



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Centro de Ecología UACPyP - CCH

Factores ecológicos limitantes de la fecundidad y selección natural en características florales de *Ipomoea wolcottiana* Rose
(Convolvulaceae)

T E S I S
para obtener el Grado de
DOCTOR EN ECOLOGIA
p r e s e n t a



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

VICTOR PROSPERO PARRA TABLA

México, D. F.

1995



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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 Gaby por todo.....
y en especial por Héctor**

*¿Tenía razón o no? Es una incógnita.
Solo una cosa es segura:
la contradicción entre el peso y la levedad
es la más misteriosa y equívoca de todas las contradicciones.*

Milan Kundera

o mejor aún

"I become comfortable numb..."

Pink Floyd

AGRADECIMIENTOS

Siempre que se piensa escribir esta sección de una tesis, se le vienen a uno a la cabeza una gran cantidad de nombres de todas las personas que contribuyeron de la forma más *sui generis* en todas y cada una de las etapas que comprenden los trabajos de esta naturaleza. Desafortunadamente, siempre está el riesgo de las penosas omisiones aunque se presente una lista inmensa; a pesar de esto, es para mí una gran satisfacción el agradecer a las siguientes personas el haberme apoyado de alguna u otra forma para llegar a la conclusión de esta tesis.

En primer lugar, mi agradecimiento al Dr. Stephen Bullock quien fungió como asesor principal y que me transmitió, muy a su manera y seguramente no todo lo que él quiso y pudiera, un gran cúmulo de conocimientos que me permitieron entender un poco de la biología reproductiva de plantas y de la maravillosa selva de Chamela. También debo agradecerle su paciencia y tolerancia casi infinita, así como su camaradería y amistad.

A los sinodales Dr. Luis Eguiarte y Dr. César Domínguez (ambos del Centro de Ecología de la UNAM), Dra. Suzanne Koptur (International Florida University), Dr. Víctor Rico-Gray (Instituto de Ecología AC), Dr. Peter Feisinger (Arizona University) y Dr. Juan Jiménez-Osornio (UADY), así como a los miembros de mi comité dentro del doctorado, Dr. Rodolfo Dirzo y Dr. Víctor Jaramillo, quiero agradecerles sus valiosas sugerencias que en mucho mejoraron la tesis. A pesar de que intenté tomar todas y cada una de sus opiniones, quiero aclarar que cualquier error u omisión es, por supuesto, toda mi responsabilidad.

Especialmente quiero agradecer a Luis Eguiarte su interés en todos estos años de mi formación como ecólogo, así como sus "levantadas" y "bajadas" de ánimo que, estoy seguro, siempre tuvieron como objetivo el ayudarme en todo momento. Un agradecimiento también muy especial a Víctor Rico-Gray por su incondicional apoyo y amistad que me han permitido en gran medida desarrollarme académicamente y sobre todo tener confianza en mi trabajo. César Domínguez también jugó un importante, y ya clásico, papel "inhumano". Sus críticas siempre agudas (en sentido estrictamente literal), me ayudaron mucho y me recordaron en todo momento el viejo paradigma pedagógico: "la letra.... " ...gracias.

A Peter Feisinger ("Pedro Malcantante") y a Suzanne Koptur, su entusiasmo por mi tesis que en las últimas etapas fue uno de los "motores" que me impulsaron para terminar. De igual forma mi agradecimiento a Juan Jiménez y Rafael Durán, por la lectura expedita de la tesis, así como sus comentarios "desde otro punto de vista" durante la tortuosa etapa final.

Al Dr. Rodolfo Dirzo por su apoyo para conseguir el financiamiento para la mayor parte del trabajo de campo y al Dr. Stephen Bullock su apoyo con las estancias en Chamela.

Al Dr. Thomas Mitchel-Olds (Wisconsin University) por proporcionarme una copia de su programa Free-Stat, con el cual llevé a cabo los análisis de selección natural. Al M.C. Felipe Noguera le agradezco la identificación del *Crysmelido* que "tiene a bien" comerse

los botones florales de *Ipomoea wolcottiana*. Al Biól. José Cacho de la Facultad de Ciencias de la UNAM, le agradezco su ayuda en la obtención de las muestras del suelo y su posterior análisis.

Para el arduo trabajo de campo afortunadamente conté con un "mini ejercito" de amigos que me ayudaran a tomar n-datos. Este "mini ejercito" estuvo conformado por las siguientes personas: Gaby, Fabián, Sachiko, Steve, Javier, Ponci, Fernando, Héctor, Tere, Gerardo, José y Alberto. A todos ellos les quiero agradecer su amistad y su tiempo.

A los estudiantes de Biología de la UADY, Soraya Noreña y Leonel Chi por la transcripción de la literatura y la elaboración de algunas bases de datos.

Sin duda las largas y continuas temporadas en la Estación de Biología "Chamela", fueron para mi menos pesadas gracias al cálido ambiente humano de todo el "staff" de la estación y de los compañeros que vivían ahí o que como yo, viajaban continuamente hacia allá. En especial gracias a la Sra. Eva, Lupita y su familia por su amistad. A Gerardo por sus incontables (en ambos sentidos) chistes y pláticas diurnas, nocturnas, de "sobremesa", de playa y de cuando se pudiera, que me hicieron más divertido y llevadero el tiempo. Otros participantes de estas largas y en ocasiones polémicas pláticas fueron Alberto, Enrique, Jany, Alicia, Felipe, Ricardo y Nora, gracias a todos ellos por su agradable presencia.

A mis compañeros de generación del doctorado y en especial a Fabián su incondicional amistad y los miles de favores administrativos con los que siempre lo moleste desde las "lejanas tierras yucatecas" y que me permitieron "despertar" (aunque tarde) de la "pesadilla" burocrática de la UNAM.

A Sachi y a Fabián por compartir generosamente su espacio en mis continuos viajes al fabuloso e insoportable D.F.

A mis nuevos compañeros de trabajo, en especial al grupo "abejas" y a los estudiantes de la UADY, el aguantarme en una de las etapas más históricas de mi vida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), su apoyo mediante una beca para realizar mis estudios de posgrado (1988-1992) y el financiamiento de la tesis dentro del proyecto No. 0658N, otorgado al Dr. Rodolfo Dirzo M. También quiero agradecer el apoyo que he recibido desde 1993 del Sistema Nacional de Investigadores.

Finalmente quiero agradecer al Dr. Raúl Godoy Montañez y al M.C. Salvador Flores Guido de la Universidad Autónoma de Yucatán, su confianza, paciencia y esfuerzo por tratar de procurarme un ambiente académico y de compañerismo adecuado para mi desarrollo como investigador.

RESUMEN

Mediante una serie de experimentos y observaciones en condiciones naturales, evalué algunos factores ecológicos que posiblemente limitan la fecundidad de *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) Rose. *I. wolcottiana* es un árbol hermafrodita autoincompatible que habita en las selvas bajas caducifolias y en algunas zonas semiáridas de México. Se caracteriza por presentar una baja eficiencia reproductiva, así como una gran heterogeneidad dentro de sus poblaciones en la producción de frutos. El estudio se llevó a cabo en su mayor parte en la Estación de Biología Chamela en el estado de Jalisco, México (población Chamela) durante dos años, y en una población situada en el Valle de Tehuacán en el estado de Puebla (población Tehuacán) durante un año.

La tesis está organizada en seis capítulos. En el primero se hace una breve revisión y discusión de los datos reportados en la literatura acerca de los patrones generales de la ecología reproductiva en plantas. Se hace especial referencia a estudios realizados con árboles tropicales y se discuten las hipótesis ecológicas y evolutivas propuestas para explicar los altos niveles de aborción de frutos y semillas en angiospermas hermafroditas.

En el segundo capítulo se hace una breve descripción de la historia natural de *I. wolcottiana* y de los sitios de estudio.

En el tercer capítulo se presenta un análisis experimental del efecto de la limitación por fósforo, herbivoría y polen en la producción de estructuras reproductivas en la población de Chamela. Durante el primer año no se observó respuesta en las variables evaluadas, a excepción del peso de las semillas. Árboles a los que se adicionó fósforo e insecticida, tuvieron en promedio semillas más pesadas (ca. 22%). Durante el segundo año se obtuvo un fuerte incremento (400%) en la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias y flores) en árboles en los que se les aplicó fósforo, indicando que este nutriente es un factor que puede limitar la capacidad reproductiva de esta especie. Sin embargo, en este experimento no se observó ningún efecto en la fecundidad total (producción de semillas), la cual estuvo limitada parcialmente por polen compatible en los dos años debido aparentemente a que la mayoría de sus polinizadores visitan muchas flores dentro de un mismo individuo. Comparando los datos de los dos años, se observó drástica variación en la tasa de visitantes florales y en la intensidad de depredación de botones florales.

En el cuarto capítulo se evaluó la variación entre individuos y entre poblaciones en la asignación de recursos a diferentes atributos florales (reproductivos y de atracción), así como en la separación espacial de sus estructuras sexuales (anteras-estigma). Se observaron diferencias intra e interpoblacionales en la mayoría de los atributos florales y, mediante un análisis de selección natural fenotípica, se detectó selección direccional y balanceadora en una de las poblaciones (Chamela). La selección direccional favoreció una mayor asignación de recursos a estructuras florales femeninas (gineceo) y una mayor separación espacial de las estructuras sexuales (anteras-estigma). Sin embargo, la selección balanceadora afectó más intensamente a la separación de estructuras reproductivas, sugiriendo que este tipo de selección es predominante sobre dicho atributo. Estos efectos se mantuvieron constantes durante los dos años de estudio en dicha población. En contrastante, en la población Tehuacán no se detectó ningún tipo de selección. Los cálculos de repetibilidad de los atributos florales indicaron que las características sujetas a selección pueden ser heredables, por lo que se podrían esperar cambios fenotípicos en generaciones subsecuentes.

En el quinto capítulo se ajustó un modelo de análisis de rutas para evaluar la importancia de diferentes variables en la producción de frutos de *I. wolcottiana* en la población Chamela. El modelo explicó un alto porcentaje de la variación total (ca 80%) y mostró nuevamente la importancia de la asignación de recursos a estructuras florales femeninas (gineceo). Así mismo, sugirió posibles "conflictos" selectivos entre otros dos atributos florales (longitud y diámetro de apertura de la corola) y posibles eventos de selección sexual en esta especie.

En los capítulos III, IV y V, se discuten las implicaciones evolutivas de los resultados observados, tomando como marco de referencia las hipótesis evolutivas que se han propuesto para explicar la baja eficiencia reproductiva en plantas hermafroditas.

Finalmente, en el capítulo VI se presentan las conclusiones generales del trabajo.

SUMMARY

Ecological constraints on the fecundity of *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae) were evaluated under natural conditions. *I. wolcottiana* is a self-incompatible hermaphrodite tree found in the tropical deciduous forest and arid zones of Mexico. Low reproductive efficiency and high fruit and seed production heterogeneity among populations are both common traits of the species. This study was carried out during two years on two populations: Chamela Biological Station, Jalisco and Tehuacan, Puebla (México). It was divided in six chapters as follows.

Chapter I contains a literature review and discussion on the reproductive patterns of plants. Emphasis is given to tropical tree species. Ecological and evolutionary hypotheses for high fruit abortion levels in angiosperms are commented.

Chapter II describes the biology and natural history of *I. wolcottiana*, as well as some of the most important characteristics of the study sites.

Chapter III presents a two-year experimental study whereby phosphorous, herbivory and pollen availability were limited and their effect on the reproductive structures in Chamela's population was evaluated. No response was observed during the first year, except in seed's weight. Trees wich received phosphorus applications and insecticide showed a increse (22%) in seed's weight. In the second year trees wich received phosphorus applications showed a high increse (400%) in the production of reproductive structures (inflorescences and flowers). Phosphorous could thus be proposed as a limiting factor for reproduction; however, no effect was reported on total fecundity (seed production). Total fecundity could have been partly determined by compatible pollen availability as most pollinators visit many flowers of a single individual; drastic variations on floral visitation and bud predation between the two years was observed.

In chapter IV individual and population variations in resource allocation towards reproductive and attracting floral attributes, as well as the separation of reproductive structures, were evaluated. Most attributes showed intra- and inter-population variation; by means of a phenotypic analysis of natural selection, directional and balancing selection were detected in Chamelas's population. Directional selection has favoured a greater resource allocation towards female structures (gynoecium) and a wider spatial separation between anthers and stigma. However, balancing selection has also affected, and more intensely, the separation of reproductive structures wich in turn suggest that this kind of selection is dominant over such attribute. This effects kept constant during the two years while, contrastingly, Tehuacan's population did not show any kind of natural selection. Previous analyses had indicated that the attributes wich were subject to natural selection could be inherited so that phenotypical changes could be expected in subsequent generations.

In chapter V a model for path analysis was used in order to evaluate the importance of different variables for fruit production of *I. wolcottiana*. The model could explain a high percentage of total variation (ca. 80%) reveling again the importance of resource allocation towards female floral structures (gynoecium). It also suggested possible selection "conflicts" between two floral attributes (length and diameter of corolla opening) and possible sexual selection events in this species.

Chapters III, IV and V discuss the evolutionary implications of these results, considering as a framework those evolutionary hypotheses wich have proposed to explain low reproductive efficiency of hermaphroditic plants.

Finally, chapter VI presents the conclusions of this research.

ÍNDICE

	Página
Capítulo I. Introducción General.....	1
Capítulo II. Sitios de estudio e historia natural de <i>Ipomoea wolcottiana</i>	14
Capítulo III. Efecto de la herbivoría, fósforo y polinizadores en la fecundidad de <i>Ipomoea wolcottiana</i>	23
Capítulo IV. Selección natural fenotípica en características florales de <i>Ipomoea wolcottiana</i>	49
Capítulo V. Modelo de análisis de rutas para la fecundidad en <i>Ipomoea wolcottiana</i>	86
Capítulo VI. Conclusiones.....	115
Literatura Citada.....	118

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Contenido:	Página
Patrones reproductivos en plantas.....	2
Patrones reproductivos en árboles tropicales.....	4
Hipótesis ecológicas.....	6
Hipótesis evolutivas.....	10

INTRODUCCIÓN GENERAL

Patrones reproductivos en plantas

Un problema fundamental en el estudio de la biología reproductiva en plantas ha sido evaluar el nivel de control de los factores ecológicos y genéticos sobre la producción de frutos y semillas, además de entender la forma en la que dichos factores han influenciado la evolución de los sistemas reproductivos. Dentro de los factores ecológicos, la interacción con polinizadores y la respuesta evolutiva de las plantas a esta interacción mediante sus formas florales (Faegri y van der Pijl 1971; Willson 1983; Wyatt 1983; Richards 1986), el efecto de otras interacciones como la herbivoría (Louda 1982; Crawley 1983; Marquis 1984; Dirzo y Harper 1984; Domínguez 1990), y las condiciones físicas y químicas de los sitios en que se encuentran (Harper 1977; Lloyd y Bawa 1984; Herrera 1991), se han considerado como determinantes. Por su parte, con el estudio de la variación genética entre y dentro de poblaciones se ha podido evaluar la influencia de algunos factores ecológicos en la estructura génica de las poblaciones de plantas y se ha podido discutir la importancia relativa de las diferentes fuerzas evolutivas en la evolución de sus sistemas reproductivos (Levin y Kerster, 1974; Waser y Price 1983; 1989; Eguiarte 1990; Eguiarte *et al.* 1992).

Una primera aproximación al problema de separar y evaluar los efectos de diferentes tipos de factores y sus interacciones, ha sido la de describir el éxito reproductivo de una gran cantidad de especies de plantas. De esta forma se ha observado que el nivel de fecundidad o éxito en la función femenina (producción de frutos y semillas) rara vez es completamente eficiente, ya que típicamente las plantas producen muchas más flores que las que llegan a madurar como frutos y tienen disponible para la fertilización más óvulos que los que se convierten en semillas (Charlesworth 1989). Esta observación ha quedado de manifiesto en una gran cantidad de revisiones (Stephenson 1981; Willson 1983; Bawa y Webb 1984, Sutherland y Delph 1984; Wiens 1984; Bullock 1985; Sutherland 1986; Wiens *et al.* 1987; Ayre y Whelan 1989; Ehrlén 1991). En estas revisiones, los patrones de producción de frutos y semillas se han asociado a

diferentes características de la biología de las plantas, por ejemplo: en cuanto a sus historias de vida (anuales o perennes) (Wiens 1984 y Sutherland 1986); a sus sistemas de compatibilidad asociados al tipo de expresión sexual (Sutherland y Delph 1984; Wiens 1984; Sutherland 1986); a sus tasas de entrecruzamiento (autógamas o xenógamas) (Schemske y Lande 1985; Wiens *et al.* 1987); o al hábitat que ocupan (tropicales o templadas) (Sutherland 1986), o a sus sistema de polinización y tipo de fruto (Aide 1986; Sutherland 1986).

En la Tabla 1.1, se muestra un resumen general de los datos reportados en la literatura. En esta Tabla se observa que en plantas anuales los valores de producción de semillas es en promedio más grande que para hierbas perennes leñosas. La producción de frutos muestra tendencias similares, las plantas anuales nuevamente tienen los valores más altos, y les siguen las herbáceas perennes y las leñosas. De estos valores se nota una relación con el sistema de apareamiento, ya que para especies autoincompatibles los valores son más bajos respecto a las compatibles. Así, las especies hermafroditas autocompatibles tienen en promedio 3.5 veces valores más grandes que especies hermafroditas autoincompatibles.

A partir de estos patrones se han propuesto una serie de hipótesis próximas o ecológicas, que se refieren a posibles explicaciones de efectos fisiológicos, genéticos y ecológicos inmediatos. Asimismo se han planteado hipótesis últimas o evolutivas, que buscan la explicación en términos de las posibles presiones selectivas que han moldeado las características reproductivas de las plantas, y que tratan de explicar la aparente "sobreprducción" de flores y óvulos dándole un valor adaptativo. Si bien estas hipótesis se han construido para explicar un aspecto relativamente concreto, en realidad en ellas se pueden considerar aspectos más generales en torno a la evolución de los sistemas reproductivos en plantas. Por ejemplo, el efecto de la interacción planta-polinizador en la evolución de la morfología floral, la modificación de las curvas de asignación de recursos a diferentes estructuras sexuales, efectos a corto y largo plazo y variaciones espaciales y temporales en las condiciones externas de las plantas.

Aparte de esta serie de hipótesis, nuevas interpretaciones como conflictos madre-hijos y competencia entre hermanos, han sido discutidas recientemente mostrando que el problema es

más complejo y sin duda de tipo multicausal. (para una revisión amplia de este tema ver Uma-Shaankar *et al.* 1988).

Tabla 1.1 Eficiencia en la producción de frutos y semillas en diferentes especies de plantas de acuerdo a su historia de vida, sistema de compatibilidad, sistema reproductivo y sistema de cruzamiento. Los valores que se presentan son el promedio de las especies estudiadas. El valor de N se refiere al número de especies

Variable	Producción de frutos ¹	Producción de semillas ²	Fecundidad efectiva ³	N
Historia de Vida^a				
Anuales	0.71	0.85	0.60	56
Perennes				
Herbáceas	0.65	0.57	0.37	165
Leñosas	0.29	0.33	0.09	226
Compatibilidad^b				
Autocompatibles	0.69	-	-	269
Autoincompatibles	0.33	-	-	178
Sistema reproductivo^c				
Hermafroditas				
autocompatibles	0.42	-	-	316
autoincompatibles	0.72	-	-	129
Monóicas-Dióicas	0.22	-	-	187
Monóicas-Dióicas				
monóicas	0.61	-	-	129
dióicas	0.53	-	-	80
	0.73	-	-	49
Cruzamiento^d				
Endógamas	0.95	0.94	0.90	19
Exógamas	0.52	0.42	0.22	19

¹ Estimado como la proporción de flores que llegan a madurar como frutos.

² Estimado como la proporción de óvulos que se convierten en semillas.

³ Fecundidad efectiva, es el producto de la producción de frutos y semillas (Wiens *et al.* 1987)

^a Referencia: Sutherland y Delph (1984) y Sutherland (1986).

^b Referencia: Sutherland y Delph (1986).

^c Referencia: Sutherland y Delph (1984).

