reproductivos, los cuales están bastante insertos.

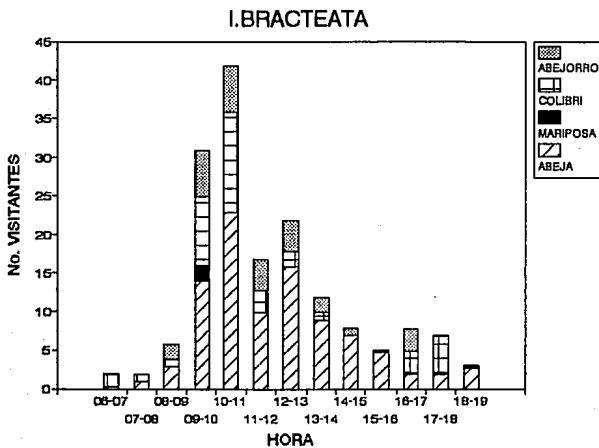
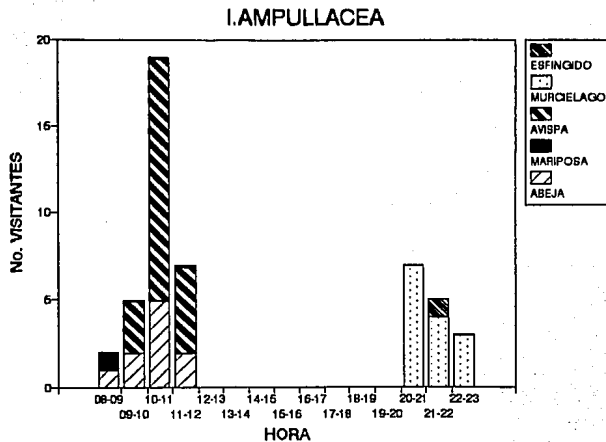
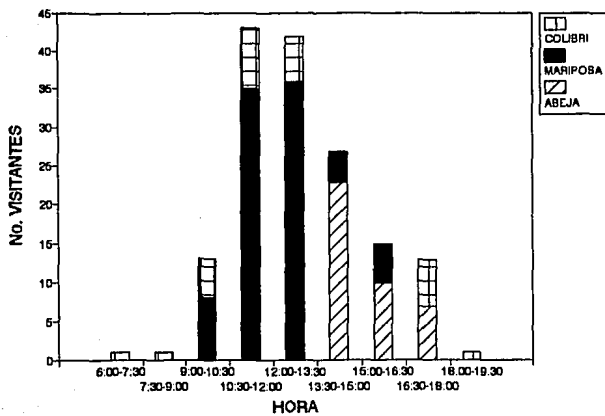


FIGURA 9. Distribución de los polinizadores durante el día para las seis especies de *Ipomoea* más visitadas.

I. HEDERIFOLIA



I. PEDICELLARIS

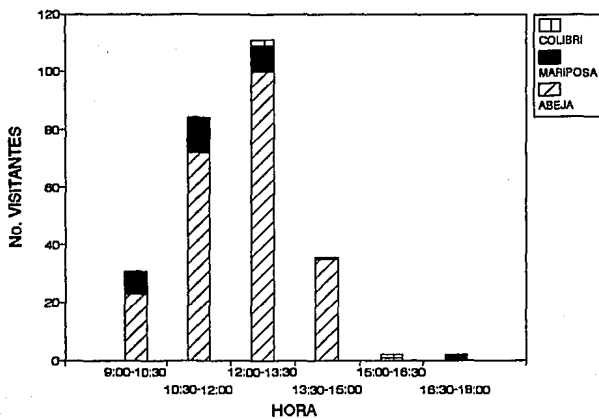


FIGURA 9. Continuación.

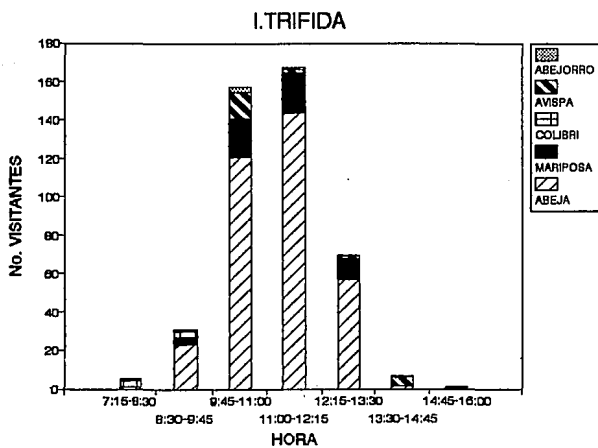
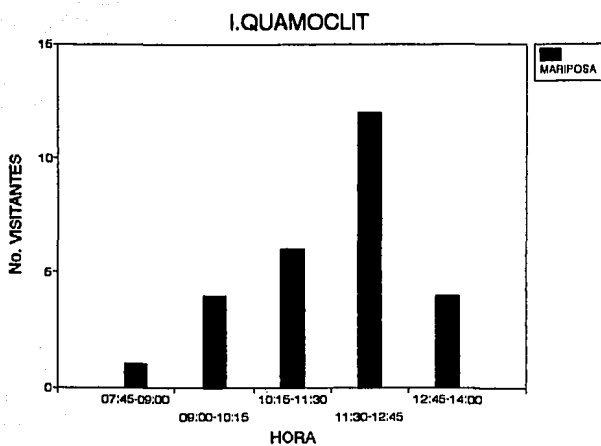


FIGURA 9. Continuación.

I. hederifolia es una de las especies más visitadas (Tabla 14), presenta una abundancia absoluta alta (117), así como la riqueza de taxa (2) y la específica (7) (Tabla 12). Es visitada principalmente por mariposas (Abundancia relativa intraespecífica = 76%) y, a su vez, es la especie más visitada por mariposas entre las 12 *Ipomoea* (Abundancia relativa interespecífica = 41%). Principalmente la visitaron dos especies de la familia Pieridae, *Phoebis* aff. *sennae euhule* (L.) e *Itaballia viardi* Boisduval. Dos colibríes visitan a *I. hederifolia*, *Amazilia rutilia* y *Chlorostilbon canivetii*; el primero es el más abundante (Tabla 12). Se observó contacto con los órganos reproductivos, los cuales están exertos, principalmente con el pico y la cabeza de las aves. Según Opler (1983), esta especie es más polinizada por mariposas que por colibríes. Cruden et al. (1983) reporta que *I. hederifolia* requiere de la polinización de colibrí. La única abeja que visita a *I. hederifolia* es *Trigona fulviventris*, pero ésta perfora la base de la corola, así que es una robadora de néctar.

Los visitantes de *I. quamoclit* fueron más abundantes (ABA=27). Se observaron solamente mariposas, pero hay reportes sobre visitas por colibríes (Arizmendi 1987). La visitante principal fue *Phoebis* aff. *sennae euhule* (L.) (Tabla 12), que fue también la especie que más visitó a *I. hederifolia*. La mayoría de las visitas fueron entre las 11:30 y las 12:45 (Figura 9). Los órganos reproductivos de *I. quamoclit* están exertos y se observó a las mariposas rozarlos principalmente con su proboscis y cabeza.

La posición de los órganos reproductivos en *I. bracteata*, *I. hederifolia* e *I. quamoclit*, que es exerta, facilitando la polinización nototribica (deposición de polen sobre la parte dorsal de los polinizadores) por colibrí y, presumiblemente, decrecen la eficiencia de insectos como polinizadores (Spira 1980).

I. chamelana, *I. meyeri*, *I. triloba*, *I. nil*, *I. clavata* e *I. muricata*, estuvieron entre las especies raramente visitadas (Tabla 12), en las cuales los datos de riqueza de taxa y especies, como también de abundancia, fueron muy bajos (Tablas 13 y 14). A *I. meyeri* e *I. triloba* las visitaron unas pocas mariposas (Tabla 12).

I. nil, es una especie raramente visitada por especies consideradas como polinizadores; solamente tres individuos de dos especies de abejas y dos individuos pertenecientes a dos especies de mariposas la visitaron (Tabla 12). Las abejas visitantes penetraron hasta el fondo de la corola en busca de néctar y también se las observó forrajeando polen. Las mariposas no rozaron los órganos reproductivos. Es una especie que abre muy temprano en la madrugada (Figura 7) o sea,

que permanece varias horas abierta en la oscuridad (ya que el día aclara alrededor de las 07:00), pero no se observó tampoco ningún visitante nocturno.

I. muricata fue raramente visitada. Solamente se observaron dos esfingidos, aparentemente de la misma especie (no colectados), los cuales realizaron visitas cortas y no se pudo observar claramente su comportamiento de forrajeo, pues la luz de la lámpara los espantó. Posiblemente se haya dado el contacto entre los órganos reproductivos y la proboscis y cabeza de los esfingidos, dada la posición de los órganos reproductivos (ver Figura 3, Tabla 2), lo que favorece la probabilidad del contacto. Quizá no se observaron más visitas por las dificultades de realizar las observaciones con lámpara, dada la alta sensibilidad a la luz que presentaron los esfingidos. McDonald (1991) reporta síndrome de polinización por palomillas en la serie *Calonecytion*, a la cual pertenece esta especie.

Durante las horas de observación solamente se vió llegar una abeja a *I. clavata*, que en su visita forrajó polen e hizo contacto claramente con los órganos reproductivos. Del resto solamente unos visitantes que se consideraron totalmente parásitos, como se verá más adelante.

Como se puede ver, se encuentran especies de *Ipomoea* muy visitadas y otras raramente visitadas. Aunque no se hicieron pruebas de efectividad de los diferentes visitantes como polinizadores, con algunos datos de la abundancia, hora de visitas, tasa de visitas y comportamiento de forrajeo se trató de dar una aproximación de por lo menos cuales pudieran estar contribuyendo más con este evento. Lo anterior es muy importante, porque los intentos que se han realizado para comparar la contribución relativa de los distintos visitantes florales que se considera tienen alguna relación con la polinización sobre el éxito reproductivo de una planta compartida, han demostrado que los polinizadores difieren considerablemente en efectividad y, a su vez, presumiblemente en la fuerza de selección que ellos ejercen sobre la morfología floral, tales como el tamaño y la forma (Schemske y Horvitz 1984; Galen *et al.* 1987). Tales circunstancias pueden proveer un camino para divergencia y especiación en las plantas con flor (Galen *et al.* 1987). Cuando una planta recibe muchos visitantes de diferentes taxa, esta situación en algunas ocasiones puede ser ventajosa, pues bien sabido es que se ha relacionado en muchos casos la intensidad de la polinización con el incremento en el número de las semillas; sin embargo, puede que sea desventajoso en cuanto que puede darse bloqueo de la superficie estigmática en las visitas indiscriminadas (Waser 1978).