^d Se refiere al predominio de entrecruzamiento (Wiens *et al.* 1987).

Patrones reproductivos en árboles tropicales

En términos generales se conocen bien algunos aspectos de la ecología reproductiva de árboles tropicales, como sus patrones fenológicos (Bullock y Solis-Magallanes 1990; Frankie *et*

al. 1990; Yap y Chan 1990), sus sistemas reproductivos y de polinización (Bawa y Opler 1975; Bawa *et al.* 1985; Bullock 1990; Ibarra-Manríquez y Oyama 1992), sus patrones de establecimiento (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990), y un poco acerca de la estructura genética de sus poblaciones (Hamrick y Loveless 1986; Bawa y O'Malley 1987; Pérez-Nasser 1990; Eguiarte *et al.* 1992; Eguiarte *et al.* 1993) y su demografía (Martínez-Ramos *et al.* 1989; Alvarez-Buylla y García-Barrios 1991). Sin embargo, existen muy pocos trabajos en los que se hayan evaluado finamente las causas de la baja eficiencia reproductiva de estas especies y en especial de especies hermafroditas (Bawa y Webb 1984; Koptur 1984; Sutherland y Delph 1984; Bullock 1992; House 1992; y ver a Aizen y Feinsinger 1994a), así como la variación espacial y temporal dentro de poblaciones y entre poblaciones en sus patrones de producción de frutos y semillas (Howe 1990). Evidentemente, una de las causas de la falta de este tipo de datos es debida a dificultades metodológicas para experimentar con estas especies. Por ejemplo, en la mayoría de los árboles tropicales la floración es altamente sincrónica y de corta duración, por lo que el conteo de flores, frutos y semillas, es técnicamente complicado (Bawa *et al.* 1990).

No obstante, se ha colectado información valiosa respecto a los patrones reproductivos generales y de algunas posibles causas limitantes de su fecundidad. Así, por ejemplo, se sabe que la mayoría de las especies de árboles tropicales, tanto en selvas bajas, como en medianas y altas, dependen de manera obligatoria de la polinización cruzada, debido a la presencia de alelos de autoincompatibilidad en las especies hermafroditas, o a la gran proporción de especies dióicas que se encuentran en estos hábitats (Bawa y Opler 1975; Zapata y Arroyo 1978; Bawa 1979; Bawa *et al.* 1985; Bullock 1985; Bawa y Hadley 1990; Ibarra-Manríquez y Oyama 1992). De esta manera, el hecho de necesitar vectores de polen (generalmente insectos que presentan conductas de polinización poco especializadas) (Bawa *et al.* 1990; Frankie *et al.* 1990), aunque promueven un alto grado de flujo y variación genética (Bawa *et al.* 1990; Kageyama 1990), representan una causa potencial de limitación de su fecundidad (ver más adelante). Adicionalmente, la gran producción de flores puede tener efectos negativos en la fecundidad, ya sea mediante altas tasas de autopolinización (Arroyo 1976; Klinkhamer y de Jong 1993a; pero

véase Frankie y Haber 1983) y a la atracción de depredadores de flores, frutos y semillas, y de roedores de polen y néctar (Heithaus *et al.* 1982; Roubik *et al.* 1982; Frankie y Haber 1983).

En la siguiente sección se presenta una breve discusión sobre las hipótesis próximas o ecológicas y de las últimas o evolutivas, que han sido propuestas en torno a la explicación de los patrones de éxito reproductivo en especies de plantas hermafroditas. Si bien en el presente trabajo no se evaluaron todas las hipótesis ecológicas que se han propuesto, se presentan la mayoría de éstas con el fin de dar una panorámica lo más amplia posible del tema.

Hipótesis ecológicas

A esta serie de hipótesis se les puede dividir en tres tipos fundamentales de factores limitantes: (i) factores asociados a la polinización; (ii) factores asociados a una limitación de recursos; y (iii) factores genéticos.

(i) Factores asociados a la polinización

(a) Limitación por polinizadores y por polen: Este factor se refiere básicamente a que exista una falta de polinizadores o a que estos realicen inadecuadamente la transferencia de polen.

La falta de polinizadores ocurre cuando existen bajas densidades poblacionales de polinizadores o cuando su actividad es muy limitada, lo cual provoca directamente que la producción de frutos y/o semillas sean bajas simplemente porque no hay la suficiente transferencia de polen a los estigmas. La limitación por polen se ha observado en muchas especies de plantas polinizadas por diversos tipos de polinizadores y con diferentes formas de vida y sistemas reproductivos (por ejemplo ver a Bawa 1974; Janzen *et al.* 1980; Schemske 1980; Biersychudek 1981; Eguiarte y Búrquez 1987; Widen y Widen 1990; Aizen y Feisinger 1994a; 1994b). En general se ha considerado que en especies que generalmente se entrecruzan, como las especies de árboles tropicales, este factor limitante es el más importante (Charlesworth 1989). Sin embargo, algunos autores han llamado la atención respecto a la metodología clásica que se emplea para probar la limitación por polen (Janzen *et al.* 1980; Bawa y Webb 1984; Uma-Shaankar *et al.* 1988; Zimmerman y Pike 1988), ya que no se separan posibles efectos de

reasignación de recursos a las flores experimentales. Desafortunadamente, la metodología más apropiada consiste en polinizar manualmente todas las flores de un grupo de individuos en una población y comparar su producción de frutos y/o semillas con individuos control, lo que evidentemente es impráctico en especies que producen una gran cantidad de flores.

Por otra parte, una reducción en la producción de frutos y semillas producidas, se puede deber a una inadecuada polinización que incluye varios aspectos, por ejemplo, la intensidad de la polinización, es decir el número de visitas que recibe una misma flor (Snow 1982); el tamaño y composición de las cargas de polen (Schemske y Pautler 1984); la transferencia heteroespecífica de polen (Waser y Fugate 1986); o a la proximidad genética de los consortes potenciales (Koptur 1984; Levin 1989; Waser y Price 1989).

No obstante, a pesar de que la limitación por polen, ya sea por polinizadores o por una inadecuada polinización, aparentemente sea común, para algunos autores la continua aborción de frutos inmaduros en muchas especies de plantas sugiere que necesariamente otros factores deben estar asociados (Bawa y Webb 1984).

(b) Variación en características florales: En un número considerable de especies de plantas, se ha observado que la variación en atributos florales tiene un efecto directo en el éxito de la polinización. Esto ocurre a través de la modificación, ya sea de la conducta de los polinizadores y/o sus tasas de visita (Galen *et al.* 1987; Galen 1989), o bien incrementando o disminuyendo la efectividad en la tasa de remoción o deposición de polen, y por tanto la producción de frutos y semillas (Nilsson 1988; Campbell 1989; Murcia 1990).

Los efectos de esta variación morfológica han tenido recientemente mucho interés debido al empleo de los análisis de selección natural fenotípica propuestos por Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984a,b). Este tipo de análisis ha permitido evaluar los cambios en los valores promedio de características supuestamente bajo el efecto de la selección natural, así como la intensidad y tipo de la misma (Lande y Arnold 1983; Arnold y Wade 1984a). En muchas especies de plantas existen evidencias de que variaciones en características cualitativas como el color de la corola (Waser y Price 1981; Stanton *et al.* 1989), así como en caracteres cuantitativos,

como la longitud de la corola o el tamaño de los pétalos (Stanton y Preston 1988; Nilsson 1988; Murcia 1990), e incluso la forma completa de la flor (Herrera 1993), están relacionadas directamente con su fecundidad. Sin embargo, aun son relativamente escasas las mediciones concretas de los coeficientes de selección en estas características, (Schemske y Horvitz 1988; Galen 1989; Campbell 1990; Herrera 1990; Campbell *et al.* 1991; Johnston 1991; y para una breve revisión ver Núñez-Farfán 1993), y prácticamente no existen trabajos en los que se hayan comparado regímenes selectivos en condiciones bióticas y abióticas contrastantes (aunque ver Galen 1992). De igual forma, a pesar de que la teoría de asignación sexual ha sido fundamental para explicar la evolución de los sistemas reproductivos en plantas (Charnov 1982), hasta ahora no existen trabajos en los que se hayan estimado posibles efectos de la selección natural en los patrones de asignación de recursos a los atributos florales.

En términos generales, las estimaciones de la selección natural en el campo han demostrado que los regímenes selectivos son variables tanto en el espacio como en el tiempo (Schemske y Horvitz 1989; Campbell 1990), y en muchos casos la interpretación biológica de los resultados no ha sido del todo clara (Herrera 1990; Johnston 1991). Además, se ha argumentado que la importancia relativa de la selección natural sobre los atributos florales, puede ser insignificante en comparación con características más próximas (como la calidad del sitio en el que se encuentran las plantas) en la explicación de las diferencias en adecuación entre individuos (Herrera 1993). De igual forma, los métodos de evaluación de la selección natural han sido criticados porque no revelan necesariamente los supuestos "blancos" de selección, debido a que se pueden detectar gradientes de selección significativos, no de las características incluidas en el análisis, sino de características correlacionadas que pudieron no ser incluidas en el mismo (Mitchell-Olds y Shaw 1990; Phillips y Arnold 1989; Núñez-Farfán 1991; 1993). No obstante estas críticas, para la mayoría de los biólogos evolutivos aún es evidente la necesidad de contar con más trabajos cuantitativos que nos indiquen qué tan importante es en realidad la selección natural como mecanismo explicativo del proceso evolutivo (Núñez-Farfán 1993) y, en este sentido, las interacciones planta-polinizador ofrecen un sistema ideal para dicho estudio.

(ii) Limitación por recursos

(a) Deficiencia de nutrientes en el suelo y limitación por luz y agua: Estos factores limitan tanto el crecimiento como el potencial reproductivo de las plantas. En poblaciones experimentales ha sido ampliamente observado el efecto de limitación por nutrientes (Matthews 1963; Kozlowski y Keller 1966). En poblaciones naturales se ha sugerido y demostrado en algunos casos que la falta de nutrientes en el sustrato limita el tamaño y número de flores que llegan a madurar (Montalvo y Ackerman 1987; Tanner *et al.* 1990; Tanner *et al.* 1992). Además efectos de falta de luz y agua no solo limitan la reproducción en una temporada, sino que pueden tener efectos acumulativos que llegan a limitarla en varios episodios reproductivos (Lugo y Rivera 1987).

En plantas perennes la explicación más común que se ha dado al bajo éxito reproductivo respecto a dichos factores, tiene que ver con la evolución de sus historias de vida (Charlesworth 1989). Las plantas perennes tienen que asignar recursos para la producción de flores, frutos y semillas, además de mantener una cantidad de reservas para la sobrevivencia y el crecimiento durante las siguientes temporadas. Teóricamente estos "compromisos" con otras funciones las obligan a abortar una proporción de frutos y semillas, debido a que los nutrientes son un recurso finito (Stephenson y Bertin 1983), además de que estos "compromisos" podrían explicar la variación temporal en los niveles de fecundidad (por ejemplo, para árboles tropicales, véase Howe 1990).

(b) Pérdida de área fotosintética: La actividad de los herbívoros tiene como consecuencia directa la disminución del tejido fotosintético de las plantas. Así mismo, disminuye la tasa de asimilación de energía y puede causar un severo desbalance entre la demanda reproductiva y la energía disponible en la planta (Stephenson 1980; Crawley 1983). Así, se ha observado que altos niveles de herbivoría inducen a altas tasas de abortación de frutos (Stephenson 1980; Domínguez y Dirzo 1994), y que exclusiones experimentales de herbívoros tienen como consecuencia una mayor fecundidad de las plantas (Zammit y Hood 1986; Domínguez 1990).

(iii) Aspectos genéticos

Existen una serie de evidencias que muestran que la fecundidad en plantas puede ser reducida debido a varios factores de tipo genético. Por ejemplo, algunas especies que predominantemente se entrecruzan presentan altas cargas genéticas, que pueden manifestarse incluso en momentos previos a la formación de semillas. Estas cargas se presentan como alteraciones en el desarrollo del embrión (Wiens *et al.* 1987; Wiens *et al.* 1989), o como efectos de depresión endogámica en la maduración de frutos y semillas (Schoen 1983), o como efectos posteriores al establecimiento de las semillas (Kalisz 1989).

Aparte de los efectos de depresión endogámica (debida a un flujo genico restringido), Waser i Price (1983; 1989) han propuesto que existen efectos de depresión exogámica (debida a presiones selectivas locales), de tal forma que se podría esperar que existan distancias óptimas de entrecruzamiento, en las que ambos efectos de depresión se minimizan al mismo tiempo que se optimiza la calidad de la descendencia. Sin embargo, en muchas especies de plantas los experimentos de polinización manual que se han llevado a cabo para probar la existencia de la depresión exogámica no han detectado ningún efecto de este tipo de depresión (Bawa y Webb 1984; Koptur 1984; Widén y Widén 1990).

Otro efecto genético relacionado que puede ocurrir en plantas autoincompatibles, es que los parientes cercanos pueden compartir alelos de incompatibilidad, por lo que las cruza entre ellos pueden ser completa o parcialmente incompatibles (Stucky y Beckmann 1982; Levin 1989). Además de estos efectos, algunas alteraciones en los números cromosómicos pueden tener una influencia importante en los niveles de fecundidad (para una revisión amplia respecto a este último punto ver Levin 1983).

Hipótesis evolutivas

Se han formulado básicamente tres hipótesis para tratar de explicar la baja fecundidad en las plantas desde una perspectiva evolutiva:

(i) Atracción de polinizadores

Esta hipótesis sugiere que la producción masiva de flores pudo haber evolucionado como

una forma de atraer polinizadores asegurando la fecundación de sus semillas y/o el transporte de sus granos de polen (Willson 1983). De acuerdo a esta hipótesis, la ganancia se reflejaría en una desproporcionada tasa de visitas, para compensar la pérdida de flores y óvulos que nunca llegan a producir semillas. En la literatura existen trabajos en los que se demuestra que plantas que presentan un mayor número de flores reciben un mayor número de visitas y producen más frutos y semillas (por ejemplo ver a Schemske 1980; Bell 1985).

En particular para especies de árboles tropicales, se ha mencionado que un exceso en la producción de flores puede tener un doble efecto negativo. En primer lugar un gran número de flores no solo atrae polinizadores sino a una gran diversidad de otro tipo de visitantes, como robadores de polen y néctar. Además en estos árboles la probabilidad de fecundación entre flores del mismo individuo (geitonogamia), aumentan considerablemente (Arroyo 1974; Bawa y Webb 1983; y véase Klinkhamer y de Jong 1993a), lo que en especies autoincompatibles resulta en una alta aborción de frutos. Así, el problema de movimiento de los polinizadores entre árboles depende de factores intrínsecos, como variaciones en sus patrones de producción de néctar y número de flores (Frankie y Haber 1983; Bell 1985), o extrínsecos, como la estructura poblacional y conducta de otras especies en la comunidad (Bullock *et al.* 1989), e interacciones entre visitantes florales (Frankie y Haber 1983).

(ii) Hipótesis de Bet-hedging

Esta hipótesis sostiene que la producción de flores en "exceso" pudo haber evolucionado para permitir a las plantas responder a variaciones temporales en uno o en varios factores limitantes, teniendo suficientes flores disponibles para aprovechar "momentos ecológicos buenos" en los que las condiciones ambientales fueran óptimas (Philipii y Seager 1989; Koslowski y Sterns 1989). De esta manera, las plantas estarían "preparadas" para, por ejemplo, situaciones de bajos niveles de herbivoría, altas densidades de polinizadores, elevadas cantidades de nutrientes y agua, y de esta manera aprovechar al máximo su potencial reproductivo dejando un alto número de descendientes.

La variación de recursos esenciales para la reproducción de plantas entre años y entre

poblaciones (por ejemplo véase Epling y Lewis 1954; Mooney y Kumerow 1981), así como variaciones espacio temporales en la composición de los gremios de especies que interactúan con las plantas (Horvitz y Schemske 1984; Herrera 1987; 1988; Horvitz y Schemske 1990) ha sido ampliamente observada. Estas variaciones sugieren que efectivamente hay "momentos ecológicamente buenos" y "momentos ecológicamente malos", a los cuales las plantas, especialmente las perennes, tienen que responder.

Sin embargo, es obvio que esta hipótesis no es fácil de probar debido a que, desde el punto de vista del diseño experimental, se tienen que controlar varios factores a la vez, y además tener datos de varios años del éxito reproductivo y de muchas variables ambientales (Stephenson 1980; Schemske y Horvitz 1988; Howe 1990).

(iii) Selección sexual

La hipótesis de selección sexual atribuye la "sobreprducción" de flores a un conflicto entre la optimización que debe hacer una planta entre su función masculina, de dispersión de polen y fecundación de óvulos, y su función femenina, de producción de frutos (Willson 1979; Willson 1983). De acuerdo a la idea clásica de Bateman (Richards 1986), en la selección sexual se espera que la adecuación femenina esté limitada por la disponibilidad de recursos para madurar frutos y semillas, y que la adecuación masculina esté limitada por la cantidad de apareamientos, por lo que la producción de flores serviría más para la función masculina (Willson 1979; Lloyd 1980; Udovic y Aker 1981; Stanton 1994). Sin embargo, en este proceso de competencia por "pareja", la selección sexual podría llevar por una parte a eventos de aborción selectiva, que tendría un efecto inmediato en la adecuación materna y a eventos de la dinámica misma de donación de polen, donde dicho efecto sería en la adecuación paterna (para una revisión reciente del tema ver Lyons *et al.* 1989; Arnold 1994; Willson 1994).

(a) Aborción selectiva. En muchas especies de plantas se han detectado procesos de aborción selectiva tanto de frutos como de semillas (Stephenson 1981; Stephenson y Bertin 1983). por lo que ha sugerido que la producción de un "exceso" de flores permitiría el incremento de la adecuación promedio esperada de las semillas (y con esto de la planta madre), a través de la

eliminación de semillas que tuvieran un bajo rendimiento fisiológico y que provinieran de cruzas "inadecuadas" (Nakamura 1986). Esta aborción selectiva se espera que ocurra especialmente en especies autoincompatibles, ya que en especies autocompatibles los procesos de endogamia promueven homocigosis, reduciendo de esta manera la varianza genética de las semillas y con ello las bases genéticas para la retención selectiva de frutos (Sutherland 1986).

(b) Donación de polen. Tanto la aborción selectiva como las hipótesis anteriores, le dan un especial énfasis a que la "sobreprducción" de flores aumenta el éxito de la función femenina, ya sea incrementando la producción de frutos y semillas, o aumentando la calidad genética de éstas. Janzen (1977) y Willson (1979) propusieron que si el incremento en la ganancia a través de la función masculina, dada por la producción de flores en exceso, era más grande que la pérdida a través de la función femenina, entonces dicha producción de flores en exceso sería favorecida por la selección natural. Además, si efectivamente existen recursos limitados para la maduración y el sostenimiento de los frutos, éste hecho podría promover una fuerte competencia entre los donadores de polen para fecundar los óvulos disponibles, de tal forma que se podría esperar que la selección favoreciera grandes "demostraciones" florales para atraer polinizadores.

En términos generales en la literatura existe ya un buen cúmulo de información respecto a las hipótesis ecológicas y evolutivas que se han mencionado para una gran cantidad de especies de plantas. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, existen relativamente pocos trabajos en los que se han evaluado finamente varios aspectos de la ecología reproductiva de árboles tropicales.

En esta tesis se presenta, mediante el empleo de diferentes métodos experimentales y de observaciones en el campo, un estudio en el que se intentó explicar la baja eficiencia reproductiva del árbol tropical *Ipomoea wolcottiana*. Se consideró a esta especie como ideal para un estudio de este tipo, debido a que su gran aborción de frutos y variación intrapoblacional en su éxito reproductivo, así como su interacción con herbívoros y polinizadores, sugerían que varias hipótesis de carácter ecológico y evolutivo, podrían ser exploradas en una especie con una forma de vida de la que se carece de mucha información desde esta perspectiva.

CAPÍTULO II

SITIOS DE ESTUDIO E HISTORIA NATURAL DE *Ipomoea wolcottiana*

Contenido:

Sitios de estudio.....15

Historia Natural de *Ipomoea wolcottiana*.....17

SITIOS DE ESTUDIO E HISTORIA NATURAL DE *Ipomoea wolcottiana*

SITIOS DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en dos poblaciones distantes entre si de *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae), una localizada en la costa occidental de México en el estado de Jalisco, población Chamela (19° 30' N y 105° 03' O), y la otra en la región central de México en el estado de Puebla, población Tehuacán (18° 20' N y 97° 28' O).

La población de Chamela se ubicó dentro de los terrenos de la Estación de Biología Chamela (IBUNAM) y fue estudiada entre el mes de junio de 1990 al mes de agosto de 1993, abarcando dos temporadas reproductivas. Este sitio se caracteriza por presentar un periodo de lluvias estacional que ocurre entre el mes de junio y noviembre, con algunas lluvias invernales de intensidad variable (Bullock 1986; García-Oliva *et al.* 1992). La precipitación total anual es en promedio de 608 mm y la temperatura promedio anual es de 24.9 °C (periodo de 1971 a 1992), aunque lluvias extraordinarias pueden modificar drásticamente este patrón (Fig. 2.1) (Bullock 1986; García-Oliva *et al.* 1992). Hasta ahora no existen estudios de las características edáficas de la zona, sin embargo, se sabe que el suelo es rico en nitrógeno y muy pobre en la cantidad de fósforo disponible para las plantas (Lerdau y Holbrook 1991). El tipo de vegetación es predominantemente de selva baja caducifolia, aunque existen algunas zonas de selva mediana subperenifolia (Rzedowski 1978; Lott 1985; Lott *et al.* 1987).

La población de Tehuacán se ubicó en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, dentro de los terrenos del Jardín Botánico de Cactáceas "Helia Bravo" (SEDESOL). El periodo de estudio en esta población comprendió del mes de septiembre de 1991 al mes de febrero de 1992, cubriéndose solo una temporada reproductiva de *I. wolcottiana*. Este sitio se caracteriza por presentar una precipitación total anual en promedio de 380 mm con una marcada sequía intraestival y con una temperatura promedio anual de 21°C (García 1973; Rzedowski 1978). Los suelos son someros, rocosos, en ocasiones halomórficos, con diferente grado de alcalinidad y salinidad (Meyrán 1973).

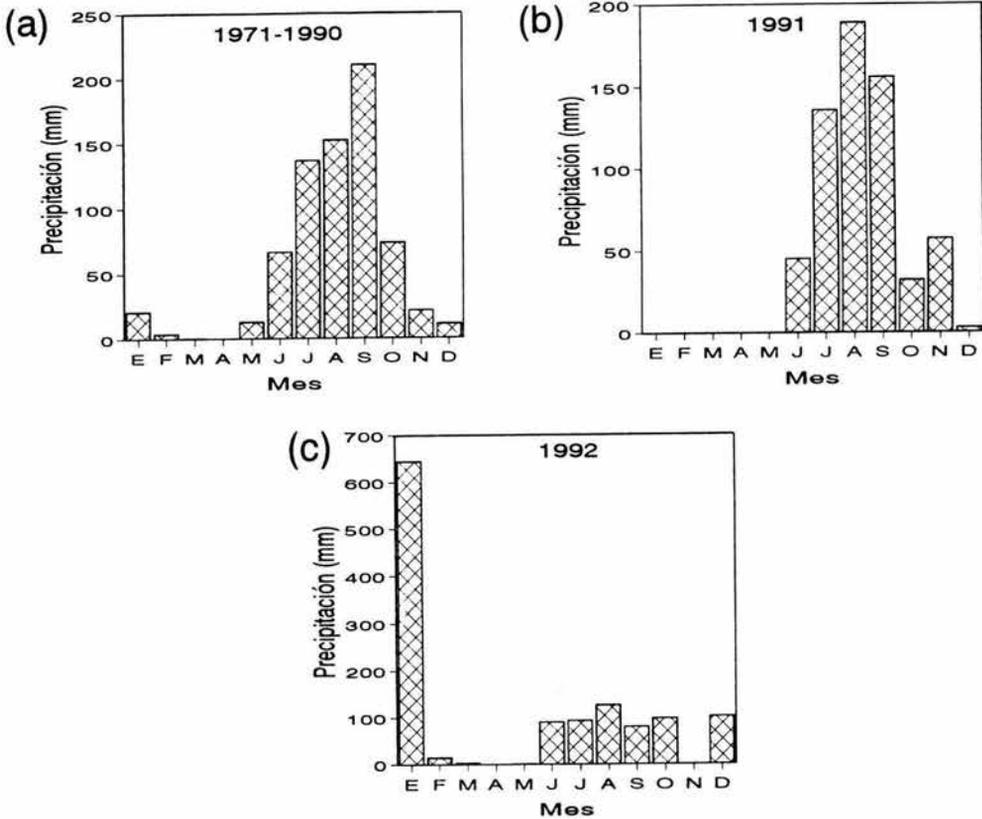


Fig. 2.1 Precipitación (mm) en la Estación de Biología Chamela. En (a) se presentan los promedios mensuales para el periodo 1971-1990, en (b) la precipitación mensual para el año de 1991 y en (c) la precipitación mensual para el año de 1992.

En este sitio tampoco existen estudios detallados de las características físico-químicas y cantidad de nutrientes de los suelos. El tipo de vegetación predominante es matorral xerófilo y se caracteriza por presentar como elementos muy abundantes, cactáceas columnares como *Neuboxbaumia tetetzo* y diferentes especies de leguminosas (Rzedowski 1978; Valiente y Ezcurra 1991; Flores 1994)

Historia Natural de *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae)

La familia Convolvulaceae tiene una distribución Pantropical con pocos grupos que han radiado hacia latitudes templadas. México es considerado como uno de los principales centros de diversificación de la familia (McDonald 1991) y el género *Ipomoea* es uno de los mejores representados con 144 especies conocidas (Austin 1980; Austin y Pedraza 1982; McDonald 1991). Se calcula que aproximadamente 80% de las secciones y series del género presentes en México son endémicas o al menos de origen mexicano (McDonald 1991). *I. wolcottiana* pertenece a la serie *Arborescentes* en la que se incluyen a otras nueve especies que presentan alturas de entre 3 y 9 m, cuatro de estas especies tienen distribución tropical, una xerofítica exclusivamente y el resto, incluyendo a *I. wolcottiana*, abarcan los dos tipos de ambientes.

I. wolcottiana es una planta que ocupa espacios abiertos en los lugares que habita. Se distribuye a lo largo de la costa occidental de México desde el estado de Sonora hasta el estado de Chiapas, con algunas poblaciones distribuidas hacia el centro de México en los estados de Puebla y Morelos (Mc Donald 1991; y datos del Herbario Nacional MEXU). En las zonas de selva baja caducifolia esta especie mide entre 3 y 15 m de altura mientras que en las zonas más desérticas no pasa de los 5 m (obs. pers.). La época de foliación ocurre en la temporada de lluvias (junio-noviembre) y la floración se inicia con la temporada de secas (Bullock y Solís-Magallanes 1990). En la población de Chamela la floración empieza normalmente en el mes de diciembre mientras que en la población de Tehuacán comienza a partir del mes de octubre. Se ha observado que pueden ocurrir modificaciones en el patrón fenológico por lluvias invernales, los cuales provocan un mayor periodo de retención y producción de hojas y un retraso en la producción de flores (Bullock *et al.* 1987; Bullock y Solis-Magallanes 1990). De hecho, en la población de Chamela una alta cantidad de lluvia registrada en el mes de enero durante el segundo año de estudio (Fig. 2.1), provocó un desplazamiento en la producción de flores y frutos. El pico de floración de ese año ocurrió hasta el mes de marzo y la época de fructificación fue entre los meses de febrero y junio, cuando su periodo "normal" ocurre entre enero y abril (Bullock y Solis-Magallanes 1990; obs. pers.). En la población de Tehuacán la fructificación abarca desde el mes

de noviembre hasta febrero (obs. pers.).

Las flores de *I. wolcottiana* son perfectas, gamopétalas, de color blanco y presentan cinco anteras (Bullock *et al.* 1987). La antesis floral inicia en la noche en las dos poblaciones (aproximadamente a las 2:00 AM) y termina al rededor del mediodía (aproximadamente a las 13:00 PM) del mismo día. En ambas poblaciones la receptividad de los estigmas se mantiene durante toda la antesis floral (Bullock *et al.* 1987; obs. pers.). La mayoría de las especies del género *Ipomoea* son polinizadas principalmente por abejas (Schlising 1970; McDonald 1991) y en las que presentan antesis nocturna pueden ser polinizadas por esfíngidos (Murcia 1990) y rara vez por murciélagos (McDonald 1991). En la población de Chamela las flores de *I. wolcottian* son visitadas durante la noche en una frecuencia muy baja por esfíngidos (N= 2 visitas en 20 horas de observación en 4 noches) y durante el día por al menos 20 especies de abejas y abejorros (Bullock *et al.* 1987; obs. pers.). Sin embargo, muchos de los visitantes en esta población no hacen contacto con las estructuras reproductivas y la mayoría de sus visitas ocurren entre flores del mismo árbol (Bullock *et al.* 1987; obs. pers.). En contraste, en la población de Tehuacán solo se han observado visitas de la abeja europea *Apis mellifera* durante el día (N=70 horas de observación en 10 días) y no se han observado visitantes nocturnos (N=35 horas de observación en 5 noches).

El sistema de cruzamiento de *I. wolcottiana* es alógamo como ocurre en la mayoría de las especies del mismo género (Martin 1970; Devall y Thien 1989; McDonald 1991), presentando un sistema de autoincompatibilidad tanto en la población de Chamela (Bullock *et al.* 1987), como en la población de Tehuacán (N=60 autopolinizaciones manuales en flores de 10 individuos en las que no se obtuvo frutos).

Prácticamente la única diferencia notable entre las flores de las dos poblaciones (ver capítulo 4), es que en la población de Chamela existe una gran variación en la separación de las estructuras reproductivas (anteras-estigma) y en la longitud de las anteras. En la población de Tehuacán todas las flores presentan sus estructuras femeninas y masculinas del mismo tamaño y no hay separación espacial entre ellas (ver cap. 4).

Para estimar el número de estructuras reproductivas: inflorescencias, flores, frutos maduros y la eficiencia en la producción de frutos (frutos/flores), se marcaron 35 árboles en la población de Chamela en el año de 1991 y 40 árboles en la población de Tehuacán en el año de 1992, contando en seis ramas por árbol dichas estructuras reproductivas. En la tabla 2.1, se muestran los promedios y desviaciones estándar para todas las estructuras reproductivas, asimismo se observa que no existen diferencias notables entre las poblaciones en estas características.

Tabla 2.1 Promedios (\pm DE) de la producción de estructuras reproductivas en *Ipomoea wolcottiana*, en la población de Chamela y en la población de Tehuacán. El número de árboles mostrados en la población de Chamela fue de 35 y en la de Tehuacán de 40. Todos los conteos se llevaron a cabo en seis ramas marcadas en cada árbol (ver texto).

Estructura	Chamela		Tehuacán	
	Promedio	DE	Promedio	DE
Número de inflorescencias por rama	4.11	5.24	9.8	6.9
Número de flores por rama	16.97	17.64	21.6	24.3
Número de frutos maduros por rama	1.74	4.98	3.75	4.1
Producción de frutos maduros por rama (%)	9.6	25.1	16.9	19

En términos generales, la eficiencia en la producción natural de frutos es generalmente baja en las dos poblaciones (Tabla 2.1). Un análisis gráfico de la distribución en la producción de todas las estructuras reproductivas para ambas poblaciones se muestra en las figuras 2.2 y 2.3. En los dos casos y para la mayoría de las estructuras, las formas de las distribuciones son de tipo leptocúrtico, mostrando en términos generales muchos individuos con una baja producción (más del 70% en todos los casos) de inflorescencias, flores y frutos, y unos cuantos individuos con producciones altas.

En la población de Chamela algunos estudios previos han mostrado valores de eficiencia en la producción de frutos (número de frutos maduros/número de flores) de $17\pm 20\%$ (media \pm

desviación estándar), con individuos que tenían una producción de 0% hasta individuos con una producción del 50% (Bullock 1985; Bullock *et al.* 1987). Incluso en esta población se han detectado individuos que consistentemente a lo largo de varias temporadas reproductivas, no producen frutos a pesar de producir flores (Bullock *et al.* 1987).

Los frutos de *I. wolcottiana* son secos y dehiscentes y presentan de manera constante tres semillas maduras que son dispersadas por el viento y una que es abortada (N=120 frutos observados).

Adeás, en la población de Chamela se ha observado que *I. wolcottiana* presenta tasas muy elevadas (hasta de un 30% del área total) de herbivoría foliar (Phillip *et al.* 1995; y ver el capítulo 3). Por otro lado, la depredación de botones florales debida al ataque de larvas parece ser intensa en esta misma población (Bullock *et al.* 1987; obs. pers.). De manera contrastante, en la población de Tehuacán prácticamente no existe herbivoría foliar (obs. pers.) y no hay depredación de botones florales (obs. pers.).

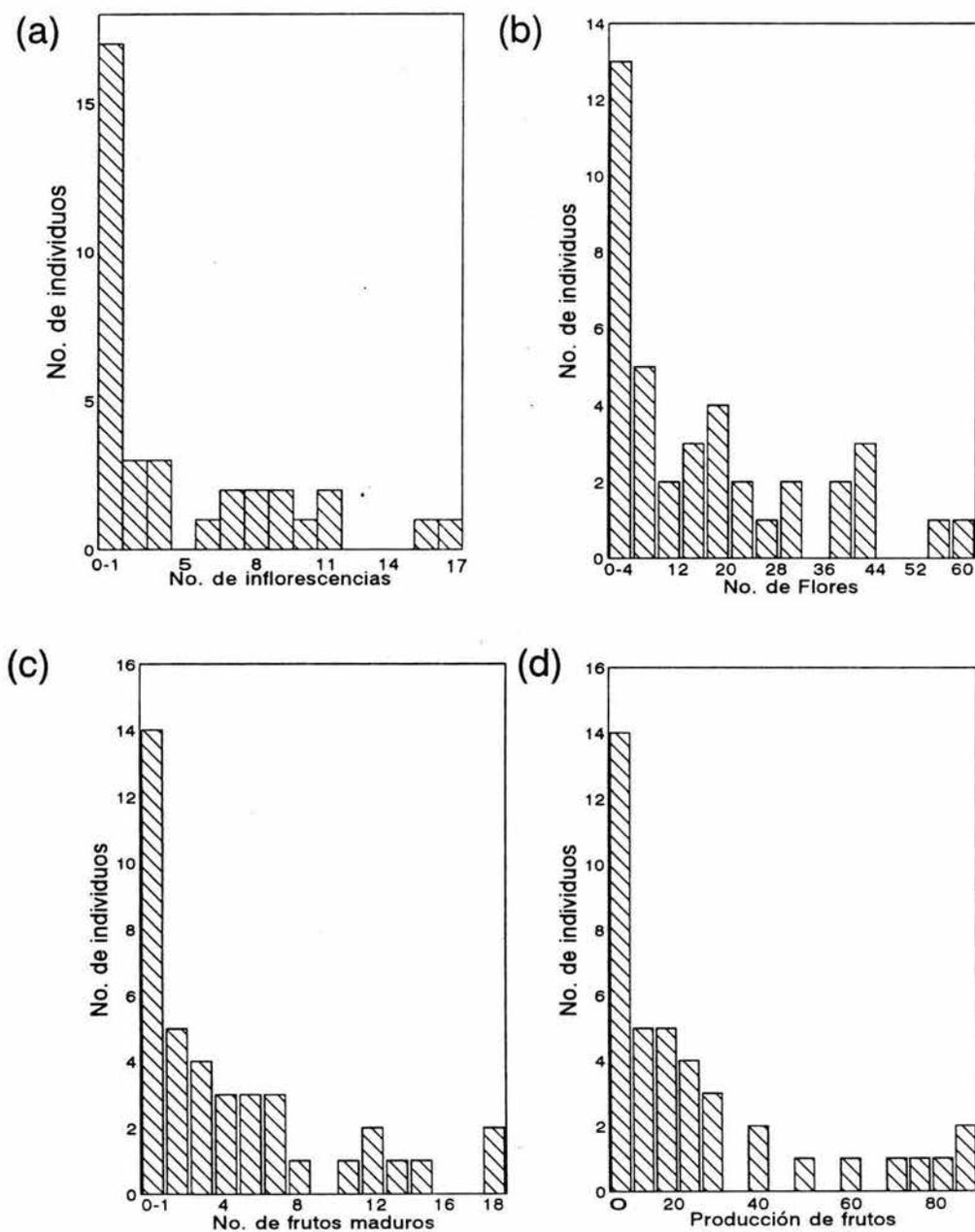


Fig. 2.2 Distribución de frecuencias para (a) número de inflorescencias; (b) número de flores; (c) número de frutos maduros; y (d) eficiencia en la maduración de frutos o producción de frutos maduros (número de frutos/número de flores), en *Ipomoea wolcottiana* en la población Chamela para el año 1991.

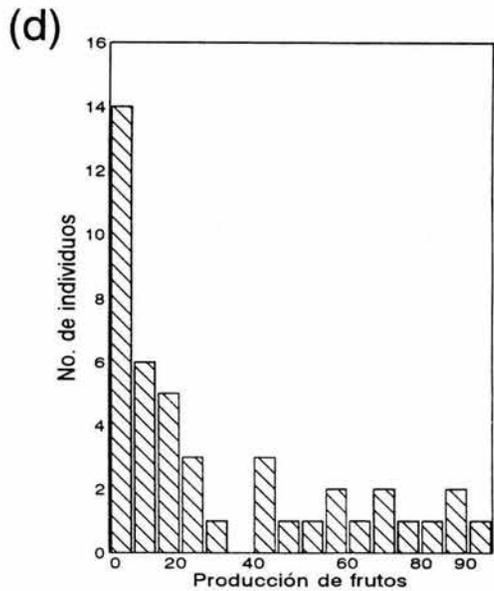
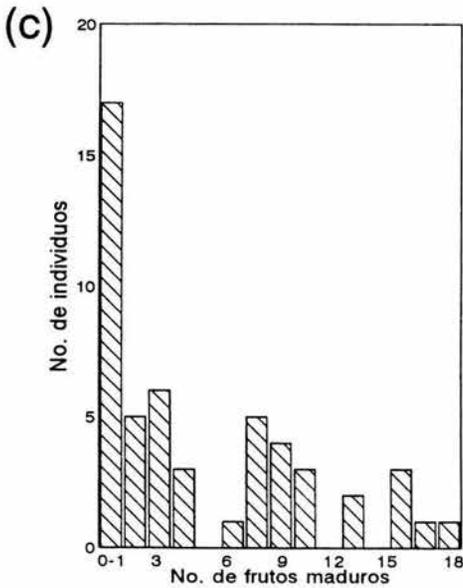
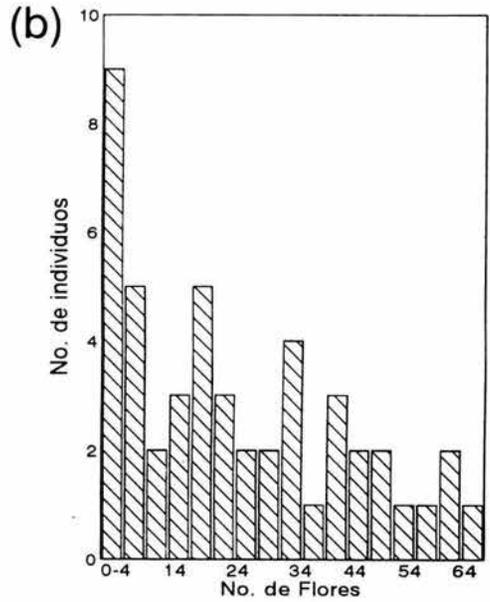
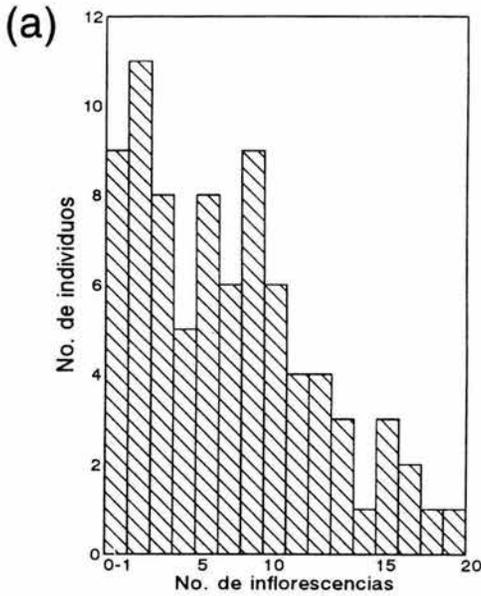


Fig. 2.3 Distribución de frecuencias para (a) número de inflorescencias; (b) número de flores; (c) número de frutos maduros; y (d) eficiencia en la maduración de frutos o producción de frutos maduros (número de frutos/número de flores), de *Ipomoea wolcottiana* en la población Tehuacán para el año 1992.