Según Austin (1977) y McDonald (1987b, 1991) la mayoría de las *Ipomoea* son polinizadas por una variedad de abejas, desarrollándose una evolución convergentemente a partir de esta

polinización presumiblemente primitiva, de un síndrome de polinización por colibríes. Aproximadamente 40 especies de Ipomoea del Nuevo Mundo, han evolucionado este síndrome floral (ver Morfología y Recompensas florales), principalmente en grupos tales como la sección Quamoelit (I. hederifolia e I. quamoelit) y la serie Exogonium (I. bracteata).

Las abejas polinizadoras corresponden principalmente a los géneros Melitoma, Ancylocelis, Ceratina, Augochlora, Caenaugochlora y Partamona, los cuales han sido reportados también en otros estudios con Ipomoea (Bullock et al. 1987; Devall y Thien 1989; McDonald 1991). Hay otros reportes de especies de Ipomoea visitadas por mariposas (Brown y Clegg 1984; Devall y Thien 1989; Ennos y Clegg 1983). Los visitantes que llegan a las especies de Ipomoea raramente visitadas o en las que se observaron pocos visitantes, pueden estar contribuyendo con la dispersión de polen y con la variabilidad genética de la especie.

Lo anterior es muy importante, porque los intentos que se han realizado para comparar la contribución relativa de los distintos visitantes florales que se considera tienen alguna relación con la polinización sobre el éxito reproductivo de una planta compartida, han demostrado que los polinizadores difieren considerablemente en efectividad y, a su vez, presumiblemente en la fuerza de selección que ellos ejercen sobre la morfología floral, tales como el tamaño y la forma (Schemske y Horvitz 1984; Galen et al. 1987). Tales circunstancias pueden proveer un camino para divergencia y especiación en las plantas con flor (Galen et al. 1987).

Los resultados de la evaluación del índice de traslapamiento de nicho, para el ensamble de Ipomoea, empleando las abundancias absolutas de todas las especies de polinizadores, presentó un traslapamiento general ($GO = 0.405$) el cual no fue significativo ($p > 0.05$). Lo que sugiere que no hay traslapamiento completo de las especies de Ipomoea por la utilización de polinizadores. El traslapamiento específico (SO), obtenido comparando cada par de especies de Ipomoea, se presenta en el Apéndice D, en donde se pueden observar cuales pares de especies presentan traslapamiento. Este análisis de traslapamiento de nicho utilizando el índice de Petraitis (1979), tendió a traslapar aquellas especies que no presentaron visitantes. O sea, pesó más el traslapamiento entre especies con cero (o casi cero) polinizadores. Por lo tanto, se puede decir que más que concluir a través de este análisis, permite ver que a nivel general, del ensamble de Ipomoea el traslapamiento por el uso del recurso polinizador no es significativo y que realmente el traslapamiento entre pares de especies por polinizadores es poco, ya que fueron relativamente pocas las especies muy visitadas.

7.2. Visitantes Florales Parásitos u Otros.

Como se mencionó al principio de la sección de visitantes, éstos fueron separados en dos categorías: los polinizadores, descritos anteriormente, y los visitantes cuya interacción no implica polinización. La mayoría de los eventos relacionados con la polinización son acompañados por una serie de robadores de néctar, que pueden ser abejorros, mariposas, avispas, moscas, etc. (Galén et al. 1987).

Entre los visitantes descritos como polinizadores probables, se consideraron algunos como Trigona fulviventris y Xilocopa spp., aunque se las observó principalmente como robadores de néctar por rompimiento externo en la base de la corola. La razón por la que permanecieron en esta categoría es porque en otras especies de Ipomoea estudiadas se las observó como polinizadores complementarios. Las especies de Xilocopa han sido consideradas principalmente como parásitas, robando néctar a través de perforaciones que realizan en el tubo de la corola (McDonald 1991; Simpson y Neff 1983), como también fueron observadas en este estudio cuando hacían visitas a I. trifida y a I. bracteata. Sin embargo, también se han reportado como polinizadores importantes de I. pes-caprae (Devall y Thien 1989). En el caso de I. bracteata, que presenta brácteas, éstas pueden estar jugando los dos papeles que menciona McDonald (1987), en cuanto a que sirven para defender el néctar del robo de Xilocopa, para lo cual habría que demostrar si robarían más flores sin las brácteas, o también pueden estar jugando un papel como atrayentes para aves polinizadores.

Se consideraron como parásitos del género Ipomoea, a los "panchos" principalmente, y a los "trips" (Thysanoptera), dado que esta era su interacción con varias especies de las estudiadas. Los "panchos", (Coleóptera: Meloidae), que frecuentaron en gran cantidad a I. nil (AbA = 72); también se observaron sobre I. pedicellaris (AbA = 30), I. trifida (AbA = 24) y en menor cantidad sobre I. meyeri (AbA = 8) e I. triloba (AbA = 4). O sea que parasitaron al 42% de las especies estudiadas. Estos individuos son florívoros, podían comerse toda la corola; además, su excremento quemaba los tejidos vegetales (incluso el humano). Los daños fueron muy grandes principalmente en I. nil, donde devoraron completamente el 80% de las flores observadas. En I. pedicellaris hubo florivoría en un 60% de las flores observadas y un 30% sufrió daño al estigma. En I. trifida fue de un 50% la florivoría y un 30% el daño al estigma. En las otras especies el daño al estigma fue del 10% y la florivoría baja. En los casos en que hubo contacto entre el cuerpo de los "panchos" y el estigma y/o anteras, éstos quedaron destruidos. Los "panchos" llegan a estas flores aproximadamente a las 11:00 horas, excepto en I. nil, entre 08:00 y 09:00. Habría que hacer

estudios sobre adecuación de las plantas para evaluar en términos de eficacia reproductiva y costo energético la influencia de éstos sobre la reproducción de estas *Ipomoea*. Varios tejidos florales de diversas especies de plantas han servido como recompensa para animales, bajo la restricción que en la visita no causen daño a las partes reproductivas, como el ovario, las anteras y el estigma (Simpson y Neff 1983); sin embargo, como vemos éste no ha sido el caso. Varias especies del género *Ipomoea* son plagas para cultivos agrícolas, como la soya, el sorgo, el algodón. Posiblemente estos escarabajos podrían ser un útil método de control biológico. Devall y Thien (1989) reportan también herbivoría sobre partes florales de *I. pes-caprae*, por escarabajos, orugas y saltamontes.

Los "trips" (Thysanoptera) fueron robadores de néctar. Son visitantes aprovechados, de tamaño chico (<30 mm) y se observaron siempre ubicados en la base de la corola, en la zona de los nectarios florales y en ningún caso y en ninguna de las especies en donde se observaron, hubo contacto con los órganos reproductivos. Se observaron principalmente en *I. ampullacea* en horas de la mañana solamente (AbA=118), en *I. clavata* (AbA=49), *I. pedicellaris* (AbA=5) y en *I. nil* (AbA=3).

Una mosca (un individuo) de la familia Acroselidae visitó a *I. nil* pero tampoco rozó el estigma o las anteras. Otros dípteros (Tabla 11) visitaron a *I. chamelana* (AbA=32); aparentemente la visitaron por néctar porque se situaban en la zona de los nectarios florales, aunque la producción de néctar en las flores evaluadas fue cero (Tabla 8). No se observó que hicieran contacto con los órganos reproductivos en sus visitas.

Varias especies de hormigas (Hymenoptera) se observaron sobre las flores o cerca de las flores en varias especies del género (Tabla 12). Aunque se "paseaban" por el pedúnculo y la corola y algunas especies de hormigas robaron néctar de algunas *Ipomoea*, no se observó tampoco roce con los órganos reproductivos. También se observaron algunos individuos al esteroscopio y no se les observó polen. Se observaron hormigas sobre el 50% de las *Ipomoea* estudiadas. Principalmente se observaron sobre *I. pedicellaris* (AbA=83) y en este caso fueron robadoras de néctar que llegaban a las flores después de las 15:00 horas. En *I. nil* (AbA=41), *I. trifida* (AbA=40), *I. bracteata* (AbA=15), *I. quamoclit* (AbA=13) e *I. muricata* (AbA=12), lo único que se observó es que recorrían el pedúnculo de la flor y parte de la corola, pero no se pudo detallar más en sus visitas. Sin embargo, hay estudios que evidencian la presencia de nectarios extraflorales en las *Ipomoea* (ver Recompensas Florales). Hay varios reportes de hormigas visitando las *Ipomoea* tanto

a los nectarios extraflorales, como también forrajeando los florales (Keeler 1977; Opler 1983; Devall y Thien 1989) y que con estas visitas sirven de protección de las partes florales del daño de los herbívoros (Devall y Thien 1989). Los nectarios extraflorales no asisten en la polinización, sino que atraen hormigas "amantes del azúcar" y éstas atacan y depredan a otros insectos que aterrizan sobre las plantas huéspedes. Algunas plantas cambian alimento por defensa de las hormigas; además de los azúcares que pueden contener estos néctares, también presentan cantidades pequeñas de aminoácidos libres (Keeler 1989). El néctar producido por estas estructuras, puede jugar un papel importante no solo en la nutrición del insecto, sino también en su balance hídrico (Rico-Gray 1989). La protección de hormigas es mucho más general que muchas de los bien conocidos mutualismos simbióticos sugeridos (Howe y Westley 1988; keeler 1989). En este estudio habría que detallar en las observaciones para poder discutir al respecto. Algunas de las avispas (Polystes sp.) que se observaron visitar a las flores pudieran estar buscando larvas de insectos.

8. Relación entre las Características Reproductivas.

8.1. Correlaciones entre las Características Reproductivas.

En la Tabla 16 se presentan los promedios de 18 características reproductivas evaluadas en las 12 Ipomoea estudiadas. Algunas de estas presentaron correlaciones altamente significativas ($p < 0.05$) (Apéndice A), las cuales se presentan a continuación. No se mencionan algunas de las correlaciones entre las variables que ya se habían mencionado en las secciones anteriores.

El volumen de néctar inicial (VNI) y el volumen de néctar acumulado (VNA) están alta y positivamente correlacionados con la longitud del estilo (LonE), con la separación entre el estilo y el filamento mayor (E-F1), con el número de granos de polen (NGP); y el VNI se correlaciona también con el filamento menor (Fil 5). En I. wolcottiana no se encontró correlación significativa entre volumen de néctar y longitud del estilo y filamento mayor. Además no se relacionó la producción de néctar claramente con producción de frutos a partir de polinizaciones cruzadas (Bullock *et al.* 1987).