CAPÍTULO III

EFFECTO DE LA HERBIVORÍA, FÓSFORO Y POLINIZADORES EN LA FECUNDIDAD DE *Ipomoea wolcottiana*

Contenido:	Página
Resumen.....	24
Introducción.....	24
Materiales y métodos.....	27
Experimento de adición de fósforo y control de la herbivoría foliar.....	27
Experimento de polinización manual.....	30
Tasas de visitantes florales.....	30
Depredación de botones florales.....	31
Resultados.....	32
Experimento de adición de fósforo y control de la herbivoría foliar.....	32
Experimento de polinización manual.....	33
Tasas de visitantes florales.....	39
Depredación de botones florales.....	39
Discusión.....	41

EFFECTO DE LA HERBIVORÍA, FÓSFORO Y POLINIZADORES EN LA FECUNDIDAD DE *Ipomoea wolcottiana*

RESUMEN

Se presentan los resultados de dos años de estudio (1991-1992) durante los cuales se evaluaron con una serie de experimentos y observaciones las siguientes hipótesis ecológicas para explicar la baja fecundidad observada en *Ipomoea wolcottiana*. (1) Limitación de recursos debida al efecto de la herbivoría foliar y falta de fósforo en el suelo; (2) Limitación debida a la carencia de polen compatible y de polinizadores; y (3) Limitación por efecto de la depredación de estructuras reproductivas. Respecto a la limitación por recursos, experimentos de adición de fósforo en el suelo y del control de la herbivoría foliar, mostraron que durante el segundo año de estudio la adición de fósforo provocó un incremento del 200% en el número de inflorescencias y flores, y de un 400% en el número de frutos iniciados. Por su parte la exclusión de herbívoros incrementó en el primer año en un 12% las probabilidades de que una flor se iniciara en fruto y en el segundo año en un 22% el número de flores. Se observaron efectos de interacción entre la adición de fósforo y el control de la herbivoría en el peso de las semillas en el primer año. Los árboles con ambos tratamientos produjeron semillas que en promedio pesaron un 22% más que semillas de los árboles control. En cuanto a la hipótesis de limitación por polen y por polinizadores, experimentos de polinización manual incrementaron en un 58% la producción de frutos maduros en el primer año, y en 75% durante el segundo, sugiriendo que la limitación por polen compatible es importante en *I. wolcottiana*. Observaciones de tasas de visitas a las flores mostraron una gran variación temporal en la cantidad de visitas entre años, pero no en cuanto a las especies visitantes. Durante el segundo año cada flor recibió en promedio seis veces más visitas en comparación con el primer año. Respecto a la hipótesis de depredación de estructuras reproductivas, los resultados mostraron que la depredación de botones florales varió en intensidad entre años, de un 18% para el primer año a un 33% para el segundo. Un reflejo de la variación en las tasas de visitas y la depredación de botones florales, fue la producción natural de frutos. En el primer año la eficiencia en la producción de frutos fue de 16%, mientras que en el segundo sólo fue de 6%. De acuerdo a estos resultados, todas las hipótesis ecológicas propuestas son importantes, en mayor o menor grado, para explicar la baja fecundidad observada en *I. wolcottiana*. Desde un punto de vista evolutivo, los resultados sugieren que existe una compleja interrelación entre diferentes fuerzas selectivas que actúan para moldear el patrón reproductivo de esta especie, pero que las hipótesis de bet-hedging y de selección sexual pueden ser consideradas como posibles explicaciones a la alta aborción de flores en *Ipomoea wolcottiana*.

INTRODUCCION

Una observación común en una gran cantidad de especies de plantas hermafroditas es la baja eficiencia reproductiva en términos de las flores que llegan a frutos y de óvulos que se convierten en semillas (Stephenson 1981; Wiens 1984; Sutherland 1986; Ayre y Whelan 1989; Charlesworth 1989), además de la gran variación intraespecífica en sus patrones de éxito reproductivo (Wiens 1984; Herrera 1991; Herrera 1993; ver capítulo 1 para una revisión más extensa). Así se han propuesto hipótesis de carácter próximo o

ecológicas para explicar los altos niveles de aborción de estructuras reproductivas que limitan la fecundidad de las plantas hermafroditas. Dentro de estas hipótesis próximas o ecológicas se incluyen la disponibilidad de recursos (Janzen *et al.* 1980; Horvitz y Schemske 1988; Ackerman y Montalvo 1990); la depredación de flores, frutos y semillas (Heithaus *et al.* 1982; Louda 1982; Marquis 1984; Siemens 1994); la eficiencia en la polinización (Bierzychudek 1981; Aker 1982; Horvitz y Schemske 1984); y efectos ambientales (Ayre y Whelan 1989; Vaughton 1991).

Otra serie de hipótesis consideran las causas últimas o evolutivas, partiendo de la idea de que la aparente sobreproducción de flores y óvulos es una respuesta adaptativa a diferentes presiones de selección (Lloyd 1980; Stephenson 1981). Dentro de este grupo de hipótesis se incluyen la atracción de polinizadores, en la que se considera que un mayor despliegue floral aumenta de manera directa el número de visitantes florales y la calidad del polen que reciben (Schemske 1980; Stephenson 1981). La hipótesis de selección sexual, en la que se plantea que la sobreproducción de flores sirve más para la función masculina de donación de polen, que para la función femenina de maduración de frutos y semillas (Janzen 1977; Willson 1979; Stephenson y Bertin 1983), dando además a las plantas la posibilidad de "elegir" frutos de una mayor calidad genética mediante procesos de aborción selectiva (Stephenson y Bertin 1983; Bawa y Webb 1984; y ver Lyons *et al.* 1989). Y la hipótesis de "bet-hedging" que considera la impredecibilidad en la disponibilidad de recursos que permitiría a las plantas responder, con una sobreproducción de flores y óvulos, a la variación temporal en uno o varios factores limitantes (Ayre y Whelan 1989; Koslowski y Stearns 1989).

En cuanto a las hipótesis ecológicas, evidencias de tipo empírico, experimental y teóricas indican que los factores ecológicos pueden actuar de manera conjunta, aunque no necesariamente al mismo nivel de respuesta, y determinar entre varios de ellos los niveles de fecundidad (Bertin 1985; Haig y Westoby 1985; Copland y Whelan 1989; Vaughton 1991). Sin embargo y a pesar de estas evidencias, existen pocos trabajos que hayan

evaluado experimentalmente y en condiciones naturales más de un factor a la vez, así como sus variaciones temporales. De igual forma, la mayoría de los estudios se han enfocado en especies de hierbas o arbustos (por ejemplo ver a Willson y Price 1980; Lee y Bazzas 1982; Whelan y Goldingay 1989; Domínguez y Dirzo 1994), y muy pocos en especies de árboles tropicales (Bullock y Bawa 1981; Roubik *et al.* 1982; Bawa y Webb 1984; Koptur 1984), a pesar de que la forma de vida puede llevar a estrategias reproductivas muy diferentes (Ramírez 1993).

Ipomoea wolcottiana, es un árbol tropical que se caracteriza por presentar una baja fecundidad femenina (producción de frutos) y una gran heterogeneidad en sus niveles de fecundidad (Bullock *et al.* 1987; y ver capítulo 2), existiendo incluso en sus poblaciones individuos aparentemente estériles al menos para la función femenina (Bullock *et al.* 1987). Dentro de las posibles causas de esta baja eficiencia reproductiva, se encuentran la baja disponibilidad de fósforo en el suelo en los lugares que habita (Lerdau y Holbrook 1991; Jaramillo y Maass 1993), los altos niveles de herbivoría foliar (Fillip *et al.* 1995), y de botones florales parasitados (obs. pers.), así como la probable baja efectividad de sus polinizadores (Bullock *et al.* 1987; obs. pers.).

En el presente capítulo, se presentan los resultados de dos años de estudio en los que se evaluaron tres hipótesis ecológicas, para explicar el patrón de producción de estructuras reproductivas (número de inflorescencias, flores, frutos y semillas) y el éxito en la eficiencia reproductiva vía la función femenina (producción de frutos y semillas), observado en *I. wolcottiana* en la población Chamela. Las hipótesis analizadas fueron (1) limitación de recursos, que se evaluó mediante un experimento de control de la herbivoría foliar y adición de fósforo en el suelo; (2) limitación por polen compatible y por polinizadores, que se analizó mediante experimentos de polinización manual y observación y censos de visitantes florales; y (3) limitación por efecto de la depredación de botones florales.

Con la información generada de los experimentos y observaciones, al final de este capítulo se discuten las implicaciones de los resultados observados en torno a algunas de las hipótesis evolutivas que se han propuesto para explicar la baja producción de frutos en plantas hermafroditas.

MATERIALES Y METODOS

Experimento de adición de fósforo en el suelo y control de la herbivoría foliar

Para evaluar los efectos de la herbivoría foliar y de la cantidad de fósforo en el suelo, así como su efecto conjunto, se diseñó un experimento factorial (2x2) con estos dos factores con dos niveles cada uno : con y sin adición de fósforo en el suelo, y con y sin control de la herbivoría mediante el uso de insecticida. Para esto se marcaron 40 árboles de *I. wolcottiana* localizados en tres diferentes veredas dentro de la Estación de Biología Chamela ("Chachalaca", "Camino Antiguo Sur" y "Eje Central"), asignando 10 al azar a cada tratamiento e incluyendo en cada uno de dichos tratamientos un individuo de los que se habían reportado como estériles en un trabajo previo (Bullock *et al.* 1987). Se utilizaron los mismos árboles en los dos años de estudio y cada árbol permaneció en el mismo tratamiento al que fue asignado originalmente. De igual forma, en la selección de todos los árboles se procuró que las condiciones como pendiente del suelo y tamaño de los individuos fueran más o menos homogéneas. A cada árbol se le midió el diámetro a la altura del pecho (DAP), señalando la altura a la que fueron medidos para futuras estimaciones de su crecimiento relativo, el cual se estimó como el cociente entre la diferencia del DAP final menos el DAP inicial, entre el DAP inicial. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en el DAP inicial (ANOVA, $F_{(3,36)}=0.38$, $p>0.5$).

En cada árbol se marcaron 10 ramas en diferentes niveles de la copa, procurando abarcar en todos ellos la heterogeneidad en los niveles de luz incidente. En estas ramas se realizaron censos del número de inflorescencias, número de flores y número de frutos

producidos. Los resultados obtenidos en las 10 ramas se tomaron como una estimación de la producción de todo el árbol. Estas variables se consideraron tanto como variables de fecundidad absolutas, que reflejan diferencias en el éxito reproductivo a nivel individual, como variables de fecundidad relativa o de eficiencia, que a su vez reflejan el éxito a nivel de estructuras (Herrera 1991). Las variables absolutas de fecundidad fueron: (1) Número total de inflorescencias; (2) Número total de flores; (3) Número total de frutos iniciados; y (4) Número total de frutos maduros. Las variables de eficiencia fueron: (1) Número de flores por inflorescencia; (2) Eficiencia en la iniciación de frutos (número total de frutos iniciados/número total de flores); y (3) Eficiencia en la maduración de frutos (número total de frutos maduros/número total de frutos iniciados).

Se consideró que un fruto se iniciaba al momento en que la corola de la flor se perdía y el "fruto" permanecía en el árbol. Los frutos maduros se consideraban cuando estaban completamente secos, de color café y empezaban la dispersión de las semillas.

Los censos de las inflorescencias, flores, frutos iniciados y frutos maduros, se realizaron una vez a la semana durante toda la época de floración y de fructificación. La siguiente expresión se utilizó para estimar el efecto de los tratamientos en la fecundidad total de los árboles (W total), que expresa el número total de semillas producidas:

$$W \text{ total} = (\text{NTF}) \times (\text{NS})$$

donde: NTF= número total de frutos maduros producidos; y

NS = número de semillas por fruto. Para *I. wolcottiana* el valor de NS es constante (NS=3 [ver Historia natural de *I. wolcottiana*, capítulo 2])

En cada árbol se colectaron de 15 a 30 frutos maduros de los cuales se obtuvieron las semillas producidas. Cada semilla fue pesada en una balanza analítica (Ohaus \pm 0.001 gr). El análisis del peso de las semillas sólo se hizo para el primer año, ya que en el segundo no se pudo obtener un tamaño de muestra adecuado.

El control de la herbivoría foliar se llevó a cabo con el uso combinado de dos tipos de insecticida: Metasistox[®], un insecticida intralaminar o sistémico que elimina insectos

minadores, y Folidol[®], un insecticida de contacto que actúa sobre larvas de diferentes especies. Se mezclaron 15 ml de cada insecticida en 10 l de agua, aplicándolos con un aspersor sobre las ramas marcadas en periodos de 20 a 25 días. Para evaluar la efectividad de este método, al final de la época de lluvias se realizó un censo de 100 o todas las hojas que quedaron en cada rama marcada, registrando el porcentaje de daño que presentaban. Con estos censos se obtuvo un índice de daño para cada árbol en los dos años. Las categorías de daño y los índices de herbivoría foliar se obtuvieron siguiendo la metodología usada por Domínguez (1990). Las categorías fueron las siguientes: 0, sin daño; 1, hasta 5% del área foliar removida; 2, entre un 6% y un 10%; 3, entre 11% y 25%; 4, de 26% a 50%; 5, de 51% a 75% y 6, de 76% a 100% del área foliar removida. El índice de daño (ID) se definió como:

$$ID = \frac{(\sum n_i)(n_i)}{N}$$

donde n_i = número de hojas en la categoría i ;

i = categoría de daño.

Debido a que *I. wolcottiana* pierde prácticamente todas sus hojas antes de producir estructuras reproductivas (Bullock *et al.* 1987; Bullock y Solís-Magallanes 1990) y a que el tiempo de permanencia de los insecticidas empleados es corto (Ware 1983; y según información de los fabricantes), no se consideró que su aplicación afectara el número o tipo de visitantes florales.

La adición del fósforo se llevó a cabo una vez al inicio de la temporada de lluvias en los dos años. El fertilizante utilizado fue Superfosfato Triple (FERTIMEX[®]), el cuál se aplicó en seco en un radio aproximado de 2.5 m alrededor del tronco del árbol. La cantidad adicionada fue de 500 gr por árbol, lo cual equivale a 254.7 k/ha. Algunos experimentos previos de fertilización con este fertilizante en la selva de Chamela han mostrado que

adiciones de 250 k/ha aumentan en más de tres veces la cantidad de fósforo total disponible para las plantas (Jaramillo y Maass 1993).

Experimento de Polinización Manual

Para evaluar el efecto de limitación por polen compatible se llevó a cabo un experimento de polinización manual. Se eligieron cinco árboles dentro de los cuales fueron marcadas 20 flores distribuidas en tres ramas, 10 de estas flores fueron polinizadas a mano con al menos tres fuentes distintas de polen (polinización experimental), y las 10 flores restantes fueron dejadas para ser polinizadas de manera natural (polinización natural). Las fuentes de polen para la polinización experimental consistieron de una mezcla de polen de flores de al menos tres árboles que se encontraban separados por una distancia mínima de 10m y una distancia máxima de 300m.

Todas las flores experimentales fueron seguidas mediante censos semanales hasta la maduración de los frutos, estimándose la eficiencia en la producción de frutos como el cociente del número de frutos maduros entre el número de flores manipuladas.

Este experimento de polinización manual se realizó en los dos años de estudio. Sin embargo, no fue posible utilizar los mismos árboles durante el segundo año, ya que debido al evento extraordinario de lluvia ocurrido durante dicho año (ver Fig. 2.1, capítulo 2), sólo dos árboles de los utilizados en el primer año tuvieron flores disponibles para ser polinizadas a mano al momento del experimento.

Tasa de Visitas a las Flores

La estimación del número de visitas por flor se realizó mediante cinco censos durante el pico de floración de *I. wolcottiana*. Estos censos se llevaron a cabo en el mes de enero durante el primer año de estudio. Se muestrearon un total de cinco árboles durante cinco días consecutivos, observando dos árboles por día en periodos de 15 min por 5 min de descanso. Debido a la baja proporción de visitas nocturnas (ver capítulo 2), sólo se consideraron los datos de los visitantes diurnos. El periodo de observación abarcó de las 06:00 a las 13:00 hrs. Se anotaron todas las visitas en las que los posibles vectores de polen

entraban en las flores y en las que había contacto con las estructuras reproductivas. En cada caso se usó un número determinado de flores focales (entre 8 y 10), las cuales eran observadas a una distancia no mayor a 1 m. En todas las observaciones se utilizaron árboles aislados para evitar en lo posible el efecto de atracción de visitantes por árboles vecinos. Además se procuró que el número total de flores en los árboles censados fuera muy similar. En el segundo año las observaciones se realizaron en el mes de marzo debido al desplazamiento temporal de la floración provocado por la lluvia (ver capítulo 2).

Depredación de botones florales

Para estimar el porcentaje de botones florales parasitados por larvas, se tomó una muestra aleatoria de 100 botones florales por árbol en 10 árboles localizados en cuatro veredas dentro de la Estación de Biología ("Camino Antiguo Sur", "Chachalaca", "Eje Central" y "Camino Antiguo Norte"). Estos botones fueron fijados en FAA (3:1:1), se disectaron y se observaron al microscopio (10 x), anotando la presencia o ausencia de larvas. En este muestreo tampoco fue posible contar con botones florales de los mismos árboles durante los dos años por la misma razón mencionada para el experimento de polinización manual. Una muestra de 10 larvas fue llevada al laboratorio para seguir su desarrollo y posterior identificación.

RESULTADOS

Control de la herbivoría foliar y experimento de adición de fósforo en el suelo

(a) Daño por herbívoros

La aspersión del insecticida en las hojas redujo el nivel de herbivoría de manera significativa en ambos años (Tabla 3.1). El índice de daño fue en promedio seis veces menor en aquellos árboles en donde se aplicó el insecticida (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Índices de daño foliar (media±DE) en árboles de *Ipomoea wolcottiana* sometidos a un experimento de aspersión de insecticida para el control de herbívoros (ver texto). Se presenta además el valor de Z para la comparación entre tratamientos para los dos años de la intensidad de la herbivoría. N es el número de árboles para cada tratamiento.

Tratamiento	1990	1991	N
Arboles con insecticida	0.033 ± 0.025	0.0365 ± 0.026	20
Arboles sin insecticida	0.199 ± 0.038	0.191 ± 0.029	20
Valor de Z ^a	3.87 p<0.01	3.86 p<0.01	

^a Aproximación normal de la prueba de Mann-Whitney (Zar 1984).

(b) Variables absolutas de fecundidad

En términos generales, podemos decir que mientras que en el primer año sólo se detectaron diferencias en el peso de las semillas debido a la adición de fósforo y al control de los herbívoros. En el segundo año el fósforo incrementó tanto el número de inflorescencias como el de flores y de frutos iniciados, mientras que el control de la herbivoría, en este segundo año, sólo aumentó el número de flores producidas (Fig. 3.1). De los efectos de interacción, éstos solo fueron significativos para el peso de las semillas (Fig. 3.1), indicando que árboles a los que se les aplicó ambos tratamientos tuvieron un incremento promedio en el peso de sus semillas de un 22.5%. Respecto a las demás

estructuras, los árboles que fueron fertilizados con fósforo produjeron dos veces más inflorescencias, más del doble en el número total de flores y cuatro veces más del total de frutos iniciados que los árboles control y a los que sólo se adicionó insecticida.

Respecto al crecimiento en biomasa (DAP) de los árboles, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los dos años analizados (Fig. 3.1).