El número de granos de polen (NGP) está alta y positivamente correlacionado, además del volumen de néctar, con el tamaño de la corola: el diámetro (DiaC), la longitud (LonC) y el diámetro del tubo (DiaT); también está correlacionado con E-F1. Lo anterior es importante en tanto que se ha encontrado que la remoción de polen está relacionada con la morfología floral (Campbell 1989); en particular en I. trichocarpa, flores con abundante polen y estambres largos

experimentaron mayor tasa de remoción (Murcia 1990).

Así que E-F1 está alta y positivamente correlacionado con las recompensas florales, cantidad de néctar y granos de polen. El índice de autocompatibilidad (IAC) presentó correlación negativa significativa, con la riqueza de taxa (RiTx); o sea que a medida que tiende a la autoincompatibilidad o xenogamia (más cercano a cero), mayor el número de taxas visitantes.

La cantidad de polen (NGP) se correlacionó con el tamaño de la corola positivamente. Lo anterior es interesante en tanto que corolas más grandes fueron las que presentaron más NGP. Una cantidad media presentada en *I. trifida* cuya corola se acerca un poco a un tamaño mediano y en *I. bracteata* que es chica.

Es interesante que exista correlación entre E-F1 y las recompensas florales y que además éstas se encuentren correlacionadas entre sí. No se encontró correlación entre la variable (E-F1) y las variables de visitantes como son riqueza de taxa (RiTx), riqueza de especies (RiEs) y abundancia absoluta (AbA).

No se encontró correlación significativa entre E-F1 y el IAC. Producción de semillas a partir de autogamia en *I. purpurea* fue negativamente correlacionado con distancia antera-estigma (Ennos 1981). En *I. wolcottiana* la diferencia estilo filamento no se encontró entre árboles que fueran fértiles o en aquellos que tuvieran barreras para polinización cruzada (Bullock et al. 1987).

A pesar de que no existe una correlación significativa entre E-F1 y el IAC, se puede ver los siguiente. *I. ampullacea* que presenta una E-F1 mayor y positiva, es una especie autoincompatible, e *I. bracteata* en la que se presenta un E-F1 un poco alto (aunque menor que en la especie anterior) es también una especie autoincompatible (Tabla 16). Además *I. bracteata* e *I. ampullacea* estuvieron entre las especies que presentaron mayores RiTx, RiEs y AbA. Aunque *I. clavata*, que es una especie que presenta también separación (E-F1) positiva y alta, no tiene casi registros de polinizadores. También se puede ver en *I. trifida* una E-F1 mayor negativa (o sea estambre por encima de estigma), que es una especie autoincompatible y una de las visitadas por más polinizadores (Tabla 16).

El NGP no estuvo correlacionado con cantidad de polinizadores (Apéndice A). Sin embargo es interesante relacionar la cantidad de granos de polen con el tipo de polinizador. Así por ejemplo, se encuentran los NGP más altos (Tabla 16) en *I. ampullacea* que es polinizada principalmente por murciélagos, en *I. bracteata* cuyo principal polinizador son los colibríes, en *I. pedicellaris*, *I. trifida* que son también visitadas por colibríes. Esto coincide con la correlación entre polen y néctar, pues

Tabla 16. Promedios de 18 características reproductivas evaluadas en las 12 especies de Ipomoea estudiadas.

	FENOLOGIA (horas)			MORFOLOGIA (mm)									RECOMPENSA FLORAL				POLINIZADORES PROBABLES		
	TA	TC	DP	DiaC	LonC	AltC	DiaT	LonE	Fill	Fils	E-F1	SISTEMA GENETIC O			RiTx	RiEs	AbA		
												IAC	VNI	VNA				NGP	
AMP	20.5	5.5	12.0	83.7	89.2	59.9	14.8	80.3	66.4	64.3	13.9	0	39.6	218	2413	4	6	47	
BRA	3.0	21.0	18.0	12.1	38.3	35.0	3.0	42.0	41.3	39.8	0.7	0	7.4	27.6	406	3	9	165	
CHA	8.0	13.0	5.0	19.6	22.4	16.0	4.4	10.0	10.8	8.0	-0.8	1.71	0	0	108	1	2	5	
CLA	5.0	9.0	4.0	77.2	86.6	56.7	10.8	46.3	43.5	31.7	2.8	0.85	0.2	1.5	1173	1	1	3	
HED	3.5	12.5	9.0	22.9	40.3	31.1	3.0	41.5	41.8	37.9	-0.3	0.98	0.7	4.3	116	2	7	117	
MEY	5.5	12.0	6.5	24.0	29.9	22.2	5.2	15.8	17.1	14.3	-1.3	1.28	0.3	0.2	98	1	2	2	
MUR	7.5	1.5	8.0	45.7	61.9	44.1	8.8	42.1	43.9	40.1	-1.8	0.82	2.8	4.3	135	1	1	2	
NIL	3.5	11.0	7.5	52.0	67.1	49.4	9.8	41.7	42.8	29.7	-1.1	0.98	0.4	1.4	125	1	2	3	
PED	6.5	17.5	11.0	63.4	72.0	54.2	10.3	27.7	28.6	18.6	-0.9	0.64	2.4	7.9	1291	3	8	266	
QUA	7.0	14.0	7.0	21.1	35.0	26.5	3.7	32.0	32.8	27.9	-0.8	1.30	2.3	0.6	70	1	4	27	
TRF	7.0	13.5	6.5	36.0	37.0	26.6	7.8	16.5	18.1	10.6	-1.6	0.21	0.3	4.4	636	4	18	407	
TRL	5.5	10.5	5.0	19.4	23.9	17.7	5.5	15.9	17.0	14.2	-1.1	0.99	0.4	0.4	142	1	3	5	

TA= tiempo de antesis; TC= tiempo de cierre; DP= duración promedio. DiaC= diametro corola; LonC= longitud corola; AltC= altura corola; DiaT= diametro tubo corola; LonE= longitud estilo; Fill= filamento mayor; Fils= filamento menor; E-F1= estilo menos filamento mayor.
IAC= indice de autocompatibilidad. VNI= volumen nectar inicial; VNA= volumen nectar acumulado. RiTx= riqueza taxas; RiEs= riqueza especies; AbA= abundancia absoluta.

animales polinizadores más grandes, como los murciélagos y los colibríes, también consumen mayores cantidades de néctar (visitaron las flores de las especies que produjeron más néctar). Sin embargo, *I. hederifolia* es una especie polinizada también por colibríes, pero no produce tanto polen como las anteriores. Asimismo, según Arizmendi (1987), *I. quamoclit* es visitada por colibríes y también la producción de polen para esta especie es poca (Tabla 16).

Spira (1980), en su trabajo con el género *Trichostema*, encuentra que las especies xenógamas tienen significativamente mayores diámetros florales, volúmenes de néctar y proporción polen-óvulos, que las especies autógamas. Selección para producir flores con grandes cantidades de néctar puede ser relajada en las especies más autógamas (Cruden 1977; Solbrig 1979; Spira 1980).

8.2. Ordenación de las Especies en Función de las Características Reproductivas.

Para conocer cuáles de las características reproductivas son más importantes o influyen más en la organización del ensamble conformado por las 12 *Inomoea*, se realizaron dos análisis de componentes principales con los promedios de las características reproductivas de la Tabla 16. En uno de ellos la computación se basó en la matriz de covarianza y el otro en la matriz de correlaciones. Aunque en el ACP por covarianza, los dos primeros componentes explican el 99% (el primero explica el 96.5%) de la variación acumulada, la ordenación de las especies está hecha sólo en función de la cantidad de granos de polen (NGP). Mientras que en el ACP por matriz de correlaciones, las puntuaciones obtenidas en los dos primeros componentes explican juntos el 75% de la variación acumulada (el primero explica el 54 %), permitiendo explicar con base en más variables la variación en el género y la ordenación de las especies. Por lo tanto, se prefiere el ACP por matriz de correlaciones cuyas puntuaciones para los dos primeros componentes son las siguientes:

Componente I: 0.30 LonE +0.29 E-F1 +0.28 VNI +0.28 VNA +0.28 NGP +0.28 Fil1 +0.27 Fil5 +0.27 LonC +0.27 AltC +0.26 DiaC +0.26 DiaT -0.22 IAC +0.22 HA +0.18 RiTx +0.14 AD -0.13 HC +0.02 RiEs +0.01 AbA

Componente II: +0.47 RiEs +0.46 AbA +0.41 RiTx +0.36 HC -0.32 IAC +0.30 AD -0.13 HA -0.12 DiaC -0.11 LonC -0.10 DiaT +0.08 NGP -0.07 Fil1 -0.06 LonE -0.06 AltC -0.05 Fil5

+0.03 VNI +0.03 VNA -0.02 E-F1

Como se puede ver en el Componente I, que explica el 54% de la ordenación entre las especies, casi todas las variables están contribuyendo en la ordenación. En menor grado las variables de la fenología y muy poco las variables de los visitantes. Las que más pesan en esta discriminación son las variables de la morfología, el volumen de néctar y la cantidad de polen. De la morfología pesan un poco más LonE, E-F1 y los filamentos.

El Componente II explica el 21% y discrimina en función de menos variables. En éste pesan más los visitantes (RiEs, AbA y RiTx), el sistema genético (IAC) y la fenología (principalmente HC y AD).

La morfología contribuye de manera importante en la ordenación de las especies estudiadas del género Ipomoea (o del ensamble). Para mayor detalle de la ordenación en función de la morfología revisar el el ACP realizado sólo para estas variables (Ver sección Morfología).

Las 12 especies tienden a agruparse en cuatro cúmulos (Figura 10). Estos son: El cúmulo I, integrado por I. chamelana, I. triloba, I. meyeri e I. quamoclit. El cúmulo II, integrado por I. nil, I. muricata e I. clavata. El cúmulo III, constituido por I. hederifolia, I. pedicellaris, I. bracteata e I. trifida. En el cúmulo IV solamente se encuentra I. ampullacea.

Las especies más parecidas, o sea que se asemejan en más características reproductivas, son I. meyeri, I. triloba, I. chamelana e I. quamoclit (Figura 10). Entre éstas, se presenta mucha similitud entre I. meyeri e I. triloba (se traslapan casi totalmente). Estas cuatro especies son las que presentan las corolas más chicas, menor producción de néctar y polen. I. chamelana se aleja un poco en ambos componentes: más hacia la izquierda, porque tiene la corola más chica entre las 12 especies, y además los órganos reproductivos tienen las longitudes más pequeñas de todos. Además no produce néctar y el IAC es el más alto (1.71). A su vez, I. quamoclit, se aleja hacia la derecha (hacia el centro de la Figura 10) porque presenta corola un poco más grande que las anteriores (aunque el diámetro del tubo (DiaT) es más estrecho), la longitud de los órganos reproductivos es bastante más larga y, también produce más néctar; y un poco hacia arriba en el componente II, porque presenta más visitantes.

Separadas del cúmulo primero, principalmente por el componente I, aparecen I. nil, I. muricata e I. clavata. Estas se parecen en el tamaño de la corola, aunque I. clavata presenta la corola un poco más grande; el tamaño del estilo (LonE) y del filamento mayor (Fil1), son bastante

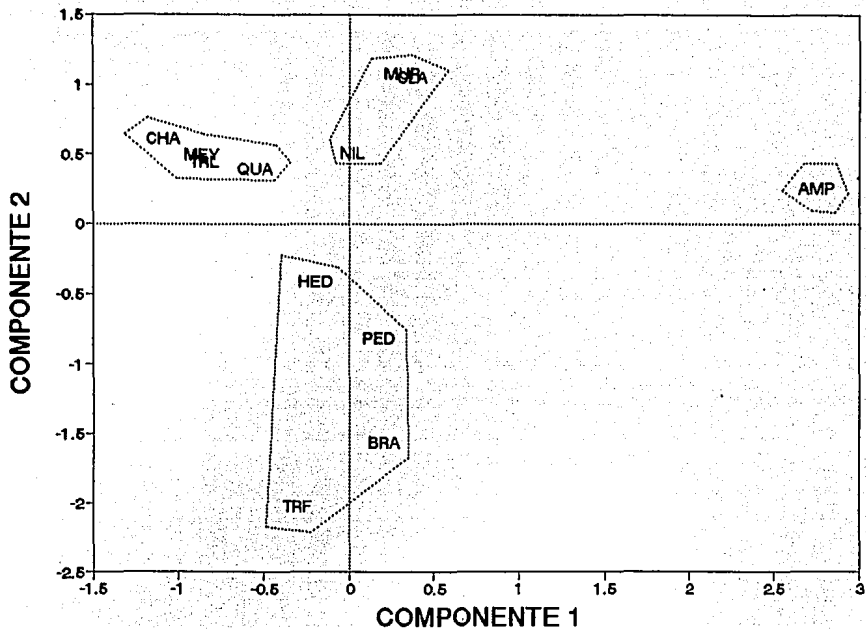


FIGURA 10. Análisis de componentes principales basado en la matriz de correlaciones, con 18 características reproductivas evaluadas para las 12 especies de *Ipomoea*.

similares; el IAC, es mayor en *I. nil*, pero *I. clavata* produce gran cantidad de polen, e *I. muricata* un poco más de néctar.

I. ampullacea, *I. clavata*, *I. nil* *I. pedicellaris* e *I. muricata*, presentan las corolas más grandes entre las *Ipomoea* estudiadas.

I. ampullacea, se aleja mucho de las demás especies, principalmente por su diferencia significativa ($P < 0.01$) en la producción de néctar y también de polen. Además porque presenta la corola más grande, como también los órganos reproductivos de mayor longitud, y la separación mayor entre el estigma y las anteras.

En el cúmulo III se encuentran las especies más visitadas y las que presentaron IAC más cercano a cero se encuentran más arriba. *I. ampullacea* no se encuentra en este cúmulo porque pesa más el componente I y en éste la morfología y la recompensa, características que la hacen diferir de las anteriores y, por lo tanto, estar separada. *I. hederifolia* e *I. trifida*, se separan en el componente I, principalmente en longitud de órganos reproductivos, en la cantidad de polen que es mayor en la última especie, pero se acercan en morfología y volúmen de néctar. El componente II es el que más las aleja, principalmente por el IAC (que en *I. trifida* es igual a cero), y en la abundancia y riqueza de visitantes. *I. pedicellaris* e *I. bracteata* presentan morfologías muy diferentes, pero se acercan en el componente I por el volúmen de néctar y la cantidad de polen; y el componente II las separa principalmente por el IAC, que para *I. bracteata* es igual a cero. Esta última especie, se encuentra bastante cerca de *I. trifida*. Ambas presentan corolas chicas, aunque los órganos reproductivos de *I. bracteata* están exertos a diferencia de *I. trifida* en la cual están insertos; producen, sin embargo, cantidades similares de polen, aunque la producción de néctar es significativamente ($p < 0.05$) mayor en *I. bracteata*. El componente II también las acerca por el IAC y las aleja un poco por los visitantes, pues *I. trifida* presenta mayor RiEs, RiTx y AbA (Tabla 16). *I. quamoclit* e *I. hederifolia* se acercan en morfología y se alejan un poco en recompensas; pero principalmente las separa en el componente II los visitantes que fueron mayores en la segunda especie (Tabla 15).

9. Discusión Final.

Debido a que no se hizo un control natural en las flores para determinar la cantidad de autogamia, saber si se requerían polinizadores para la producción de frutos, es impreciso utilizando sólo los resultados obtenidos de las pruebas de compatibilidad. Sin embargo, uniendo los resultados

de estas pruebas con los otros componentes del sistema de apareamiento que se evaluaron, se puede obtener una aproximación de los sistemas reproductivos entre las especies de Ipomoea estudiadas.

Entre las 12 especies simpátricas estudiadas existe un gradiente que va desde especies con autogamia predominantemente, hasta las xenógamas completamente. Entre las especies que se pueden considerar más autóгамas se encuentran: I. triloba (que presentó apomixis); I. chamelana, I. nil e I. meyeri. Especies que presentan autogamia, pero podrían tener un grado de alogamia o geitonogamia: I. muricata, I. quamoclit, I. hederifolia e I. pedicellaris. I. pedicellaris presenta un grado de alogamia o geitonogamia bastante alto. Lo anterior puede decirse también para I. hederifolia, aunque en menor grado. Las especies xenógamas completamente, fueron: I. ampullacea, I. bracteata e I. trifida. En I. clavata el caso es dudoso. Es una especie autocompatible, que también produce mayor cantidad de frutos por polinización cruzada que por autopolinización; es entre las 12 Ipomoea, la segunda que presenta una mayor diferencia positiva entre el estilo y el filamento mayor ($E-F1 = 2.8 \pm 3.0$), (el estigma está por encima de las anteras) y además es una de las tres especies que producen más cantidad de polen (1173 granos). Podría tratarse de una especie de "ingreso nuevo" al lugar.

La autogamia predominante es un sistema difundido entre las especies estudiadas. Sin embargo, en la mayoría de las especies la alogamia puede ser bastante posible. Aún en las especies autóгамas predominantemente hay posibilidad de alogamia-geitonogamia, gracias a los visitantes esporádicos que se observaron visitándolas. Las especies autocompatibles que presentan mucho polen y que presentan visitantes podrían estar actuando también como donadoras de polen. Posiblemente entre algunas especies autóгамas que reciben visitas casualmente, se está dando lugar a recombinación génica que puede estar contribuyendo a la alta variabilidad del género. I. chamelana es una especie de Ipomoea "nueva", encontrada en este lugar (por eso su nombre).

Según McDonald (1990) el sistema reproductivo que prevalece en el género Ipomoea es la alogamia, la cual es mantenida a través de dos vías: una por herkogamia (separación espacial de anteras y estigma), lo cual es una forma importante de promover intra y entrecruzamiento (Thomson y Stratton 1985), y otra por autoincompatibilidad (Martin 1970; Bullock et al. 1987; Devall y Thien 1989).

El nivel de adaptación para autogamia es muy variable entre las especies genéticamente autocompatibles (Ruiz y Arroyo 1978). Según Ennos (1981), en especies autocompatibles pequeñas variaciones en la morfología floral pueden causar diferencias muy altas en las tasas de

intracruzamiento o geitonogamia. Así, Ennos (1981) encuentra que al menos en especies autocompatibles, como *I. purpurea* e *I. hederacea*, el sistema de apareamiento o de reproducción es extremadamente flexible y que la tasa de entrecruzamiento no es debida al servicio recibido por los polinizadores sino a diferencias en su morfología floral. La separación estigma-antera afecta la cantidad de polen depositado en autopolinizaciones y polinizaciones abiertas, para entendimiento adaptativo del polimorfismo floral en todo el género *Ipomoea* (Sobrevila et al. 1989). En flores autocompatibles, cuando los órganos reproductivos o estigmas están exertos o hay separación entre ellos, es mayor el polen intracruzado y/o geitonógamo (Spira 1980; Brown y Clegg 1984; Sobrevila et al. 1989).

De acuerdo con Cruden (1977), la proporción polen-óvulos tiende a reflejar la eficiencia de la polinización. En las especies xenógamas el polen es transferido vía un vector y, consecuentemente, grandes cantidades pueden ser perdidas. Debido a que las especies más autóгамas transfieren el polen directamente a partir de las anteras al estigma, menos polen es gastado y, por lo tanto, pocos granos de polen por óvulo son necesarios para facilitar la polinización exitosa.

Según la proporción de polen a óvulos (P/O) de Cruden (1976, 1977), las especies de *Ipomoea* estudiadas caerían en los siguientes sistemas reproductivos. Especies con autogamia obligada: *I. chamelana* (P/O = 27), *I. hederifolia* (P/O = 29.1), *I. meyeri* (P/O = 24.4), *I. muricata* (P/O = 33.8), *I. nil* (P/O = 31.2), *I. quamoclit* (P/O = 17.6) e *I. triloba* (P/O = 35.4). Especies con autogamia facultativa: *I. bracteata* (P/O = 101.4) e *I. trifida* (P/O = 159.0). Autogamia o xenogamia facultativa: *I. clavata* (P/O = 293.2) e *I. pedicellaris* (P/O = 322.8). Xenogamia facultativa: *I. ampullacea* (P/O = 603.3). Lo anterior difiere con la delimitación sugerida en este estudio, principalmente debido a que la categorización según las P/O de Cruden (1976, 1977) son más rígidas y se basan solamente en dos características reproductivas.

En el presente estudio, se encontraron especies con flores chicas que fueron xenógamas y especies de corola grande que fueron autóгамas predominantemente. El volumen de néctar se encuentra relacionado con algunas características morfológicas, pero más que con el tamaño de la corola, éste parece estar relacionado con el tamaño y el tipo de polinizador. Como se ha mencionado anteriormente el volumen de néctar es mayor en las especies xenógamas que en las autóгамas predominantemente. Hay variación intraespecífica en los volúmenes de néctar de varias *Ipomoea* estudiadas; lo cual podría ser un mecanismo para inducir movimientos entre flores y

favorecer simultáneamente geitonogamia.