(c) Variables relativas y fecundidad total

Los análisis de los efectos relativos sólo mostraron diferencias significativas en árboles con control de herbivoría en la eficiencia de iniciación frutos en el primer año, donde la probabilidad de que una flor se iniciara en fruto aumentó en un 22% (Fig. 3.2). Debido a que no se observaron diferencias significativas en la eficiencia de maduración de frutos, el análisis de fecundidad total (W total) no mostró, en consecuencia, efectos significativos para ninguno de los tratamientos (Fig. 3.3).

Respecto a los árboles estériles incluidos en los tratamientos, no se observó que ninguno de ellos produjera frutos. Sin embargo, al excluirlos de los análisis estadísticos no se modificó ninguno de los resultados, por lo que dichos resultados se presentan considerando los cuatro árboles estériles.

Experimento polinización manual

Los resultados del experimento de limitación por polen para los dos años se muestran en la Tabla 3.2. En los dos años de estudio se encontraron diferencias significativas entre la eficiencia en la producción de frutos maduros de las flores polinizadas a mano (polinización experimental) y las flores que sólo fueron marcadas (polinización natural). En el primer año las flores polinizadas a mano tuvieron en promedio un 58% más de probabilidades de llegar a madurar como frutos), mientras que en el segundo año ésta probabilidad se incrementó en un 75% (Tabla 3.2).

Fig. 3.1 Variación en (a) crecimiento relativo en el DAP (mm); (b) número total de inflorescencias; (c) número total de flores; (d) número total de frutos iniciados; (e) número total de frutos maduros, y (f) peso de las semillas (mg), en árboles de *Ipomoea wolcottiana* sometidos a un experimento de adición de fósforo en el suelo y control de la herbivoría foliar. Se presentan los valores promedio de cada tratamiento para dos años. La leyenda indica la aplicación o no del insecticida. La línea vertical indica un error estándar sobre la media, a excepción del peso de las semillas (f) donde indica una desviación estándar. Los valores del estadístico F se muestran en negritas para efectos significativos, en todos los casos los grados de libertad fueron (3, 36).

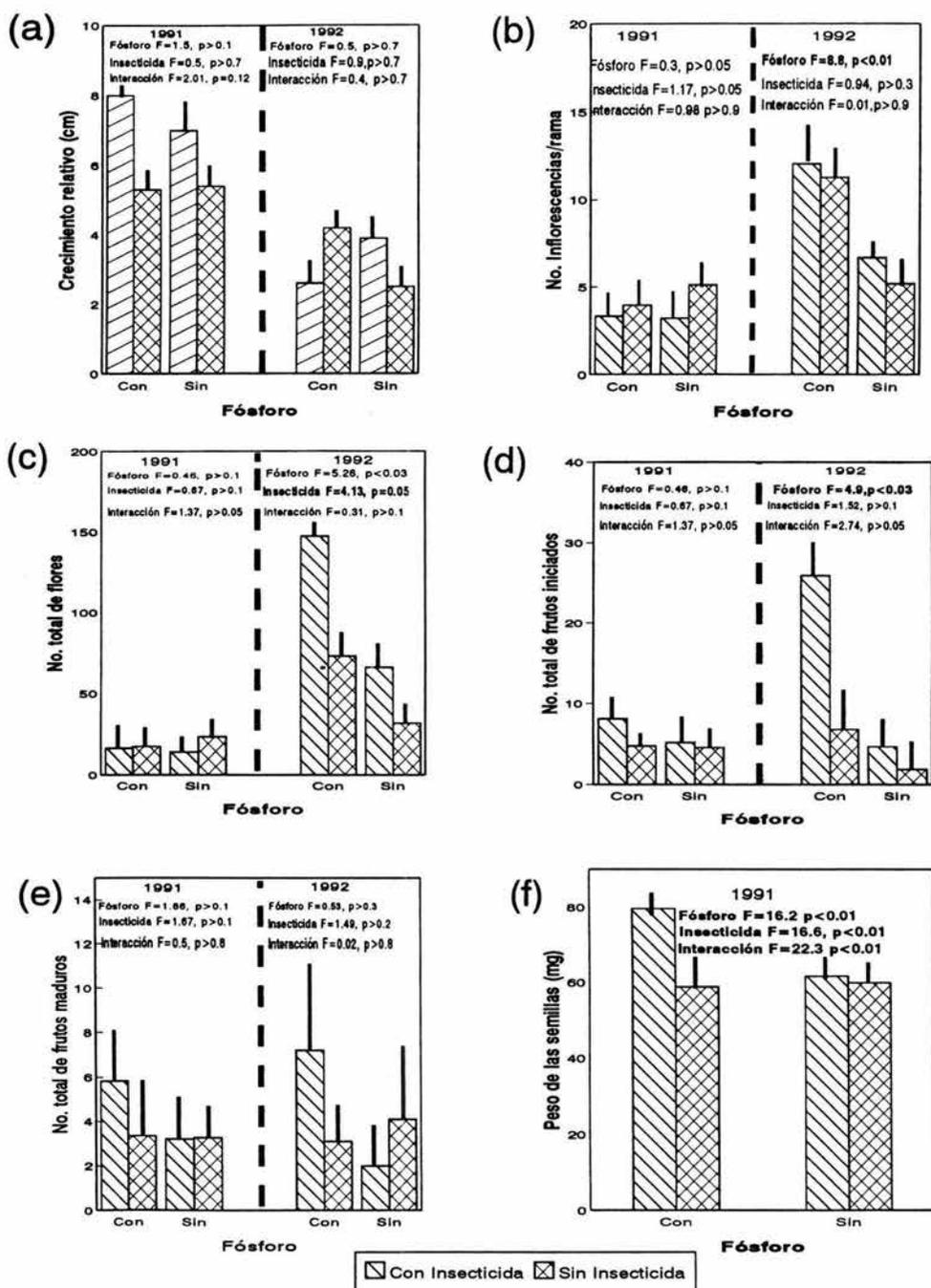
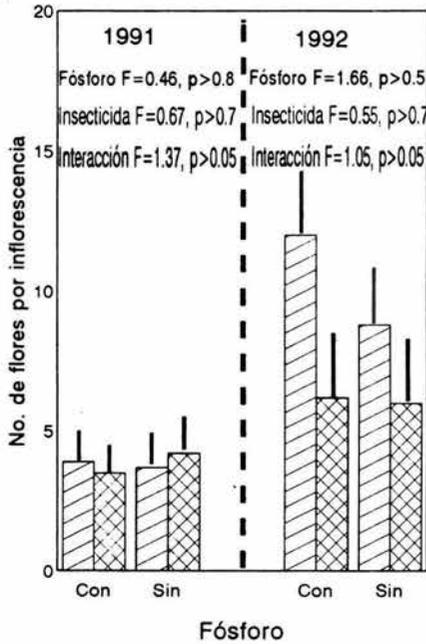
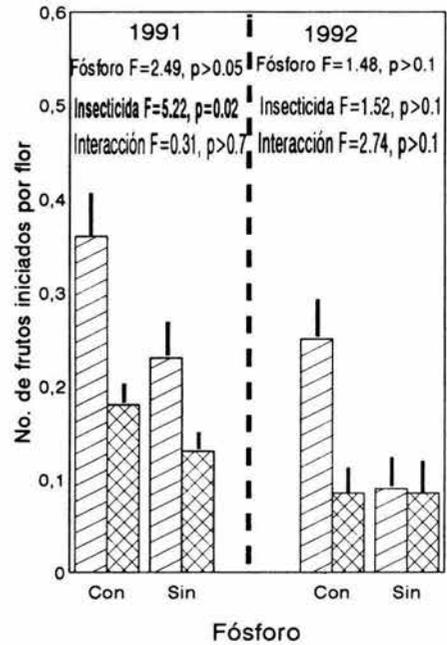


Fig. 3.2 Variación en (a) número de flores por inflorescencia, (b) eficiencia en la iniciación de frutos (número de frutos iniciados/número de flores), y (c) eficiencia en la maduración de frutos (número de frutos maduros/número de frutos iniciados), en árboles de *Ipomoea wolcottiana* sometidos a un experimento de adición de fósforo y control de la herbivoría foliar. Se presentan los valores promedio para dos años. Las líneas verticales indican un error estándar sobre la media. Los valores del estadístico F se muestran en negritas para efectos significativos, en todos los casos los grados de libertad fueron (3, 36).

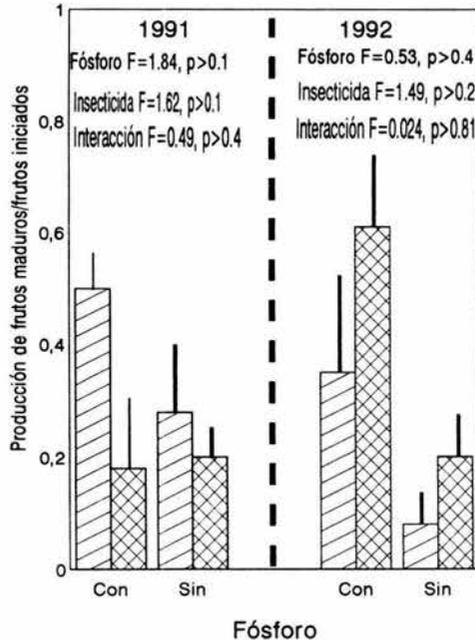
(a)



(b)



(c)



Con Insec. Sin Insec.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

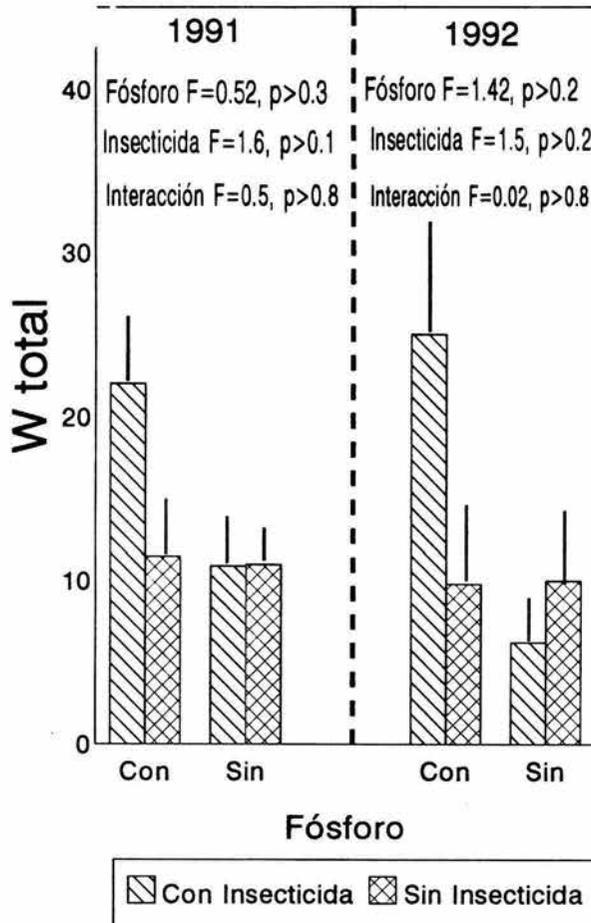


Fig. 3.3 Variación en el número total de semillas producidas o fecundidad total (W total), en árboles de *Ipomoea wolcottiana*, sometidos a un experimento de adición de fósforo en el suelo y control de la herbivoría foliar (ver texto). Se presentan los resultados de dos años de estudio. Las líneas verticales indican un error estándar sobre la media.

Adicionalmente se observaron diferencias significativas en la producción natural de frutos entre los dos años ($t_{(gl\ 18)}=3.16$, $p<0.01$). En 1991 la producción fue un 70.5% mayor respecto a 1992 (Tabla 3.2).

Tabla 3.2 Porcentaje de frutos producidos (promedio \pm DE) bajo diferentes tratamientos de polinización en *Ipomoea wolcottiana*. El experimento se llevó a cabo en cinco árboles distintos en los dos años de estudio (ver texto). El valor de N corresponde al número de flores por tratamiento.

Tratamiento ^a	1991			1992		
	Promedio (\pm DE)	N	t-pareada	Promedio (\pm DE)	N	t-pareada
Pol. Natural	16.0 (10.1)	50	2.77*	6.0 (8.0)	50	3.05*
Pol. Experimental	38.0 (8.0)	50		24.0 (10.1)	50	

^a El análisis estadístico de la producción de frutos se llevó a cabo con la variable transformada a arcoseno y con la modificación de Freeman-Tukey (Zar 1984). En la tabla se presentan los valores promedio y la desviación estándar de los datos originales

* $p<0.05$.

Tasas de visitas florales

En el Tabla 3.3 se muestran los resultados de las tasas de visitas florales en los árboles observados en las dos temporadas reproductivas. Se encontraron diferencias significativas entre años en el número promedio de visitas/flor/minuto (Tabla 3.3). En promedio, durante 1991 se tuvieron casi cinco veces más visitas/flor/minuto (Tabla 3.3). Las especies más comunes durante los dos años fueron *Melissodes tepaneca*, *Xylocopa mexicanorum* y *X. tabaniformis* de la familia Anthophoridae y *Trigona orizabensis* de la familia Apidae.

Depredación de botones florales

Los botones florales de *I. wolcottiana* fueron parasitados por larvas de *Phytodectoidea quaturdecimpunctata* (Crysomelidae). El porcentaje de botones parasitados por estas larvas fue alto en los dos años analizados (Tabla 3.4). Sin embargo, en el segundo año este porcentaje de daño fue de casi el doble respecto al primero y esta diferencia fue estadísticamente significativa (Tabla 3.4).

Tabla 3.3 Tasa promedio de visitas/flor/minuto (\pm DE) durante dos temporadas reproductivas en *Ipomoea wolcottiana*. El valor de N corresponde al número de árboles observados. Los censos fueron hechos en períodos de 15 min de las 06:00 a las 13:00 hrs., en ocho o diez flores focales por árbol.

	1991	N	1992	N
	Promedio (\pm DE)		Promedio (\pm DE)	
Número de Visitas/flor/ minuto.	15.2 (\pm 4.3)	10	3.08 (\pm 5.1)	10

t- de Student^a ; $t_{(g1=18)}=8.24$; $p<0.01$

^a El análisis estadístico para la diferencia entre años se llevó a cabo con el número de visitas/flor/minuto transformadas a raíz cuadrada (Zar 1984). En la tabla se presentan los datos originales.

Tabla 3.4 Porcentaje promedio de botones florales parasitados (\pm DE) durante dos temporadas reproductivas en *Ipomoea wolcottiana*. El valor de N es el número de botones florales analizados en diez árboles en ambos años.

	1991	N	1992	N
	Promedio (\pm DE)		Promedio (\pm DE)	
Porcentaje de botones florales parasitados ^a	18 (\pm 14.8)	100	33.5 (\pm 19.4)	100

t- de Student^a ; $t_{(g1=18)}=2.161$, $p<0.05$

^a El análisis estadístico para la diferencia entre años se llevó a cabo con el porcentaje de botones florales parasitados transformados a arcoseno (Zar 1984). En la tabla se presentan los valores promedio y de desviación estándar de los datos originales.

DISCUSION

Limitación por recursos

Mediante los experimentos de adición de fósforo en el suelo y el control de la herbivoría foliar, en este capítulo se ha demostrado que la limitación por recursos afecta en gran medida la capacidad reproductiva del árbol tropical *I. wolcottiana*, vista esta capacidad como la producción de inflorescencias y flores, pero no se observó ningún efecto en términos de su reproducción real (producción de frutos y semillas)

Durante el primer año, sólo se observó (i) un efecto significativo de la exclusión de la herbivoría en las probabilidades de iniciación de flores en frutos y (ii) efectos de la adición de fósforo, exclusión de la herbivoría y su interacción, en el peso de las semillas. En contraste, durante el segundo año se observaron diferencias en tres de las variables de fecundidad absolutas debido a la adición de fósforo: número total de inflorescencias, flores y frutos iniciados, y efectos de la exclusión de la herbivoría sobre el número de flores. No obstante, dado que ni la adición de fósforo ni de insecticida afectaron el número total de frutos maduros, ni las probabilidades de que un fruto iniciado llegara a madurar ni tampoco la producción total de semillas (reproducción real), este resultado sugiere que podría existir otro u otros factores, como limitación por polen (ver adelante) u otro nutriente que limita la maduración de los frutos (p. ej. nitrógeno). Así, estos resultados en conjunto indican que el fósforo es un factor que limita al menos la capacidad de reproducción de esta especie y que el efecto de la herbivoría foliar, si bien es menos intenso, también puede jugar un papel significativo.

Resulta importante discutir la diferencia observada en la respuesta a los tratamientos de adición de fósforo y control de la herbivoría foliar entre los dos años de estudio, ya que durante el primer año los árboles sometidos a la adición de fósforo no respondieron ni en acumulación de biomasa (DAP) ni en producción de estructuras reproductivas. Este resultado podría atribuirse a tres razones: (i) que simplemente el lapso de tiempo en el que tuvieron disponible el fósforo no fue suficiente para tomarlo del suelo; (ii) que

probablemente los árboles asignaron el fósforo disponible a otras estructuras, (hojas y raíces), como ha sido observado en experimentos similares (Tanner *et al.* 1990; Jaramillo y Maass 1993); o (iii) que una "decisión" de asignación de recursos por parte de un árbol que implique modificaciones a nivel morfológico (crecimiento y producción de inflorescencias y flores), requieran de más anticipación y que por tanto sean de más largo plazo (Feisinger com. pers.).

La respuesta observada en el peso de las semillas (22% en árboles con fósforo y con exclusión de la herbivoría foliar y de 12% sólo por el efecto del fósforo), indica que los árboles fueron capaces de tomar el fósforo del suelo y de asignarlo a las semillas, sugiriendo que la "decisión" a este nivel de respuesta (peso de las semillas) puede ser a corto plazo. En cuanto a la importancia del peso de las semillas en plantas, existen evidencias de que éste es muy sensible a efectos de defoliación o de falta de nutrientes (Bentley *et al.* 1980; Willson y Price 1980; Agren 1989). De igual forma, se ha observado que en ambientes pobres en nutrientes en el suelo, las plantas asignan muchos recursos a sus semillas (Fenner 1986; Vaughton 1991), y que el peso de las semillas se correlaciona de manera positiva con las probabilidades de germinación y establecimiento (Salisbury 1942; Fenner 1986). La respuesta observada en este sentido en *I. wolcottiana*, sugiere que la calidad de las semillas puede ser un factor relevante en esta especie, ya que al parecer cualquier recurso "extra" que pueden tener en un momento dado, por disminución de la herbivoría o por la cantidad de fósforo en el suelo, lo asignan directamente a estas estructuras. Desafortunadamente no se realizaron experimentos específicos de germinación y establecimiento que permitieran concluir claramente este punto

Respecto a la posibilidad de que los recursos hayan sido asignados a otras estructuras no reproductivas durante el primer año, en la selva de Chamela experimentos de adición de fósforo han demostrado incrementos en su concentración en hojas en varias especies de árboles (Jaramillo y Maass 1993). No obstante, en ese estudio y en otros (Tanner *et al.* 1990; Tanner *et al.* 1992), se ha sugerido y observado que la respuesta a este

nutriente se da en periodos muy largos en variables como producción de hojas y crecimiento. En *I. wolcottiana*, como ya se mencionó, no se observaron diferencias en el crecimiento de los troncos y, respecto a la respuesta en la producción de estructuras reproductivas, los resultados también sugieren que el efecto en este tipo de características es a más largo plazo, aunque no tan largo como puede ser en el caso de la acumulación de biomasa en los troncos (Fig. 3.1; y ver a McMaster *et al.* 1980 y Vaughton 1991). Así, parece probable que la diferencia en la significancia de los efectos entre años se podría explicar por una asignación de recursos a otras estructuras y porque aparentemente la "capacidad" de asignarlos a estructuras reproductivas requiere de más tiempo.

Limitación por polen compatible y limitación por polinizadores

Los experimentos de polinización manual incrementaron significativamente las probabilidades de maduración de los frutos en las dos temporadas reproductivas (66% en promedio para los dos años), sugiriendo que en esta especie existe limitación por polen compatible. Aparentemente este tipo de limitación parece ser una causa común de la baja producción de frutos en árboles tropicales que presentan un gran despliegue floral (producciones masivas de flores) y sistema de autoincompatibilidad, ya que la mayoría de las visitas de sus polinizadores se dan entre flores de un mismo árbol (Arroyo 1976; Roubik *et al.* 1982; Koptur 1984; Bawa y Webb 1984).