Spira (1980), en su trabajo con el género Trichostema, encuentra que las especies xenógamas tienen significativamente mayores diámetros florales, volúmenes de néctar y proporción polen-óvulos, que las especies xenógamas. Selección para producir flores con grandes cantidades de néctar puede ser relajada en las especies más autóгамas (Cruden 1977; Solbrig 1979; Spira 1980).

Las plantas tropicales según Gentry (1989) no pueden ser caracterizadas como evolutivamente conservadoras. Ellas no son necesariamente xenógamas uniformemente, con números altos y constantes de cromosomas, ni están ausentes de hibridización y abrumadas de especiación alopátrica. Más bien ellas han adoptado un extraordinariamente amplio y diverso orden de estrategias evolutivas, que probablemente incluyen todos los modos diferentes de especiación usados por las plantas de zonas templadas.

Se encontró correlación entre el sistema de compatibilidad con el ciclo de vida, anual o perenne, y con el tipo de tallo. Sin embargo, una de las especies autoincompatibles fue anual, aunque ésto no es extraño.

Las presiones evolutivas hacia anualismo podrían ser efectivas en el rompimiento de sistemas autoincompatibles, y ésto puede reflejarse en la correlación que se encuentra entre autofertilidad y el carácter de anualismo (Martin 1970; Bawa 1974). Evidentemente el rompimiento de la autoincompatibilidad se ha visto en varias especies de Ipomoea, y en especies de malezas tales cambios se han visto acompañados por reducción en el tamaño de la flor (Martin 1970). Entre las Ipomoea que se estudiaron hay presencia de homostilia, la cual puede ser explicada como un resultado de presiones selectivas conduciendo a sistemas autocompatibles (Spira 1980). Presiones de selección hacia anualismo (selección por humanos, malezas, oportunismo evolutivo) podrían también ser efectivos en romper sistemas autoincompatibles.

Sin embargo, un sistema reproductivo que promueva variabilidad genética, mientras mantiene la capacidad de autopolinización, es probablemente adaptativo en ambientes cambiantes donde los polinizadores puedan no estar siempre disponibles (Spira 1980). La autocompatibilidad variable encontrada entre las especies estudiadas del género, permite para una producción grande de semillas por autopolinización (autogamia), como también quizás el mantenimiento de heterocigocidad por polinización abierta (alogamia, geitonogamia); y xenogamia a través de sistemas de autoincompatibilidad. Para las plantas que no son autóгамas totalmente, apomícticas o que

presentan reproducción vegetativa, la actividad de los polinizadores es críticamente importante.

Las interacciones con animales de distintos gremios han llegado a tener una gran influencia sobre la evolución de los sistemas reproductivos (Janzen 1970). El impacto selectivo de los polinizadores sobre las plantas se puede ver reflejado en parte en la cantidad de néctar producido por las flores (Cruden *et al.* 1983). Los polinizadores pueden diferir en efectividad y, a su vez, presumiblemente, en la fuerza de selección que ellos ejercen sobre la morfología floral, tales como el tamaño y la forma (Schemske y Horvitz 1984; Galen *et al.* 1987). La morfología floral, la fenología y el flujo y la estructura génica de las poblaciones, puede ser explicada en parte por la conducta de forrajeo del polinizador. Tales circunstancias pueden proveer un camino para divergencia y especiación en las plantas con flor (Galen *et al.* 1987).

Ipomoea exhibe amplio espectro de especialización morfológica, y se ha encontrado en otros estudios que en algunas especies de Ipomoea los polinizadores discriminan entre morfos de diferentes colores (a nivel poblacional) y que la tasa de entrecruzamiento varió entre ellos (Brown y Clegg 1984).

En la naturaleza hay una heterogeneidad significativa entre diferentes órdenes de animales en cuanto a sus distancias medias de vuelo entre flores. La magnitud y direccionalidad del flujo de genes condicionan las posibilidades de diferenciación genética y microevolución en las poblaciones vegetales. En ocasiones los animales constituyen el agente mediante el cual actúan las fuerzas evolutivas mencionadas. O, por lo menos, pueden modificar el resultado de la acción de dichas fuerzas. El análisis de estos movimientos y, de cómo diferentes especies animales pueden generar con su comportamiento distintas distribuciones espaciales de genes, tiene importancia para entender la influencia de las relaciones mutualistas planta-animal, sobre la estructura genética y el potencial evolutivo de las poblaciones vegetales (C. M. Herrera 1987). Esto es bastante interesante en cuanto a que los visitantes observados sobre las especies de Ipomoea estudiadas, pertenecieron a varios órdenes y diferentes taxa dentro de éstos. En varios estudios se ha encontrado que el flujo génico parece depender más de la dispersión de polen que de la dispersión de semillas (Waser y Price 1983; C. M. Herrera 1987).

Pudiera ser que se estuvieran dando ambas alternativas (como agentes y como modificadores) y podrían ocurrir simultáneamente si se considerara la acción de gremios diferentes sobre alguna población de particular de plantas. Los herbívoros pueden por ejemplo estar también involucrados en la evolución de estos sistemas, sobre todo cuando son depredadores de estructuras

presentan reproducción vegetativa, la actividad de los polinizadores es críticamente importante.

Las interacciones con animales de distintos gremios han llegado a tener una gran influencia sobre la evolución de los sistemas reproductivos (Janzen 1970). El impacto selectivo de los polinizadores sobre las plantas se puede ver reflejado en parte en la cantidad de néctar producido por las flores (Cruden *et al.* 1983). Los polinizadores pueden diferir en efectividad y, a su vez, presumiblemente, en la fuerza de selección que ellos ejercen sobre la morfología floral, tales como el tamaño y la forma (Schemske y Horvitz 1984; Galen *et al.* 1987). La morfología floral, la fenología y el flujo y la estructura génica de las poblaciones, puede ser explicada en parte por la conducta de forrajeo del polinizador. Tales circunstancias pueden proveer un camino para divergencia y especiación en las plantas con flor (Galen *et al.* 1987).

Ipomoea exhibe amplio espectro de especialización morfológica, y se ha encontrado en otros estudios que en algunas especies de Ipomoea los polinizadores discriminan entre morfos de diferentes colores (a nivel poblacional) y que la tasa de entrecruzamiento varió entre ellos (Brown y Clegg 1984).

En la naturaleza hay una heterogeneidad significativa entre diferentes órdenes de animales en cuanto a sus distancias medias de vuelo entre flores. La magnitud y direccionalidad del flujo de genes condicionan las posibilidades de diferenciación genética y microevolución en las poblaciones vegetales. En ocasiones los animales constituyen el agente mediante el cual actúan las fuerzas evolutivas mencionadas. O, por lo menos, pueden modificar el resultado de la acción de dichas fuerzas. El análisis de estos movimientos y, de cómo diferentes especies animales pueden generar con su comportamiento distintas distribuciones espaciales de genes, tiene importancia para entender la influencia de las relaciones mutualistas planta-animal, sobre la estructura genética y el potencial evolutivo de las poblaciones vegetales (C. M. Herrera 1987). Esto es bastante interesante en cuanto a que los visitantes observados sobre las especies de Ipomoea estudiadas, pertenecieron a varios órdenes y diferentes taxa dentro de éstos. En varios estudios se ha encontrado que el flujo génico parece depender más de la dispersión de polen que de la dispersión de semillas (Waser y Price 1983; C. M. Herrera 1987).

Pudiera ser que se estuvieran dando ambas alternativas (como agentes y como modificadores) y podrían ocurrir simultáneamente si se considerara la acción de gremios diferentes sobre alguna población de particular de plantas. Los herbívoros pueden por ejemplo estar también involucrados en la evolución de estos sistemas, sobre todo cuando son depredadores de estructuras

reproductivas como lo fueron los "panchos".

En estudios realizados para encontrar la relación filogenética de *I. batatas* con otras especies de *Ipomoea*, en los cuales se ha experimentado con hibridización interespecífica, los resultados han sido poco satisfactorios. En general la hibridización experimental no ha sido exitosa en el género, excepto entre especies relacionadas estrechamente (Ting *et al.* 1957; Martin 1970). Las especies de *Ipomoea*, ya sean autocompatibles o autoincompatibles, parecen estar separadas por barreras muy fuertes que dependen en la mayoría de los casos en la prevención de germinación de polen. En los cruces en los cuales la germinación ocurre, la restricción en el tubo polínico está aparentemente asociada con esterilidad de ciertas especies poliploides, y no con los mecanismos de incompatibilidad. Presumiblemente *I. trifida* es una forma silvestre de *I. batatas* (Martin 1970).

En cuanto al tipo de dispersión de semillas, se ha discutido que la dispersión animal es la regla más para arbustos y árboles no muy altos y, dispersión por viento usualmente en plantas emergentes del dosel, entre ellas muchas lianas. Sin embargo, las semillas de las *Ipomoea* estudiadas no presentan características típicas de semillas anemócoras. Existen reportes de que roedores se alimentan con semillas de varias especies de *Ipomoea* (Ceballos 1988).

Se puede esperar que comunidades construidas azarosamente, tengan un mayor traslapamiento, que aquellas comunidades en las cuales la competencia ha actuado y se ha minimizado el traslapamiento (Pleasants 1983). Sin embargo, se ha encontrado debilidad en muchos de estos trabajos que han asumido patrones temporales regulares en la floración, ya que han tenido poco apoyo y sustento estadístico (Pleasants 1983; Wheelwright 1985). Lo anterior se puede aplicar al presente estudio, donde tampoco se realizó estadística para la fenología.

Especies de plantas con traslapamiento de la floración estacional puede reducir interferencia teniendo diferencias diurnas en el tiempo en que están abiertas las flores o presentación de polen y néctar (Pleasants 1983). Entre las especies estudiadas puede verse que entre las especies que presentan traslapamiento fenológico durante el año, tienen diferencias en la duración de sus flores abiertas durante el día. También hay especies nocturnas. En las *Ipomoea* cuya floración coincide en la misma época del año y son diurnas, cuyas flores se traslapan abiertas durante varias horas del día, se puede ver que hay alguna repartición del recurso polinizador en las horas del día. Algo curioso ocurre por ejemplo, en *I. bracteata*, *I. hederifolia* e *I. nil*, en las cuales las flores permanecen varias horas abiertas durante la noche, pero no se observaron visitantes durante estas horas.

Los efectos de competencia y de flujo potencial de genes a nivel interespecífico, pueden ser reducidos por segregación espacial (*I. pedicellaris*, *I. ampullacea*) y/o repartición del recurso polinizador durante el tiempo a través del día. Otra manera muy importante de reducir el traslapeamiento temporal y/o espacial, es presentando diferencias en la morfología floral, por ejemplo, en el tamaño de las flores, colores, etc., y así se reduciría la presión selectiva por algún desplazamiento en el período de floración (Opler *et al.* 1975).

Con respecto a la estructura general de los sistemas de polinización en los bosque secos, hay evidencias que indican que estas interacciones son organizadas principalmente sobre una base temporal, debido a que la alta estacionalidad climática presentada en los patrones, juega un papel significativo en esta organización (Frankie 1975).

El problema es lo que constituye realmente una evidencia aceptable para implicar a la competencia como la causa principal de los patrones fenológicos observados (Poole y Rathcke 1979). El factor lluvias parece ser determinante en la fenología de las *Ipomoea* estudiadas. La fenología de *I. wolcottiana* varía considerablemente y aparentemente es condicionada por el tiempo de lluvia (Bullock *et al.* 1987). Sin embargo, podría haber un desplazamiento de tipo competitivo principalmente en *I. bracteata* quien comparte algunos polinizadores con *I. trifida* e *I. pedicellaris* principalmente. Además la competencia por dispersores es poco probable que esté restringida a las interacciones dentro de un ensamble y deben tenerse en consideración los efectos que pueden hacer otras especies dentro de la comunidad global (Wheelwright 1985). Por ejemplo, las otras especies de *Ipomoea* que no fueron incluidas en este estudio, o especies emparentadas taxonómicamente dentro de la misma familia, como algunas especies del género *Merremia* y *Jaquemontia*, que crecen en el mismo lugar, y cuyas floraciones son considerables.

En *I. wolcottiana*, a pesar de la diversidad de visitantes, la mayoría de las abejas no realizaron contacto anteras-estigma; ellas remueven néctar considerablemente. Las *Xilocopa* y *Ceratina capitosa* polinizaron a esta especie. Aunque también fue visitada por esfingidos y la composición del néctar fue consistente con el néctar típico de éstos y, también, aunque no fueron observados, se ha encontrado polen en estómagos de *Glossophaga soricina* (Bullock *et al.* 1987). Por lo tanto, *I. wolcottiana* podría estar ejerciendo alguna presión competitiva en tanto que comparte algunos polinizadores con algunas especies estudiadas.

Plantas con floración secuencial pueden estar comprometidas en interacciones mutualistas. Ya que especies que florecen primero pueden beneficiar a las que florecen después en cuanto a que

pueden proveer un recurso para el mantenimiento de las poblaciones de polinizadores (crecimiento de abejas; territorialidad de colibríes) (Thomson 1983; Pleasants 1983).

En contraste a competencia a través de preferencia de polinizador, competencia a través de transferencia de polen interespecífico puede promover divergencia estable en características relacionadas a la polinización. Este último mecanismo es más común en la naturaleza y estar implicado en producir o mantener diferencias en caracteres florales entre especies de plantas simpátricas (Waser 1983).

Waser (1978) sugiere que la polinización heteroespecífica puede causar competencia for limitación de sitios estigmáticos y puede ser así una presión selectiva significativa en las angiospermas.

Sin embargo, lo que parece más relevante es la existencia de una alta divergencia en la morfología entre las especies estudiadas. De hecho, se ve por ACP que las variables morfológicas son bastante importantes en la ordenación del ensamble de Ipomoea. Además en la sección de visitantes puede verse que varias Ipomoea fueron visitadas por colibríes y éstos parecen ser importantes en especies como I. trifida e I. pedicellaris.

El índice de traslapamiento de nicho evaluado no presentó traslapamiento significativo a nivel general y aún fueron relativamente pocas las especies que se traslaparon entre sí en el uso del recurso polinizador. Lo anterior podría ser una evidencia de repartición del recurso entre aquellas que lo necesitan más.

Si flores de especies simpátricas que comparten polinizadores difieren en la colocación de sus estructuras sexuales, cada especie podría ser capaz de usar una parte del cuerpo del polinizador para la transferencia de polen y además se limitaría la efectividad del polinizador (Pleasants 1983; Waser 1983). Así habría una vía adicional en la cual se podría reducir transferencia de polen interespecífico y evolución para reducir al menos una forma de competencia. Martin (1970) expone que la variación en longitud de estambres puede ser solamente un mecanismo para asegurar una distribución adecuada de polen sobre los polinizadores visitantes. Sin embargo, en el presente estudio no se detalló suficientemente para confirmar que diferencias morfológicas correspondan a cambios en efectividad de polinizadores.

El tamaño del diámetro del tubo de la corola se ha relacionado al tipo de polinizadores. Corolas con tubos estrechos son principalmente visitadas por visitantes con largas proboscis, como mariposas, colibríes, mariposas nocturnas y abejas grandes. Este tipo de corolas excluye a otros

visitantes. Mientras que corolas abiertas permiten un mayor número de visitantes (Opler et al. 1975).

Aunque la clasificación de las especies de acuerdo a los síndromes de polinización podría en muchos casos exagerar la especialización (Waser 1983).

Sin embargo, la diversidad en colores y morfología de las flores dentro de comunidades, generalmente reflejan diversidad entre visitantes florales y en las vías en que las plantas usan a los visitantes para transferir el polen. Aunque es difícil demostrar a través de un estudio de una comunidad o de unas cuantas especies, como en el presente estudio, que la competencia por polinizadores en alguna forma promueva o mantenga la diversidad floral.

La ocurrencia en muchas especies autofértiles de características florales que exhiben atracción para polinizadores es una evidencia indirecta de una posible evolución a partir de ancestros que presentaron entrecruzamiento. Producción de néctar y gama de colores sugieren en varias especies de Ipomoea ancestros que pudieron ser formas que presentaron entrecruzamiento, ya sea a partir de las mismas especies o especies estrechamente relacionadas (Ennos 1981; Stucky 1984). Información respecto a variación geográfica en los sistemas de polinización de estas especies podrían indicar áreas donde estas especies están mejor ligadas a los polinizadores y al entrecruzamiento.

Varias de las hipótesis para explicar evolución de autogamia a partir de ancestros con entrecruzamiento, están basadas principalmente sobre fenómenos genéticos, los cuales no serán discutidos. De las hipótesis que se refieren a la interacción planta-polinizador, las que relacionan el aislamiento reproductivo de especies simpátricas y el aseguramiento reproductivo bajo condiciones de escasez de polinizadores, pueden ser de las explicaciones más razonables del origen de autogamia en varias Ipomoea; aunque no hay evidencia clara para argüir la hipótesis de escasez de polinizadores. En otros estudios con especies de Ipomoea se ha sostenido la hipótesis de aislamiento reproductivo como la explicación de la evolución de autogamia (Stucky 1984).

La hibridización puede también ser más difundido y evolutivamente importante en las plantas tropicales leñosas que lo que se ha asumido (Gentry 1989). Híbridos entre especies simpátricas ocurren bastante en la naturaleza. En las Ipomoea la especiación por hibridación vía estabilización de híbridos naturales podría estar contribuyendo sobre la evolución del género, pero la información que se tiene de hibridación experimental ha dado pocos buenos resultados. Por lo

tanto, sería importante hacer estudios de seguimiento a nivel de hibridación natural.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Diez de las 12 especies estudiadas florecen en la época húmeda. Se presenta traslapamiento en las fenologías a nivel comunitario. Se encuentran especies diurnas con diferente duración promedio de las flores abiertas, el rango varió de cuatro a 18 horas. Varias especies presentan flores abiertas durante la noche, pero sólo dos fueron claramente nocturnas.

Se presentó variación altamente significativa entre las variables morfológicas a nivel interespecífico. Se encontraron especies con corolas grandes, medianas y chicas. Las especies de Ipomoea estudiadas presentaron una gama amplia de colores y varias especies expelen olor. Entre las 11 variables de la morfología que se evaluaron, las más importantes, fueron el diámetro y la longitud de la corola, la longitud del estilo y la longitud de los filamentos mayor y menor, principalmente. La herkogamia, ya reportada para otras especies de Ipomoea, aparentemente juega un papel importante en el flujo de polen y en la variabilidad genética en este sitio.

Se encontró un índice de autocompatibilidad con un rango bastante amplio, que va desde cero hasta 1.71. Hay especies que presentan autogamia predominantemente e incluso una especie es apomíctica, hasta especies xenógamas a través de sistemas de autoincompatibilidad. Aunque la autogamia está difundida, aparentemente existen varios niveles de alogamia en la mayoría de las especies estudiadas.

Se presentó variación interespecífica en los volúmenes de néctar, principalmente en el volumen acumulado, cuyo rango va desde cero hasta 218.0 ul. No hubo correlación significativa entre el volumen de néctar y el tamaño de la corola, pero sí entre la cantidad y la separación entre estilo y el filamento mayor, longitud del estilo y aparentemente hay una relación entre el volumen y tipo y tamaño del polinizador. El número de granos de polen estuvo positiva y significativamente correlacionado con el tamaño de la corola, con la separación entre el estilo y el filamento mayor y con el volumen de néctar. También parece haber alguna relación con el tipo y tamaño del polinizador, aunque menos obvia que en el caso del néctar floral.

Hubo especies de Ipomoea muy visitadas pero la mayoría fueron raramente visitadas. Se presentó alta diversidad de taxa entre los polinizadores de las Ipomoea. Entre ellos abejas, mariposas, colibríes, murciélagos y esfingidos. Los principales polinizadores son las abejas, los colibríes y las mariposas. La diversidad de taxa, la riqueza de especies y la abundancia absoluta de visitantes, estuvieron positiva y altamente correlacionadas. Se presentó correlación significativa entre la diversidad de taxa y el índice de autocompatibilidad. Se encontraron varios síndromes

florales, entre ellos algunos bien definidos, como el de quiróptero-filia de *I. ampullacea*, *I. bracteata*, *I. hederifolia* e *I. quamoclit*, presentan un síndrome de polinización por colibríes (ornitófilo). Presumiblemente *I. muricata* presenta un síndrome floral falacnófilo.