Sin embargo, es evidente que para probar fehacientemente que en *I. wolcottiana* existe limitación por polen, se tendrían que hacer experimentos más cuidadosos de polinizaciones masivas de flores para evitar el efecto de translocación de recursos hacia las flores experimentales (Janzen *et al.* 1980; Bawa y Webb 1984; Zimmerman y Pike 1988), así como observaciones del movimiento de los polinizadores, de sus cargas de polen y de su efectividad en la polinización.

Las flores de *I. wolcottiana* en la población de Chamela son visitadas por al menos 20 especies de insectos, principalmente abejas (Bullock *et al.* 1987), y ocasionalmente por colibríes (Arizmendi y Ornelas 1990). No obstante, probablemente sólo dos de todas estas

especies, *Xilocopa mexicanorum* y *X. tabaniformis*, polinizan de manera efectiva las flores, ya que invariablemente hacen contacto con las estructuras reproductivas y tienden a moverse entre flores de distintos árboles. Estas dos especies fueron comunes en las dos temporadas reproductivas analizadas, aunque durante el segundo año se observó una drástica disminución en las tasas de visita a las flores (Tabla 3.3). Esta reducción, que fue de casi cinco veces, se debió quizá a la gran cantidad de lluvia que ocurrió en el mes de enero de ese año (ver capítulo 2), la cual tuvo como consecuencia una desincronización en el periodo de floración en toda la población y además provocó la floración de otras especies que normalmente no florecen en época de secas y que pudieron competir por polinizadores con *I. wolcottiana*. De hecho, esta disminución en el número de visitas por flor pudo provocar la baja producción de frutos observada en el segundo año respecto al primero (Tabla 3.2). En este sentido, existen evidencias de que cambios temporales en las densidades de polinizadores o en sus patrones de visita pueden tener un efecto intenso en la fecundidad de las plantas (Herrera 1988; Horvitz y Schemske 1988; Vaughn 1991; Jordano 1994). De esta manera los resultados sugieren que además de la limitación por polen compatible, la limitación por polinizadores también puede ser importante en *I. wolcottiana*, pero variable en el tiempo.

Depredación de botones florales

La cuantificación del número de botones florales parasitados en *I. wolcottiana*, mostró que el daño registrado en las dos temporadas reproductivas fluctuó entre un 18% y un 33%. En otras especies de árboles tropicales se ha observado que el daño causado por insectos folívoros puede ser extremadamente alto. Por ejemplo, Heithaus *et al.* (1982) estimaron una reducción del 50% en la producción de frutos potenciales por el efecto de insectos depredadores de flores y frutos en *Bauhinia unguolata*.

Desafortunadamente, en este trabajo no se logró obtener datos de los mismos individuos para los dos años, además de que dichos datos mostraron que hay árboles que son muy afectados y otros que prácticamente no sufren ningún tipo de daño en sus botones

florales. Así, aunque los datos muestran que la depredación de botones florales puede ser alta en ciertos individuos, en realidad no queda claro si su impacto en la fecundidad es realmente tan relevante como se ha observado en otras especies (por ejemplo ver Siemens 1994).

Hipótesis evolutivas

Las evidencias de tipo próximo o ecológicas encontradas en este estudio, indican varios puntos en torno a las explicaciones evolutivas de la baja fecundidad observada en plantas hermafroditas.

Los datos experimentales de adición de fósforo y control de la herbivoría, mostraron claramente que en *I. wolcottiana* existe limitación por recursos al menos en términos de su "capacidad" reproductiva (producción de inflorescencias y flores). De acuerdo a la hipótesis de ajuste en serie de Lloyd (1980), cuando existe limitación por recursos las plantas pueden ajustar sus recursos disponibles durante varias etapas de un evento reproductivo. Este ajuste lo llevan a cabo mediante procesos de aborción de inflorescencias y flores, y de aborción selectiva (que puede implicar selección sexual u otros procesos) de frutos y semillas (Lloyd 1980; Lloyd *et al.* 1980). Los resultados del incremento en el número de inflorescencias y flores en *I. wolcottiana*, parecen indicar que probablemente a este nivel podrían darse los procesos de aborción y regulación de la producción de frutos en esta especie. Resultados similares han sido observados en *Banksia ericifolia* (Copland y Whelan 1989) y en *Banksia spinulosa* (Vaughton 1991), donde incrementos en la disponibilidad de nutrientes también llevaron a incrementos en la producción de inflorescencias sin modificar el número de frutos producidos por inflorescencia tal y como se observó en *I. wolcottiana*.

Por otra parte, se ha observado que la aborción selectiva de frutos y semillas ocurre cuando estas estructuras se encuentran en mal estado o son de baja "calidad" genética (Lloyd 1980; Nakamura 1986). Sin embargo, en *I. wolcottiana* no se observaron efectos de limitación por recursos (por falta de fósforo o debido a la herbivoría) en el número de frutos maduros producidos, sugiriendo que en esta especie es poco probable que existan procesos

de aborción selectiva aunque por supuesto habría que evaluar si otro tipo de nutrientes (por ejemplo nitrógeno; J. Anderson com. pers.) juegan el papel de factores limitantes en la maduración de estas estructuras.

Por otro lado, la limitación por recursos puede promover además eventos de selección sexual (Willson 1977). Así, se propone que la sobreproducción de flores tendría como función el incrementar la adecuación paterna mediante una mayor tasa de donación de polen y fertilización de óvulos, más que para incrementar la adecuación materna mediante el incremento en la producción de frutos (Janzen 1977; Stephenson y Bertin 1983). En *I. wolcottiana* se han observado relaciones negativas entre el número de flores producidas y la biomasa asignada a estructuras florales femeninas, así como relaciones positivas entre dicha biomasa y el número de frutos maduros producidos (ver capítulo 5). Estos resultados sugieren que en esta especie probablemente la gran producción de flores responda a presiones de selección sobre la función masculina.

Recientemente, Wilson *et al.* (1994) propusieron un modelo basado parcialmente en la abundancia de polinizadores mediante el que concluyen que en plantas que se encuentran en presencia de una gran abundancia de polinizadores, la selección tenderá a ser prácticamente nula sobre los caracteres de atracción vía el componente masculino (donación de polen y fecundación de óvulos) o femenino (producción de frutos maduros y semillas). En contraste, cuando existe una abundancia marginal de polinizadores, la selección tenderá a ser más intensa sobre el componente masculino en las características de atracción (p.ej. número y tamaño de las flores). En este sentido, en *I. wolcottiana* se observaron una gran cantidad de visitantes florales, pero sólo unas cuantas especies que aparentemente llevan a cabo la polinización y una gran variación en las tasas de visita entre años (Bullock *et al.* 1987; Tabla 3.3; obs. pers.), por lo que podríamos considerar que esta especie se encuentra en una situación de presencia variable de polinizadores (marginal), lo que en principio daría la oportunidad de tener eventos de selección sexual. No obstante un punto crítico para considerar del todo esta hipótesis es el estimar cuantitativamente el éxito

en la donación de polen y fecundación de óvulos. Desafortunadamente estas estimaciones son metodológicamente complicadas, ya que necesitan estudios de análisis de paternidad y estructura génica de las poblaciones (Meagher 1986; Snow y Lewis 1993). De igual forma para fundamentar de manera convincente la hipótesis de selección sexual, se requiere llevar a cabo experimentos en el campo que permitan evaluar la efectividad en la polinización de los diferentes visitantes, su abundancia, así como estimaciones de sus variaciones espacio-temporales.

Por otra parte, la hipótesis de "bet-hedging" sostiene que si existe una gran variación temporal en los factores que limitan la fecundidad, las plantas deberían adoptar estrategias que maximicen el éxito reproductivo bajo las condiciones impuestas (Koslowski y Stearns 1989; Philipi y Seger 1989). De esta manera, una estrategia probable sería "sobreproducir" estructuras reproductivas que les permitieran aprovechar años "buenos" en los que existiesen las condiciones óptimas para maximizar su reproducción. O bien, para que en años "malos" pudieran dejar un número mínimo de descendientes. Estos factores pueden ser bióticos, como polinizadores, herbívoros, depredadores de frutos y semillas, o abióticos, como disponibilidad de nutrientes, luz y agua. En *I. wolcottiana* se observó una gran variación en la intensidad de depredación de botones florales, en las tasas de visitantes florales, en la producción natural de frutos y además en la precipitación pluvial, que pudo tener como otra de sus consecuencias, el modificar la captura de los nutrientes en el suelo (Mooney y Kumerow 1981). Estas evidencias pueden indicar que esta hipótesis, al menos de manera parcial, también podría ser una buena explicación para la gran pérdida de estructuras reproductivas y la baja fecundidad en *I. wolcottiana*. En cuanto a esta hipótesis, una observación crucial sería sin duda el seguir en plazos muy largos a la población e ir registrando, año con año, niveles de fecundidad, ensamblaje de visitantes florales, intensidad de la herbivoría foliar y de estructuras reproductivas, disponibilidad de nutrientes y agua, etc.

Muchos autores han sugerido que los patrones reproductivos de las plantas han sido moldeados por una combinación de diferentes fuerzas selectivas que las han llevado a responder de muy diversas formas (Lloyd 1980; Stephenson 1981; Sutherland 1986). De acuerdo a esto, las hipótesis evolutivas que tratan de explicar los altos niveles de aborción de estructuras reproductivas, en especial en un gran número de especies hermafroditas, no pueden ser consideradas de manera aislada. De hecho, la combinación de estas hipótesis seguramente es la que da una mejor explicación a dichos fenómenos de aborción. Los resultados de este capítulo apoyan la idea de esta compleja interrelación de fuerzas selectivas en la determinación de los patrones reproductivos en plantas y, en este caso particular de *I. wolcottiana*, indican que la hipótesis de "bet-hedging" y quizá la de selección sexual, pueden ser las hipótesis evolutivas más plausibles para explicar los altos niveles de aborción de flores en *I. wolcottiana*, aunque es claro que aún falta acumular más y mejores evidencias mediante experimentos más específicos.

Una observación que aclararía cuál o cuáles de las hipótesis evolutivas tendría más relevancia en esta especie, sería el conocer la importancia de cada factor ecológico limitante de la fecundidad en poblaciones que se encontraran en condiciones físicas y biológicas contrastantes y que fueran seguidas por periodos largos de tiempo.

CAPÍTULO IV

SELECCIÓN NATURAL FENOTÍPICA EN CARACTERÍSTICAS FLORALES DE *Ipomoea wolcottiana*

Contenido:	Página
Resumen.....	50
Introducción.....	50
Materiales y métodos.....	52
Variación en características florales.....	52
Análisis de selección natural fenotípica.....	56
Resultados.....	60
Variación en características florales.....	60
Análisis de selección natural fenotípica.....	63
Discusión.....	78

SELECCIÓN NATURAL FENOTÍPICA EN CARACTERÍSTICAS FLORALES DE *Ipomoea wolcottiana*

RESUMEN

En este capítulo se analiza la variación entre y dentro de poblaciones en los patrones de asignación de recursos a diferentes componentes florales de *Ipomoea wolcottiana*. También se evaluó mediante un análisis de selección natural fenotípica, el efecto de la variación en la asignación de recursos y de la separación anteras-estigma en la eficiencia de la producción de frutos. El estudio se llevó a cabo en dos poblaciones distantes entre sí y contrastantes en cuanto al tipo de vegetación, condiciones climáticas y tipo de visitantes florales. La población Chamela se localizó en la costa occidental de México en el estado de Jalisco y la población Tehuacán en el centro del país en el estado de Puebla. Se encontraron niveles de variación significativa entre individuos en la asignación de recursos a estructuras sexuales (androceo y gineceo) y de atracción (pétalos y sépalos), en las dos poblaciones. Estimaciones de los valores de repetibilidad mostraron que en todos los atributos florales analizados la heredabilidad de cada uno de ellos puede ser importante. Por otro lado, se observaron diferencias entre poblaciones solamente en la biomasa asignada al gineceo y en la separación anteras-estigma. En la población de Chamela las plantas asignan más recursos a las estructuras sexuales femeninas y existe variación en la separación anteras-estigma, mientras que en la población de Tehuacán no hay separación entre las anteras y el estigma. Los análisis de selección llevados a cabo mediante la agrupación de las variables en componentes principales, indicaron un fuerte efecto de selección direccional positiva sobre la separación anteras-estigma y la biomasa del gineceo durante dos años solo en la población de Chamela. Sin embargo, en la separación anteras-estigma en esta misma población, también se detectaron eventos significativos y más intensos de selección balanceadora, señalando que este tipo de selección es el predominante sobre dicha característica. Experimentos de exclusión de visitantes florales sugieren que la desventaja de separaciones cortas entre las estructuras reproductivas, se puede deber a las altas tasas de deposición de polen propio en la superficie estigmática, mientras que una posible desventaja de separaciones muy grandes, aparentemente se deben al daño que algunas especies de polinizadores podrían causar en el estilo al arribar a las flores. En conjunto, los resultados mostraron que las curvas de asignación de recursos a las estructuras reproductivas pueden ser modificadas por la selección natural y que la separación entre las estructuras reproductivas, son un buen blanco de selección en especies hermafroditas autoincompatibles como *I. wolcottiana*. Sin embargo, el porcentaje de variación en la producción de frutos que fue explicado por los modelos de selección no fue nunca mayor al 19%. Este resultado y las diferencias entre poblaciones, indican que otra serie de factores están involucrados en la explicación de la variación en la fecundidad en esta especie y que pueden ser más importantes que el efecto de la selección natural sobre los atributos florales.

INTRODUCCIÓN

La interacción entre las plantas y sus polinizadores ha sido concebida como un mecanismo fundamental en la evolución de las características florales y los sistemas reproductivos de las angiospermas (Darwin, 1862; 1877; Baker y Hurd 1968; Faegri y van der Pijl 1979; Feinsinger 1983; Waser 1983; Richards 1986). Así, la mayoría de los estudios enfocados en la interacción polinizador-planta suponen que todos los atributos florales han sido

moldeados por la selección natural a través de la conducta y/o la morfología de los polinizadores (Dodson y Frymire 1961; Nilsson 1988; Galen 1989; Schemske y Horvitz 1989).

Existen muchas evidencias que ponen de manifiesto relaciones entre ciertas características florales y la adecuación de las plantas (por ejemplo ver a Willson y Ratchke 1977; Schemske 1980; Galen 1985; Bell 1985; Nilsson 1988; Snow y Mazer 1988; Stanton *et al.* 1989; Robertson y Wyatt 1990; Young y Stanton 1990). Sin embargo, son pocos los trabajos que han estimado directamente la intensidad de la selección natural que teóricamente actúa sobre sus sistemas reproductivos (Campbell 1989; Schemske y Horvitz 1989; Domínguez 1990; Herrera 1990; Johnston 1991), así como los que comparen los regímenes selectivos en poblaciones que difieran no sólo en los gremios de polinizadores (Galen 1989), sino además que se encuentren en condiciones físicas contrastantes (Herrera 1993).

Un aspecto fundamental en el estudio de los sistemas reproductivos en plantas son los patrones de asignación sexual a las funciones macho y hembra. De acuerdo a la teoría de asignación sexual, la selección natural favorecerá el patrón de asignación que maximice la ganancia en adecuación por ambas vías (Charnov 1982; Charlesworth y Charlesworth 1987; Lloyd 1984a). De esta forma en teoría se puede esperar que la asignación óptima de recursos a cada función dependa de las formas que tomen las curvas de adecuación materna y paterna (Charlesworth y Charlesworth 1981; Charnov 1982; Eguiarte *et al.* 1992). Sin embargo, varios factores como la competencia por recursos, el predominio de un sistema de apareamiento y condiciones ambientales heterogéneas, entre otros, pueden generar desviaciones en dichos patrones de asignación (Lloyd y Bawa 1984; Lloyd 1984b). Por ejemplo, en especies hermafroditas que generalmente se entrecruzan, los modelos sugieren que habrá una mayor inversión a la función macho (Lloyd 1979; Charlesworth y Charlesworth 1981; Charnov 1982). De igual forma se ha documentado que en ambientes pobres en nutrientes algunas especies asignan más recursos a la función macho, con un costo inmediato en su función como hembra (Freeman *et al.* 1980; Freeman *et al.* 1981; Bierzychudek 1984; Lloyd y Bawa 1984).

En plantas dióicas y en plantas heterostilicas, se ha observado comunmente variaciones

en la asignación sexual a nivel floral (por ejemplo ver a Ganders 1979; Bell 1985). En contraste, variaciones en la asignación sexual en atributos florales de plantas hermafroditas han recibido menos atención (Lovett-Doust y Lovett-Doust 1988), aunque existen evidencias de que dicha variación puede ser importante (Lovett-Doust y Cavers 1982; Morgan y Barrett 1989). Asimismo, hay pocos trabajos en los que se hayan evaluado las consecuencias de dicha variación en la asignación de recursos sobre el éxito reproductivo a través de la función femenina (Campbell 1992). De igual forma, no se ha estimado explícitamente la magnitud del efecto de la selección natural en los patrones de asignación de recursos a través del cálculo de los gradientes y diferenciales de selección que estiman al cambio esperado tanto en el valor de adecuación individual, como el cambio esperado en el valor promedio de la característica o atributo bajo selección.

De acuerdo a lo anterior y con base en la información de la historia de vida de *Ipomoea wolcottiana* (ver capítulo 2), en este capítulo se planteó responder las siguientes preguntas:

- (1) ¿Cuál es el nivel de variación entre y dentro de poblaciones en los patrones de asignación de recursos a diferentes atributos florales?;
- (2) ¿Existe alguna relación entre la asignación de recursos a diferentes atributos florales y la fecundidad (eficiencia en la producción de frutos) de los árboles?;
- (3) ¿En *I. wolcottiana*, al igual que en otras especies del mismo género, existe variación en la separación anteras-estigma y tiene alguna relación con la fecundidad?; y
- (4) ¿Existen eventos de selección natural fenotípica en esta especie sobre sus características florales y que tan intensa es?

MATERIALES Y MÉTODOS

Variación en características florales

Para evaluar el nivel de variación en los atributos florales entre individuos y entre poblaciones de *Ipomoea wolcottiana*, se llevó a cabo un muestreo de flores durante dos años en la población de Chamela (1991 y 1992) y durante un año en la población de Tehuacán (1992).

El tamaño de muestra del número de flores en las dos poblaciones dependió tanto de la

disponibilidad como de la accesibilidad de las flores. En la población de Chamela se tomó una muestra de 5.9 ± 2.1 flores/árbol (media \pm DE) en 66 árboles durante el primer año, y de 6.07 ± 1.64 (media \pm DE) en 55 árboles durante el segundo año. Para la población de Tehuacán el muestreo consistió de cinco flores por árbol y fueron muestreados 50 árboles.

Los árboles utilizados en el primer año en la población de Chamela se encontraban repartidos en tres veredas dentro de la Estación de Biología, ("Chachalaca", "Camino Antiguo Sur" y "Eje Central"). En el segundo año además de utilizar árboles en las mismas veredas, se trabajó con otro grupo de 21 individuos localizados aproximadamente a 3 km de la Estación de Biología en el camino de entrada al rancho "Paraíso". En el segundo año, sólo 13 de los árboles que habían sido muestreados durante el primer año volvieron a florecer en el segundo. Todos los árboles muestreados en la población de Tehuacán se localizaron dentro de los terrenos del Jardín Botánico de Cactáceas "Helia Bravo" (ver capítulo 2).