La ordenación de las 12 especies de *Ipomoea* que resultó del análisis de componentes principales con base en 18 características reproductivas, mostró que las variables de la morfología fueron muy importantes; así como las recompensas florales (volumen de néctar y número de granos de polen) y el índice de autocompatibilidad. Este último parece ser bastante decisivo en la convivencia simpátricamente de las 12 especies. La alta diversidad morfológica y la presencia de néctar son características reproductivas importantes con respecto a la alta diversidad de especies de este género, en cuanto a que presumiblemente han contribuido a fomentar el flujo de polen y la variabilidad genética a través de atracción a polinizadores. Aunque es difícil establecer con claridad que el patrón de utilización de recursos entre las especies estudiadas resulta a partir de competencia, o no se ha demostrado o evidenciado más el cómo haya podido este agente influir sobre las características reproductivas de las especies de *Ipomoea* estudiadas (principalmente la diversidad morfológica y sobre la producción de néctar), hay algunas evidencias o sugerencias respecto a que la competencia interespecífica, principalmente por flujo de polen, haya podido existir en otro tiempo o en otro lugar influyendo sobre los sistemas reproductivos de las especies estudiadas y sobre la historia de vida actual que muestra la coexistencia de estas especies.

Los resultados encontrados en este estudio, aunque no son concluyentes, permiten detectar patrones interesantes y sirven de orientación para dirigir el enfoque de investigaciones posteriores en el género *Ipomoea*, principalmente en la zona de estudio.

Entre algunas de las recomendaciones más importantes de algunos aspectos interesantes para profundizar sobre la biología floral y polinización del género *Ipomoea*, se sugieren las siguientes.

Se necesita una estimación en toda su extensión de la limitación de las plantas por polinizadores. Sería conveniente realizar pruebas de polinización para evaluar la cantidad de autogamia y los diferentes niveles de geitonogamia (en un mismo genet, entre flores del mismo ramet y entre flores de ramet diferentes). Aunque ésto es complicado en los bejucos, debido a que es difícil la ubicación y el aislamiento de genet. Se necesitan más estudios experimentales para demostrar directamente reducción en la adecuación de las plantas cuando ellas usan simultáneamente los mismos polinizadores y comprobar la necesidad que tienen de ellos las especies autocompatibles.

La evaluación del néctar basado solamente en los volúmenes inicial y acumulado es limitada. Por lo tanto, sería recomendable realizar análisis cualitativos de los néctares de las diferentes especies de Ipomoea estudiadas. Como también de las tasas de producción de néctar, sobre todo en aquellas especies en las que hubo diferencia significativa entre el volumen inicial y el acumulado.

Realizar el análisis de las variables morfológicas con un mayor número de flores en las cuales se tomen las mediciones morfométricas, sobre todo en aquellas especies y variables que presentaron altos coeficientes de variación.

Sería importante realizar estudios similares en las otras especies de Ipomoea de la zona y que no se consideraron en este estudio.

Es recomendable realizar estudios comparativos entre poblaciones de especies en diferentes lugares geográficos para explorar el efecto de competencia y, al mismo tiempo, combinarlos con la realización de experimentos controlados, como limitación de polinizadores en la producción de semillas. Para inferir si la competencia por polinización fue importante en el desarrollo original de estas diferencias entre las especies de Ipomoea.

Es importante la inclusión de bejuco en más estudios de biología reproductiva, ya que podrían aportar importantes datos sobre los sistemas reproductivos de éstos.

BIBLIOGRAFIA

- ANTONOVICS, J. y D. A. LEVIN. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452
- ARITA, H. T. y C. MARTINEZ DEL RIO. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. *Publicaciones Especiales del Instituto de Biología*, 4. U.N.A.M., México, D.F.
- ARIZMENDI, M. C. 1987. Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chameला, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.
- AUSTIN, D. F. 1975. Flora of Panama (Familia 164. Convolvulaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 157-224.
- AUSTIN, D. F. 1977. Realignment of the species placed in Exogonium (Convolvulaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 330-339.
- BAKER, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-348.
- BAKER, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24: 177-191.
- BAKER, H. G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* 139: 877-883.
- BAKER, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.
- BAKER, H. G. 1979. Anthecology: Old Testament, New Testament, Apocrypha. *New Zeal. J. Bot.* 17: 431-440.
- BAKER, H. G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. Pp. 7-28. En: L. Real (ed.), *Pollination Biology*. Academic Press, Inc., London.
- BAKER, H. G. e I. BAKER. 1975. Studies of nectar constitution and pollinator-plant coevolution. Pp. 100-140. En: L. E. Gilbert y P.H. Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin.
- BAKER, H. G. e I. BAKER. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. Pp. 126-152. En: B. Bentley y T. Elias (eds.), *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York.
- BAWA, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.

- BAWA, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39.
- BAWA, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. Pp. 394-410. En: C.E. Jones y R. J. Little (eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand-Reinhold, New York, New York.
- BAWA, K. S. y P. A. OPLER. 1977. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution* 31: 64-68.
- BAWA, K. S. y J. H. BEACH. 1981. Evolution of sexual system in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.
- BEACH, J. H. 1981. Pollinator foraging and the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1142.
- BEACH, J. H. y K. S. BAWA. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1142.
- BROWN B. A. y M. T. CLEGG. 1984. Influence of flower color polymorphism on genetic transmission in a natural population of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 38: 796-803.
- BULLOCK, S. H. 1985. Breeding Systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch. Meteorological Geographic Bioclimate* 36: 297-316.
- BULLOCK, S. H. y K. S. BAWA. 1981. Sexual dimorphism and annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. *Ecology* 62: 1494-1504.
- BULLOCK, S. H. y C. A. DOMINGUEZ. 1986. Pruebas de limitación de fecundidad por polinizadores en dos árboles de selva tropical caducifolia. *Brenesia* 25-26:197-201.
- BULLOCK S.H., R. AYALA, I. BAKER y H. G. BAKER. 1987. Reproductive biology of the tree *I. wolcottiana* (Convolvulaceae). *Madroño* 34: 304-314.
- CAMPBELL, D. R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- CEBALLOS, G. J. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forests in western Mexico. Department of ecology and evolutionary biology. The University of Arizona.

- CERVANTES, L. y M. MASS. 1988. Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. Ingeniería Hidráulica en México/enero-abril. 30-42.
- CHARNOV, E. L. 1979. Behavioural Ecology of Plants. En: J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.), Behavioural Ecology: An evolutionary approach. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- CHARNOV, E. L., J. P. MAYNARD SMITH y J. J. BULL. 1976. Why be an hermaphrodite? Nature 263: 125-126.
- CRUDEN, R. W. 1976. Intraespecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion: preliminary evidence of ecotypic adaptation. Ann. Missouri. Bot. Gard. 63:277-289.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in plants. Evolution 31: 32-46.
- CRUDEN, R. W. y S. M. HERMANN-PARKER. 1979. Butterfly pollination of Caesalpinia pulcherrima with observations on a psychophilous syndrome. J. Ecol. 67: 155- 168.
- CRUDEN, R. W., S. M. HERMANN y S. PETERSON. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. Pp. 80-125. En: B. Bentley y T. Elias (eds.), The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York.
- DEVALL, M. S. y L. B. THIEN. 1989. Factors influencing the reproductive success of Ipomoea pes-caprae (Convolvulaceae) around the Gulf of Mexico. Amer. J. Bot. 76: 1821-1831.
- DARWIN, C. 1876. The effects of Cross- and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom. John Murray, London.
- EGUIARTE, L., C. MARTINEZ DEL RIO y H. ARITA. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de Pseudobombax ellipticum (H.B.K.) Dugand. Biotropica 19: 74-82.
- ELIAS, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. Pp. 174-203. En: B. Bentley y T. Elias (eds.), The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York.
- ENNOS, R. A. 1981. Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of Ipomoea (Convolvulaceae). Genetica 57:93-98.
- ENNOS, R. A. y M. T. CLEGG. 1983. Flower color variation in the morning glory, Ipomoea purpurea. J. Heredity 74: 247-250.
- ESTABROOK, G. F., J. A. WINSOR, A. G. STEPHENSON y H. F. HOWE. 1982. When are two phenological patterns different?. Bot. Gaz. 143: 374-378.

- FAEGRI, K. y L. VAN DER PIJL. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.
- FRANKIE, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator-plant coevolution. Pp. 192-209. En: L. E. Gilbert y P. H. Raven (eds.), Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER y P. A. OPLER. 1974. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. Pp. 287-296. En: H. Lieth (ed.), Phenology and Seasonality Modeling. Springer-Verlag, Berlin.
- FRANKIE, G. W., W. A. HABER, P. A. OPLER y K. S. BAWA. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Pp. 411-447. En: C.E. Jones y R. J. Little (eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand-Reinhold, New York.
- FUTUYMA, D. D. 1986. Evolutionary Biology. Second Edition. Sinauer Associates, Massachusetts.
- GALEN, C., K. A. ZIMMER y M. E. NEWPORT. 1987. Pollination in floral scent morphs of Polemonium viscosum: a mechanism for disruptive selection on flower size. Evolution 41: 599-606.
- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köeppen. Instituto de Geografía, U.N.A.M., México, D.F.
- GENTRY, A. H. 1989. Speciation in tropical forests. Pp. 113-134. En: Holm-Nielsen, L., Nielsen, I. y Balslev, H. (eds.), Tropical Forests. Academic Press, London.
- GLEESON, S. K. 1981. Character displacement in flowering phenologies. Oecologia 51: 294-295.
- GRANT, V. 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol. 23: 337-363.
- GRANT, V. 1989. Especiación Vegetal. Editorial Limusa. México, D.F.
- HEINRICH, B. y P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. Science 176: 597-602.
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. Annu. Rev. Ecol. Syst. 6: 139-170.
- HEITHAUS, E. R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 675- 691.
- HERRERA, C. M. 1987. Componentes del flujo génico en Lavandula latifolia Medicus: polinización y dispersión de semillas. An. Jardín Bot. Madrid 44: 49-61.