Las colectas de flores se llevaron a cabo entre los meses de diciembre y marzo en la población de Chamela y entre los meses de noviembre a diciembre en la población de Tehuacán. En cada colecta se utilizó una escalera de 2.5 m y una garrocha telescópica de 3 m de longitud. Inmediatamente después de que cada flor era colectada, se medía con un calibrador (± 0.01 mm), la separación entre la antera(s) más próxima(s) al estigma y la superficie estigmática (separación anteras-estigma, ver Fig. 4.1), y se colocaban en bolsas individuales anotando la identidad de cada árbol. Posteriormente, estas flores fueron disectadas y secadas a 60°C durante 2 hrs. Se utilizó el peso seco de cada estructura reproductiva como estimación de la asignación de recursos debido a que proporciona resultados equivalentes a los obtenidos por métodos calorimétricos y de asignación de carbono (Schemske 1978; Reekie y Bazzaz 1987a; 1987b; aunque ver a Ashman y Baker 1992). Cada flor fue separada en las siguientes estructuras: (a) gineceo (ovario, estilo y estigma); (b) androceo (anteras y filamentos); (c) pétalos; y (d) sépalos, (Fig. 4.1). Cada una de estas estructuras fue pesada con una balanza analítica (Ohaus ± 0.001 gr), expresándolas como proporción del peso total de la flor.

Para obtener una estimación del componente genético de la varianza fenotípica de los atributos florales evaluados, se calculó para cada uno de ellos su valor de repetibilidad (Falconer 1981). La repetibilidad expresa la proporción de la varianza fenotípica que se debe a las diferencias permanentes entre individuos y puede obtenerse cuando se tienen mediciones múltiples, separadas espacial o temporalmente, de cualquier carácter (Falconer 1981). Ya que en este índice se confunden los efectos genéticos y los del ambiente local, la estimación sólo indica la cota máxima que puede alcanzar la heredabilidad del atributo en cuestión. Debido a que en la población de Chamela sólo el 19% de los árboles florecieron en los dos años y a que en varios de ellos el número de flores producidas fue muy bajo, el cálculo de la repetibilidad se tuvo que llevar a cabo mediante la correlación intraclase entre las flores muestreadas por individuo para cada año (Falconer 1981).

En todos los árboles que se utilizaron en las dos poblaciones se marcaron seis ramas repartidas en tres niveles de la copa, dos en el nivel bajo, dos en el nivel medio y dos en el nivel superior. A cada rama se le midió el diámetro en el punto de unión con el tronco principal del árbol. En cada una de estas ramas se contó el número total de flores producidas y el número total de frutos maduros mediante censos semanales durante toda la época de floración y fructificación. Estos datos se obtuvieron para evaluar la eficiencia en la producción de frutos maduros (número de frutos maduros/ número de flores). Un análisis de varianza univariado no mostró diferencias significativas entre árboles en el diámetro de las ramas marcadas ($F_{(65, 324)}=1.1$, $p>0.05$, y $F_{(54, 269)}=0.9$, $p>0.05$, para la población de Chamela en el primer y segundo año respectivamente; y $F_{(49, 200)}=0.5$, $p>0.05$ para la población de Tehuacán).

El análisis de la variación entre individuos en el conjunto de las características florales se llevó a cabo con un análisis de varianza multivariado (MANOVA; Johnson y Wichern 1988), en tanto que la comparación entre poblaciones y entre individuos en el año de 1992 para la asignación promedio de recursos asignados a cada característica, se realizó mediante un análisis de varianza anidado (Zar 1984). Adicionalmente se realizaron análisis de correlación lineal entre todas las características para identificar el grado y el tipo de relación entre ellas (Zar 1984).

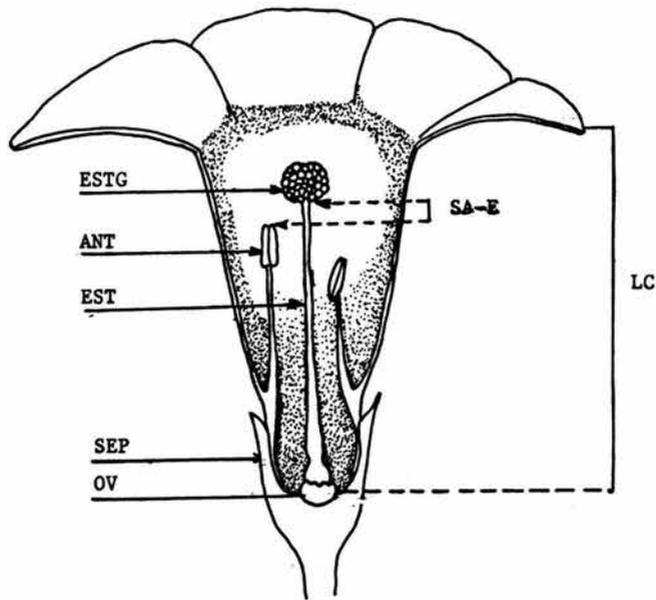


Fig. 4.1 Diagrama de una flor de *Ipomoea wolcottiana*, que ilustra las características florales analizadas. LC, Longitud de la corola; ESTG, Estigma; ANT, anteras; EST, estilo; SEP, sépalos; OV, ovario; SA-E, separación anteras-estigma. En este esquema se simplificó la disposición de las anteras respecto al estigma para mayor claridad, ya que en realidad las flores presentan algunas anteras que pueden ser más largas o más cortas que el estigma.

Análisis de Selección Natural Fenotípica

Para evaluar posibles la selección natural fenotípica, se utilizaron los métodos de regresión propuestos por Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984a; 1984b), que se basan en la correlación entre los atributos considerados y un medida de la adecuación individual. Estos métodos se caracterizan porque: (i) proveen descriptores lineales y cuadráticos de la selección natural; (ii) estiman la contribución directa de cada caracter a la adecuación estandarizada independientemente de todos los caracteres incluidos; y (iii) los coeficientes de selección se ajustan directamente en ecuaciones de cambio de la media fenotípica y su magnitud puede ser comparada entre poblaciones o especies (Lande y Arnold 1983; Johnston 1991).

Debido a la alta correlación entre los atributos florales considerados (ver resultados) que provocan efectos de multicolinealidad y que dan estimaciones sesgadas de los gradientes de selección (Lande y Arnold 1983; Mitchell-Olds y Shaw 1987; Núñez-Farfán 1993), se utilizó la técnica de componentes principales para generar nuevas variables independientes y no correlacionadas (Lande y Arnold 1983; Endler 1986; Schluter y Smith 1986; Campbell 1989). La entrada de cada característica floral al análisis de componentes principales fue su valor promedio por cada árbol muestreado.

La adecuación relativa de los individuos (w_i), se definió como la eficiencia en la producción de frutos maduros entre la producción de frutos promedio de la población:

$$w_i = w_j / (\sum w_j / n)$$

donde: w_i = adecuación relativa individual

w_j = adecuación absoluta individual; y

n = número de individuos.

El gradiente de selección direccional (β_i) que estima la fuerza y dirección, positiva o negativa, de la selección direccional, se estimó mediante la regresión de la adecuación individual relativa sobre el primer componente principal (CP1):

$$w_i = c + \beta_i(\text{CP1}) + e$$

donde: c = constante de regresión

β_i = gradiente de selección direccional sobre el carácter x_i (CP1)

e = error

Este gradiente puede ser estandarizado (β') e indica cuál sería el cambio en la adecuación relativa en relación a un cambio en una desviación estándar del carácter considerado mediante la siguiente expresión (Lande y Arnold 1983):

$$\beta' = \beta_i(\sigma_i)$$

donde σ_i = desviación estándar del carácter x_i (CP1)

El gradiente de selección no lineal o cuadrático (γ_{ii}) que estima la fuerza con la que actúa la selección estabilizadora y/o disruptiva se estimó a partir del coeficiente de regresión parcial entre la adecuación relativa y el término cuadrático del CP1:

$$w_i = c + \beta_i(\text{CP1}) + \gamma_{ii}(\text{CP1})^2 + e$$

donde: γ_{ii} = gradiente de selección cuadrático

El signo de este coeficiente indica si la curvatura en la relación entre el CP1 y la adecuación relativa es cóncava positiva, reflejando probablemente selección disruptiva o cóncava negativa, indicando probablemente selección balanceadora.

Al igual que el gradiente de selección direccional el gradiente cuadrático también puede ser estandarizado:

$$\gamma' = \sigma_i \sigma_j$$

donde σ_i = desviación estándar del carácter x_i (CP1)

σ_j = desviación estándar del carácter x_j^2 (CP1²)

El diferencial de selección lineal (S), que estima el cambio en la media del carácter

después de la selección, fue calculado mediante la covarianza del primer componente y la adecuación relativa:

$$S = \text{cov}(w_1, CP1)$$

y puede ser estandarizado mediante:

$$S' = S / \sigma_1$$

Por otra parte, el diferencial de selección no lineal o cuadrático (C), que expresa el cambio en la varianza debida a la selección, se evaluó mediante la covarianza del primer componente al cuadrado y la adecuación relativa:

$$C = \text{Cov}(w_1, CP1^2)$$

y puede ser estandarizado mediante:

$$C' = C / \sigma_1^2$$

La transformación de los diferenciales y gradientes de selección es equivalente a expresar los valores originales de las características en unidades de desviación estándar fenotípica (Lande y Arnold 1983; Johnston 1991; Núñez-Farfán 1991; 1993). La ventaja de expresar de esta forma los gradientes y diferenciales, es que permite comparar la fuerza de la selección entre poblaciones o especies (Lande y Arnold 1983).

Una discusión en torno a la interpretación de los coeficientes y diferenciales de selección puede verse en Mitchell-Olds y Shaw (1987), Schluter (1988) y Phillips y Arnold (1989). Sobre otros métodos para hacer estimaciones de la selección puede verse a Endler (1986) y Kingsolver y Schemske (1991).

Una desventaja de los métodos de regresión para el análisis de selección natural, es que la medida de la adecuación absoluta debe ser convertida a adecuación relativa y no debe ser posteriormente transformada para evitar problemas en su interpretación (Lande y Arnold 1983).

Esta restricción puede llevar a un problema estadístico de una distribución no-normal de los residuales, lo que plantea dificultades al asociar pruebas de significancia a las estimaciones de los gradientes de selección (Mitchell-Olds y Shaw 1987). Una solución a este problema es el aplicar métodos de remuestreo, como "bootstrap" o "jackknife" que proveen una estimación del error de muestreo de un estadístico, basado en una submuestra del total de los datos (Wu 1986; Crowley 1992). En este estudio las pruebas de significancia para los modelos de regresión propuestos, fueron probados mediante la técnica de "delete on jackknife procedure" con el programa Free-Stat (Mitchell-Olds y Shaw 1987).

Por otra parte, debido a que en varias especies del género *Ipomoea* se ha observado un efecto importante de la separación anteras-estigma en los patrones de entrecruzamiento y de éxito reproductivo (Ennos 1981; Sobrevila *et al.* 1989; Murcia 1990), se llevó a cabo el análisis de selección natural fenotípica univariada considerando sólo esta característica. Además se llevó a cabo un experimento de exclusión de visitantes florales para estimar el número de granos de polen propio depositado en los estigmas. Para esto 52 flores de cinco árboles fueron cubiertas con bolsas de tul fino para evitar el acceso de cualquier visitante durante toda su antesis. Al momento del cierre de las flores éstas fueron cortadas y se contó el número de granos de polen presentes en la superficie estigmática con un microscopio estereoscópico (10x). A cada flor se le midió la separación anteras-estigma con un Calibrador ($\pm 0.01\text{mm}$).

De igual forma, se realizó un análisis univariado sólo con la biomasa asignada a las estructuras femeninas (gineceo), debido a que en *I. wolcottiana* se han observado relaciones positivas entre los recursos asignados a estas estructuras en relación a los recursos asignados a estructuras florales masculinas y la producción de frutos maduros (ver capítulo 5). Los análisis de selección para ambas características se llevaron a cabo siguiendo los mismos procedimientos de regresión descritos anteriormente.

En todos estos modelos de selección no se incluyó el tamaño de los árboles como covariable, ya que existen evidencias de que en *I. wolcottiana* el diámetro a la altura del pecho (DAP) no se correlaciona con la producción de frutos (ver capítulo 5).

RESULTADOS

Variación en características florales

En las dos poblaciones estudiadas la distribución de frecuencias de los atributos florales estimados en términos del porcentaje de biomasa asignado a cada uno fue normal (χ^2 3.41-11.09, $p > 0.05$ en todos los casos). La separación anteras-estigmas en la población de Chamela no tuvieron una distribución normal ($\chi^2_{(g.l.=4)}=32.7$, $p < 0.001$) por lo que fueron transformados a logaritmo ($\chi^2_{(g.l.=5)}=4.05$, $p > 0.5$, con la transformación logaritmo), siendo utilizada esta transformación en todos los análisis posteriores.

En la Tabla 4.1 se presentan los valores promedio (\pm DE) de todos los atributos florales en las dos poblaciones. Para la población de Chamela se observaron diferencias significativas entre individuos en el conjunto de los atributos florales en los dos años (MANOVA, λ de Wilks=0.0001, aproximación de $F_{(325, 1636)}=8.48$, $p < 0.0001$, para el primer año y λ de Wilks=0.007, aproximación de $F_{(270, 1380)}=65.09$, $p < 0.0001$, para el segundo año). En la población de Tehuacán también se observaron diferencias significativas entre individuos en el conjunto de características florales relacionadas con la biomasa asignada a cada una de ellas (MANOVA, λ de Wilks=0.036, aproximación de $F_{(147, 594)}=8.22$, $p < 0.0001$). En la población de Tehuacán no se observó separación entre las anteras-estigma en ningún individuo muestreado (Tabla 4.1).

En la Tabla 4.1 se presentan además los resultados de los análisis de varianza anidados en los que se compara la variación entre poblaciones y entre individuos para el año de 1992 en la proporción de biomasa total asignada a cada atributo. Sólo se observaron diferencias significativas entre poblaciones en la biomasa asignada al gineceo y en todos los casos las diferencias entre individuos dentro de las poblaciones fueron significativas y explicaron más del 50% de la variación total.

Tabla 4.1 Promedios (\pm DE) de los atributos florales en dos poblaciones de *Ipomoea wolcottiana*. En todos los casos el tamaño de muestra fue $N \geq 340$ en la población Chamela y $N=275$ en la población de Tehuacán. Para los atributos florales gineceo, androceo, pétalos y sépalos, los valores promedio indican el % total del peso de toda la flor asignado en biomasa (mg). También se muestra un análisis de varianza anidado para la asignación de recursos florales a dichos atributos florales para los datos de 1992 de ambas poblaciones (ver texto).

Atributo floral	Población Chamela		Población Tehuacán	Fuente de variación	Chamela-Tehuacán		
	1991	1992	1992		1992		
	Media (\pm DE)	Media (\pm DE)	Media (\pm DE)		Cuadrados medios	g.l.	Porcentaje de variación
Gineceo (%)	2.81 (2.1)	2.26 (1.8)	2.04 (0.98)	Población	2.9	1	20.72***
				Individuo	0.16	98	54.38***
				Error	0.013	400	29.9
Androceo (%)	7.53 (1.38)	8.41 (1.33)	8.74(5.92)	Población	0.46	1	0
				Individuo	0.76	98	55.03***
				Error	0.1	400	49.97
Pétalos (%)	61.1 (4.6)	60.9 (4.73)	60.15 (9.2)	Población	0.2	1	0
				Individuo	5.9	98	51.87***
				Error	0.9	400	48.13
Sépalos (%)	28.8 (4.3)	27.1 (4.73)	28.3 (4.67)	Población	0.18	1	0
				Individuo	6.0	98	56.16***
				Error	0.8	400	43.6
Separación anteras-estigma (mm)	2.09 (2.1)	2.26 (1.8)	0 (0)	-	-	-	-

*** $p < 0.001$

BIBLIOTECA
 INSTITUTO DE ECOLOGIA
 UNAM



Para la separación anteras-estigma en la población de Chamela, los análisis de varianza univariados mostraron diferencias significativas entre individuos en ambos años ($F_{(65, 330)}=19.05$, $p<0.0001$, para 1991; y $F_{(54, 280)}=32.94$, $p<0.0001$, para 1992)

En cuanto a la correlación entre todos los atributos florales para la población de Chamela, seis de 10 correlaciones posibles fueron significativas en los dos años (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Coeficientes de correlación de Pearson entre las características florales de *Ipomoea wolcottiana* en dos temporadas reproductivas en la población de Chamela. Para el año de 1991 los coeficientes se presentan arriba de la diagonal y para el año de 1992 los coeficientes se presentan abajo de la diagonal. En todos los casos el tamaño de muestra fue mayor a 300.

Caracter	Separación anteras-estigma	Gineceo	Androceo	Pétalos	Sépalos
Separación anteras-estigma	-	0.09	-0.047	0.08	0.2**
Gineceo	-0.05	-	0.26**	-0.35**	-0.17*
Androceo	-0.06	0.31**	-	-0.26***	0.06
Pétalos	0.10	-0.32***	-0.3**	-	-0.93***
Sépalos	0.12*	0.12*	0.03	-0.87***	-

* $p<0.05$, ** $p<0.005$, *** $p<0.001$

En la población de Tehuacán, a excepción de la correlación entre los pétalos y el gineceo, todas las posibles correlaciones fueron significativas (Tabla 4.3). La estructura correlacional en general fue similar en ambas poblaciones, ya que las estructuras sexuales masculinas y femeninas se correlacionaron positivamente entre ellos y negativamente con los pétalos. Por su parte, la correlación entre los pétalos y los sépalos fue negativa en las dos poblaciones (Tabla 4.2 y 4.3).

En la Tabla 4.4 se presentan los valores de repetibilidad para ambas poblaciones. En términos generales, todos los valores de repetibilidad fueron altos sugiriendo que la diferencia entre individuos puede deberse a diferencias genéticas (si la varianza debida al ambiente local es cercana a cero). En la población de Chamela los valores de repetibilidad fueron muy similares

entre años, la separación anteras-estigma y la biomasa del gineceo presentaron los valores más bajos (Tabla 4.4). En la población de Tehuacán, a excepción de la biomasa de los pétalos, todos los atributos tuvieron valores de repetibilidad superiores a 0.8 (Tabla 4.4).

Tabla 4.3 Coeficientes de correlación de Pearson entre las características florales de *Ipomoea wolcottiana* en la población de Tehuacán para el año de 1992. En todos los casos el tamaño de muestra fue de 275.

Caracter	Caracter			
	Gineceo	Androceo	Pétalos	Sépalos
Gineceo	-	0.14*	-0.02	-0.2*
Androceo		-	-0.22*	-0.18*
Pétalos			-	-0.9***
Sépalos				-

* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

Tabla 4.4 Valores de repetibilidad en cinco características florales de *Ipomoea wolcottiana* en dos poblaciones. Las estimaciones de la repetibilidad se obtuvieron mediante la correlación intraclase de las flores muestreadas por individuo para cada año. El número de árboles muestreados en la población de Chamela fue de 66 y 55 para los años 1991 y 1992 respectivamente, y de 50 en la población de Tehuacán.

Caracter	Chamela 1991	Chamela 1992	Tehuacán 1992
Separación anteras-estigma (mm)	0.29**	0.31**	--
Gineceo (mg)	0.65**	0.69**	0.98**
Androceo (mg)	0.27*	0.25*	0.82**
Pétalos (mg)	0.93**	0.89**	0.54**
Sépalos (mg)	0.86**	0.87**	0.9**

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Análisis de selección natural fenotípica

Los resultados de la agrupación de variables en componentes principales mostraron, para los dos años en la población de Chamela, resultados muy similares (Tabla 4.5). El primer componente explicó un alto porcentaje de la variación fenotípica (83.7% en el primer año y

84.2% en el segundo).

Tabla 4.5 Análisis de componentes principales en cinco características florales de *Ipomoea wolcottiana* en dos años de estudio en la población de Chamela. Se presentan los valores de los eigenvectores que indican las cargas de cada característica en los dos primeros componentes principales. El valor de entrada de cada característica a los componentes fue el valor promedio de las flores muestreadas por árbol (ver métodos).

Característica	1991		1992	
	CP1	CP2	CP1	CP2
Separación anteras-estigma (mm)	+5.98	-1.26	+3.32	-0.90
Gineceo (mg)	+3.03	-1.13	+2.79	-0.16
Androceo (mg)	-1.68	+0.79	-1.60	+0.30
Pétalos (mg)	+1.01	-2.66	+2.07	-1.08
Sépalos (mg)	-1.27	+0.52	-0.87	+0.80
Porcentaje de variación explicada	83.7	16.56	84.2	15.22

Las características que tuvieron una relación más fuerte con dicho componente fueron la separación anteras-estigma y la asignación de recursos a estructuras femeninas. La contribución de ambos atributos fue positiva, lo que indica que incrementos en los valores del primer componente implican incrementos en la separación anteras-estigma y la biomasa del gineceo (Tabla 4.5). En cuanto a las contribuciones de las demás características tanto la biomasa del androceo como la de los sépalos fue negativa y positiva la de los pétalos. Sin embargo, sus contribuciones fueron muy bajas respecto a la del gineceo (en 2.6 veces en promedio) y a la separación anteras-estigma (4.5 veces en promedio). Por esta razón se interpretó al primer

componente básicamente como una representación de la asignación de recursos al gineceo y la separación anteras-estigma.