- HERRERA, J. 1987. Biología reproductiva del matorral de Doñana. An. Jardín Bot. Madrid. 44: 483-497.
- HOWE H. F. y L. C. WESTLEY. 1988. Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford University Press, Oxford.
- JANZEN, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. Am. Nat. 111: 365-371.
- KEELER, K. H. 1977. The extrafloral nectaries of Ipomoea carnea (Convolvulaceae). Amer. J. Bot. 67: 216-222.
- KEELER, K. H. y R. B. KAUL. 1984. Distribution of defense nectaries in Ipomoea (Convolvulaceae). Amer. J. Bot. 71:1364-1372.
- KEELER, K. H. 1989. Ant-plant interactions. Pp. 207-242. En: W. G. Abrahamson (ed.), Plant-Animal Interactions. McGraw-Hill, Inc., New York.
- LLOYD, D. G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in Leavenworthia (Cruciferae). Contrib. Gray Herb. 195: 3-134.
- LLOYD, D. G. 1980. Benefits and handicaps of sexual reproduction. Evol. Biol. 13: 69-11.
- LLOYD, D. G. 1982. The selection of combined versus separate sexes in seed plants. Am. Nat. 120: 571-585.
- LLOYD, D. G. y K. S. BAWA. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. Evol. Biol. 17: 255-338.
- LOTT, E. J. 1985. Listados Florísticos de México. III. La estación de Biología Chamela, Jalisco. U.N.A.M., México, D.F.
- LUDWIG, J. A. y J. F. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology: a primer on methods and computing. Wiley-Interscience, New York.
- MCDONALD A. 1987. Revision of Ipomoea section Exogonium (Convolvulaceae). Brenesia 28: 41-87.
- MCDONALD A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 62: 65-82.
- MARTIN, W. F. y D. CABANILLAS. 1966. Post-pollen germination barriers to seed set in sweet potato. Euphytica 15: 404-411.
- MARTIN, F. 1968. The system of self-incompatibility in Ipomea. J. Heredity. 59: 263-267.

- MARTIN, F.W. 1970. Self and interspecific incompatibility in the Convolvulaceae. Bot. Gaz. 131: 139-144.
- MURCIA, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. Ecology 71: 1098-1109.
- NILSSON, L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature 334: 147-149.
- OPLER, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. Pp. 30-79. En: B. Bentley y T. Elias (eds.), The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York.
- OPLER, P. A., H. G. BAKER y G. W. FRANKIE. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). Biotropica 7: 234-247.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE y H. G. BAKER. 1976. Rainfall as a factor in the synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. J. Biogeog. 3: 231-236.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE y H. G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 68: 167-188.
- PARRA, V. 1988. Ecología de la polinización de una población *Echeverria gibbiflora* D.D. en el Pedregal de San Ángel C.U. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.
- PETERSON, R. T. y E. L. CHALIF. 1973. A Field Guide to Mexican Birds. Houghton Mifflin, Boston.
- PETRAITIS, P. S. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. Ecology 60: 703-710.
- PLEASANTS, J. M. 1983. Structure of plant and pollinator communities. Pp. 375-393. En: C.E. Jones y R. J. Little (eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand-Reinhold, New York.
- POOLE, P. W. y B. J. RATHCKE. 1979. Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. Science 203: 470-471.
- PRIMACK, R. B. y D. G. LLOYD. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montane shrub Manuka, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). Amer. J. Bot. 67:361-368.
- PROCTOR, M. C. F. y YEO, P. F. 1973. The Pollination of Flowers. Collins, London.
- QUIROZ, G. D. L., M. S. XELHUANTZI y M. C. ZAMORA. 1986. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris verbabuena* de las Grutas de Juxtahuaca. Guerrero, Inst. Nac. Antropol. Hist., México.

- RICO-GRAY, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biol. J. Linnean Soc.* 38: 173-181.
- ROCHA, I. R. D., H. C. de MORAIS y K. KITAYAMA. 1991. Visitantes diurnos de flores quípropterófilas. *Rev. Brasil. Biol.* 51: 249-256.
- RUIZ, Z. T. y M. T. K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary tropical deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- SCHAFFER, W. M. y M. V. SCHAFFER. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona agaves. *Southwest Nat.* 22: 157-168.
- SCHEMSKE, D. W. y C. C. HORVITZ. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: A precondition for mutualism. *Science* 225: 519-521.
- SCHOEN, D. J. 1982. The breeding system of Gilia achilleifolia: variation in floral characteristics and outcrossing rate. *Evolution* 36: 352-360.
- SCHOEN, D. J. 1983. Relative fitnesses of selfed and outcrossed progeny in Gilia achilleifolia (Polemoniaceae). *Evolution* 37: 292-301.
- SCHOEN, D. J. y M. T. CLEGG. 1985. The influence of flower color on outcrossing rate and male reproductive success in Ipomoea purpurea. *Evolution* 39: 1242-1249.
- SIMPSON, B. B. y J. L. NEFF. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. Pp. 142-159. En: C.E. Jones y R. J. Little (eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand-Reinhold, New York.
- SOBREVILA, C., L. M. WOLFE y C. MURCIA. 1989. Flower polymorphism in the beach plant Ipomoea imperati (Vahl.) Grisebach (Convolvulaceae). *Biotropica* 21: 84-88.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF. 1979. *Biometría: Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- SOLBRIG, O. T. 1976. On the relative advantages of cross- and self-fertilization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 262-276.
- SOLBRIG, O. T. 1979. A cost-benefit analysis of recombination in plants. Pp. 114-130. En: O. T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y P. H. Raven (eds.), *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press, New York.
- SPIRA, T. P. 1980. Floral parameters, breeding system y pollinator type in Trichostema (Labiatae). *Amer. J. Bot.* 67: 278-284.
- STEBBINS, G. L. 1957. Self fertilization and population variability in higher plants. *Am. Nat.* 91: 337-354.

- STEBBINS, G. L. 1958. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. Cold Spring Harbor Symposium on Quant. Biol. 23: 365-378.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annu. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-279.
- STILES, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. Science 198:1177-1178.
- STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central América. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 323-351.
- STUCKY, J. M. 1984. I. hederacea and I. purpurea (Convolvulaceae) and corresponding forager behavior and energetics. Amer. J. Bot. 71: 1237-1245.
- STUCKY J. M. y R. L. BECKMANN. 1982. Pollination biology, self-incompatibility, and sterility in Ipomoea pandurata (L.) G.F.W. Meyer (Convolvulaceae). Amer. J. Bot. 69: 1022-1031.
- SUTHERLAND, S. y L. F. DELPH. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. Ecology 65: 1093-1104.
- TING, Y. C., A. E. KEHR y J. C. MILLER. 1957. A cytological study of the sweet potato plant Ipomoea batatas (L.) Lam. and its related species. Am. Nat. XCI: 197-203.
- THOMSON, J. D. 1983. Component analysis of community-level interactions in pollination systems. Pp 451-460. En: C.E. Jones y R. J. Little (eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand-Reinhold, New York.
- THOMSON J. D. y D. A. STRATTON. 1985. Floral morphology and cross-pollination in Erythronium grandiflorum (Liliaceae). Amer. J. Bot. 72: 433-437.
- WADDINGTON, K. D. 1979. Divergence in inflorescence height: an evolutionary response to pollinator fidelity. Oecologia 40: 43-50.
- WADDINGTON, K. D. 1983. Foraging behavior of pollinators. Pp. 213-329. En: L. Real (ed.), Pollination Biology. Academic Press, New York.
- WASER N. M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. Ecology 59: 934-944.
- WASER, N. M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. Oecologia 55: 251-257.
- WASER N. M. y M. V. PRICE. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in Delphinium nelsonii. Evolution 35: 376-390.

- WASER, N. M. y M. V. PRICE. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. Pp. 341-359. En: C.E. Jones y R. J. Little (eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand-Reinhold, New York.**
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. Oikos 44: 465-477.**
- WILLSON, M. F. 1979. Sexual selection in plants. Am. Nat. 113: 777-790.**
- YOUNG, H. J. y M. L. STANTON. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. Ecology 71: 536-547.**

ANEXOS

Apendice A. Correlaciones entre 18 características reproductivas para las 12 especies de Ipomoea. * correlaciones significativas ($p < 0.05$).

	DiaC	LonC	AltC	DiaT	LonE	Fil1	Fil5	E-F1	VNI	VNA	TA	TC	DP	IAC	NGP	RiTx	RiEs	AbA
DiaC	1.0																	
LonC	.95	1.0																
AltC	.89	.98	1.0															
DiaT	.95	.88	.82	1.0														
LonE	.65	.78	.78	.60	1.0													
Fil1	.62	.77	.79	.55	.99	1.0												
Fil5	.48	.64	.66	.44	.97	.97	1.0											
E-F1	.63	.60	.56	.64	.81	.71	.75	1.0										
VNI	.52	.51	.49	.59	.79	.69	.77	.95	1.0									
VNA	.54	.51	.48	.61	.77	.67	.74	.96	.99	1.0								
TA	.49	.43	.37	.60	.54	.48	.55	.62	.72	.70	1.0							
TC	-.46	-.40	-.29	-.52	-.39	-.38	-.38	-.32	-.30	-.32	-.72	1.0						
DP	-.03	.16	.30	-.02	.46	.48	.55	.31	.46	.41	.09	.42	1.0					
IAC	-.36	-.44	-.50	-.41	-.57	-.56	-.56	-.51	-.57	-.56	-.27	-.09	-.69	1.0				
NGP	.82	.76	.72	.81	.67	.58	.55	.86	.80	.81	.53	-.18	.29	-.62	1.0			
RiTx	.29	.27	.31	.35	.36	.30	.32	.49	.58	.58	.27	.25	.59	-.85	.66	1.0		
RiEs	-.09	-.13	-.08	.04	-.09	-.11	-.10	.00	.08	.10	-.11	.45	.35	-.63	.21	.83	1.0	
AbA	-.01	-.05	-.02	-.01	-.18	-.18	-.22	-.14	-.06	-.05	-.16	.49	.32	-.56	.21	.77	.95	1.0

APENDICE D. Indices de traslapamiento de nicho (SO) basado en las abundancias absolutas de las especies polinizadoras de las 12 especies de Ipomoea.

	AMP	BRA	CHA	CLA	HED	MEY	MUR	NIL	PED	QUA	TRF	TRL
AMP	1	0	.001	.004	0	.002	.002	.001	0	0	.003	.001
BRA	0	1	.001	.005	.021	.003	.003	.002	0	0	.006	.001
CHA	0	0	1	.002	.260	.001	.001	.001	0	.644	0	0
CLA	0	0	0	1	0	.001	.001	0	0	0	0	0
HED	0	.003	.018	.005	1	.002	.002	.001	0	.023	.001	.001
MEY	0	0	0	.002	0	1	.001	.014	0	.005	0	.014
MUR	0	0	0	.001	0	.001	1	0	0	0	0	0
NIL	0	.015	.003	.004	0	.008	.002	1	.001	.003	.004	.003
PED	.001	.001	.001	.005	0	.003	.003	.015	1	0	.345	.001
QUA	0	0	.217	.002	.136	.003	.001	.002	0	1	0	.001
TRF	.001	.002	.003	.014	0	.007	.007	.007	.007	.001	1	.003
TRL	0	0	.001	.003	0	.006	.001	.002	0	.001	0	1

* Pares de especies sin traslapamiento ($p < 0.05$).