Para la población de Tehuacán, el primer componente principal explicó el 99.3% de la variación fenotípica (Tabla 4.6). En este componente se tuvo una contribución positiva de la asignación al gineceo y al androceo y una contribución negativa de la asignación a la biomasa de los pétalos. Esta estructura fue la que contribuyó de manera más importante por lo que en este caso se interpretó a dicho componente como una representación de la asignación a estructuras de atracción.

Tabla 4.6 Análisis de componentes principales en cuatro características florales de *Ipomoea wolcottiana*, en la población de Tehuacán para el año de 1992. Se presentan los valores de los eigenvectores que indican las cargas de cada característica en los dos primeros componentes principales. La entrada de cada característica floral en los componentes principales fue el valor promedio de las flores muestreadas por árbol (ver métodos).

Característica	Eigenvectores	
	CP1	CP2
Gineceo (mg)	+0.35	-0.21
Androceo (mg)	+0.42	-0.51
Pétalos (mg)	-0.83	+0.45
Sépalos (mg)	-0.21	+0.15
Porcentaje de variación explicada	99.3	0.52

El análisis de selección natural fenotípica mostró un gradiente de selección direccional positivo para el primer componente en los dos años de estudio en la población de Chamela (Tabla 4.7; Fig. 4.2). En ambos años este gradiente fue significativo y su valor indica que la selección en este componente es intensa.

Tabla 4.7 Gradientes de selección direccional (β) y cuadrática (γ) y gradientes estandarizados (β' y γ') para la regresión entre el primer componente principal y la producción de frutos en dos poblaciones de *Ipomoea wolcottiana*. Los valores entre paréntesis son los errores estándar. Los niveles de significancia fueron estimados con el procedimiento Jackknife (Mitchell-Olds y Shaw 1987).

Población Chamela				Población Tehuacán							
1991		1992		1992							
Gradientes de selección		Gradientes de selección		Gradientes de selección							
Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático					
β	β'	γ	γ'	β	β'	γ	γ'				
1.805*	0.4	3.63	0.216	3.51**	1.05	0.02	0.09	0.07	0.2	13.1	0.18
(0.74)	(0.16)	(2.84)	(0.17)	(1.37)	(0.41)	(0.013)	(0.044)	(0.63)	(0.44)	(7.43)	(0.01)

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

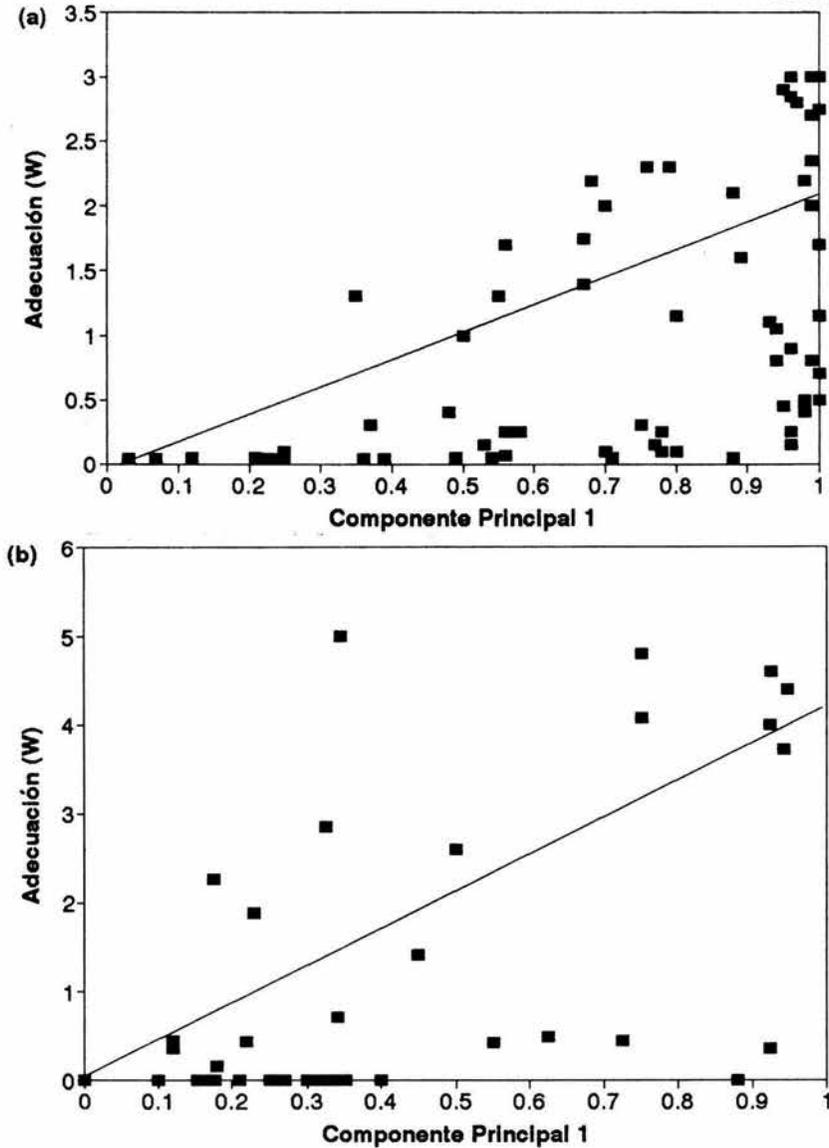


Fig. 4.2. Cambio en el valor de adecuación relativa (eficiencia en la producción de frutos maduros) en árboles de *Ipomoea wolcottiana*, respecto a los "scores" del Primer Componente Principal que representa una mayor asignación en biomasa a las estructuras florales femeninas (gineceo) y una mayor separación entre las anteras y el estigma (ver texto), para el año de 1991 (a) y para el año 1992 (b), en la población Chamela. Las líneas continuas indican los valores esperados de acuerdo al modelo lineal de selección natural fenotípica direccional. El ajuste de los modelos es significativo ($r=0.32$, $p<0.05$ para el primer año y $r=0.44$, $p<0.05$ para el segundo año; ver Tabla 4.7).

El gradiente estandarizado (β'), muestra que un cambio de una desviación estándar en dicho componente generaría un cambio del 40% en la adecuación promedio en el primer año y de un 105% en la del segundo (Tabla 4.7). Sin embargo, el porcentaje de variación explicada por el modelo de regresión fue de sólo el 10.2% y 19.5%, respectivamente ($r=0.32$, $p<0.05$, para 1991 y $r=0.44$, $p<0.05$ para 1992). Por otro lado, los gradientes de selección cuadrática no fueron significativos en ninguno de los dos años en esta población (Tabla 4.7). En el Tabla 4.8 se muestran los valores de los diferenciales de selección para las dos poblaciones. El diferencial de selección direccional para la población de Chamela fue positivo en ambos años e indica que el cambio en el valor promedio del primer componente sería hacia valores mayores, es decir, que la selección favorece individuos con mayores separaciones anteras-estigma y que asignaron una mayor biomasa al gineceo. El valor estandarizado del diferencial indicó que la selección podría generar, en el valor promedio del primer componente principal un cambio de 40.1% para el primer año y del 105% para el segundo (Tabla 4.8). En la población de Tehuacán ninguna de las estimaciones de selección natural fenotípica fueron significativas para el primer componente principal (Tabla 4.7), indicando que cambios en la asignación de recursos a estructuras de atracción no modifican la eficiencia en la producción de frutos.

En cuanto a los análisis de selección independientes para la separación anteras-estigma y la biomasa asignada al gineceo se observaron resultados similares. En la separación anteras-estigma los resultados mostraron efectos significativos de los gradientes de selección direccional y cuadrático en la población Chamela en los dos años de estudio (Tabla 4.9a). El gradiente de selección direccional fue positivo, indicando que una mayor distancia entre las estructuras reproductivas son favorecidas por la selección (Fig. 4.3a). En este sentido, los gradientes estandarizados muestran un efecto intenso, ya que para el primer año un cambio de una desviación estándar en dicha separación generaría un cambio en la adecuación del 37% y de un 52% en el segundo. Aunque el porcentaje de varianza explicado por ambos modelos fue de apenas 6.25% en el primer año y 18.5% en el segundo ($r=0.25$, $p<0.05$, y $r=0.43$, $p<0.05$, respectivamente)

Tabla 4.8 Diferenciales de selección direccional (S) y cuadrática (C) para el primer componente principal en dos poblaciones de *Ipomoea wolcottiana*. También se presentan los valores estandarizados para ambos diferenciales (S' y C').

Población Chamela				Población Tehuacán							
1991		1992		1992							
Diferenciales de selección		Diferenciales de selección		Diferenciales de selección							
Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático					
S	S'	C	C'	S	S'	C	C'				
0.84	0.4	0.117	0.87	0.226	1.05	0.17	0.015	0.058	0.2	0.003	0.21

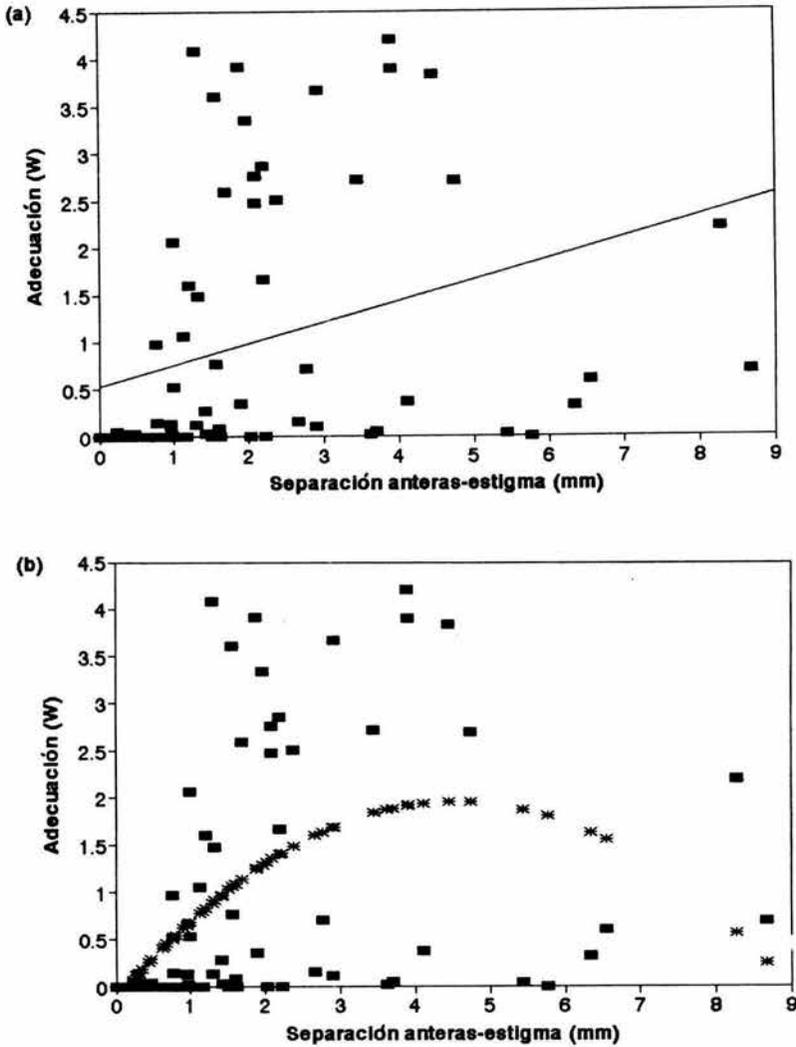


Fig. 4.3. Cambio en el valor de adecuación relativa (eficiencia en la producción de frutos) en árboles de *Ipomoea wolcottiana* respecto a la separación anteras-estigma para el año de 1991 en la población Chamela. En la gráfica (a) se muestra el ajuste al modelo lineal de selección natural fenotípica direccional para dicho carácter. El ajuste del modelo es significativo ($r=0.25$, $p<0.05$; ver Tabla 4.9a). La línea continua indica los valores esperados de adecuación. En la gráfica (b) se muestra el ajuste al modelo de selección natural fenotípica balanceradora para el mismo carácter. El ajuste del modelo es significativo ($r=0.31$, $p<0.05$; ver Tabla 4.9b). Los * indican los valores

Tabla 4.9 (a) Gradientes de selección direccional (β), cuadrática (γ) y gradientes estandarizados (β' , γ') para la separación anteras-estigma en la población de Chamela de *Ipomoea wolcottiana*. Sus errores estándar se presentan entre paréntesis. Los niveles de significancia fueron estimados con el procedimiento de Jackknife (Mitchell-Olds y Shaw 1987). (b) Diferenciales de selección direccional (S) y cuadrática (C) así como sus valores estandarizados (S', C') para la población de Chamela.

(a) Gradientes de selección							
1991				1992			
Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático	
β	β'	γ	γ'	β	β'	γ	γ'
0.19*	0.37	-0.101**	-0.93	0.35*	0.52	-0.173**	-1.9
(0.083)	(0.16)	(0.033)	(0.3)	(0.16)	(0.23)	(0.07)	(0.78)

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

(b) Diferenciales de selección							
1991				1992			
Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático	
S	S'	C	C'	S	S'	C	C'
0.75	0.36	0.26	0.058	0.91	0.61	3.24	0.42

Los diferenciales de selección fueron positivos en los dos años (Tabla 4.9b), sugiriendo que la selección podría generar un cambio en el valor promedio de la separación anteras-estigma de un 37% en el primer año y de un 52% en el segundo. Sin embargo, para esta característica los gradientes de selección cuadrática también fueron significativos y de signo negativos en los dos años, indicando a su vez un tipo de selección balanceadora, donde separaciones muy grandes o muy bajas son desfavorecidas por la selección natural (Tabla 4.9a). Los valores estandarizados de los gradientes de selección para este caso indicaron un efecto más intenso en comparación con el

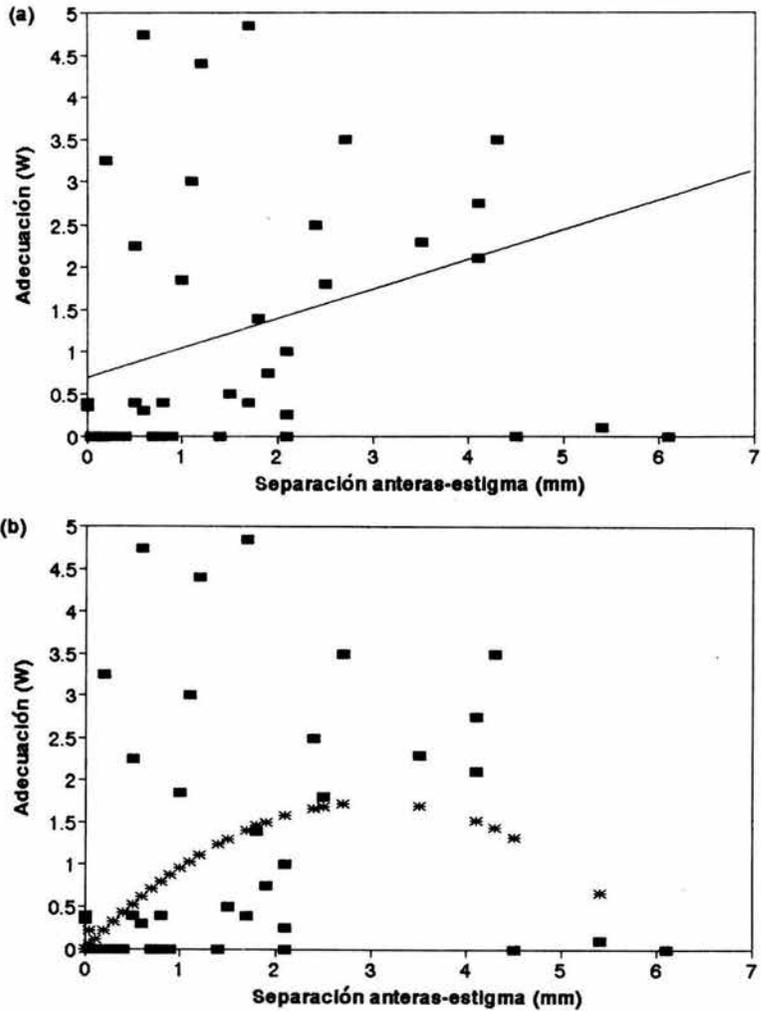


Fig. 4.4. Cambio en el valor de adecuación relativa (eficiencia en la producción de frutos maduros) en árboles de *Ipomoea wolcottiana* respecto a la separación anteras-estigma para el año de 1992 en la población Chamela. En la gráfica (a) se muestra el ajuste al modelo lineal de selección natural fenotípica direccional para dicho carácter. El ajuste del modelo es significativo ($r=0.43$, $p<0.05$; ver Tabla 4.9a). La línea continua indica los valores esperados de adecuación. En la gráfica (b) se muestra el ajuste al modelo de selección natural fenotípica balanceradora para el mismo carácter. El ajuste del modelo es significativo ($r=0.31$, $p<0.05$; ver Tabla 4.9b). Los * indican los valores esperados de adecuación.

ejercido por la selección direccional (Tabla 4.7; Fig. 4.3b), lo cual sugiere que la selección balanceadora estaría actuando predominantemente sobre dicho carácter. No obstante, el porcentaje de variación explicada por estos modelos fue de apenas 9.61% en el primer año y 5.56% en el segundo ($r=0.31$, $p<0.05$ y $r=0.236$, $p<0.05$, respectivamente).

Los experimentos de exclusión de visitantes florales mostraron una fuerte correlación negativa entre la separación anteras-estigma y el número de granos de polen propio en la superficie estigmática ($r=0.81$, $p<0.01$; Fig. 4.5), indicando que existe una alta tasa de deposición de polen inviable en las flores (*I. wolcottiana* es autoincompatible).

Respecto al efecto de la asignación de recursos a las estructuras reproductivas femeninas (gineceo), sólo se observó un efecto significativo en el gradiente de selección direccional durante el primer año en la población de Chamela (Tabla 4.10; Fig. 4.6). El gradiente de selección direccional fue positivo, mostrando que un incremento en una desviación estándar en dicha asignación generaría un cambio de un 43% en el valor de adecuación absoluta. El porcentaje de variación explicada con este modelo fue del 6.8% ($r=0.26$, $p<0.05$). El cambio en el valor promedio esperado del peso del gineceo por el efecto de la selección natural sería del 43% de acuerdo al valor del diferencial de selección (Tabla 4.11).

Finalmente, cabe subrayar que a pesar de las diferencias observadas entre poblaciones en el efecto de la selección natural, la eficiencia en la producción promedio de frutos por flor fue muy similar entre la población de Tehuacán (0.17 ± 0.19 , media \pm DE) y el primer año en la población de Chamela (0.22 ± 0.251 , media \pm DE). En el segundo año la producción de frutos en la población de Chamela fue de sólo 0.062 ± 0.12 (media \pm DE).

Tabla 4.10 Gradientes de selección direccional (β) y cuadrática (γ) para la regresión entre la asignación en biomasa al gineceo en flores de *Ipomoea wolcottiana* y la producción de frutos en dos poblaciones. También se presentan los valores estandarizados para ambos gradientes (β' y γ'). Los valores entre paréntesis son los errores estándar. Los niveles de significancia fueron estimados con el procedimiento Jackknife (Mitchell-Olds y Shaw 1987).

Población Chamela						Población Tehuacán					
1991				1992				1992			
Gradientes de selección				Gradientes de selección				Gradientes de selección			
Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático	
β	β'	γ	γ'	β	β'	γ	γ'	β	β'	γ	γ'
86.13*	0.43	39.3	0.009	17.34	0.09	92.1	0.002	19.41	0.18	77.1	0.007
(39.3)	(0.199)	(86.9)	(0.021)	(14.41)	(0.07)	(101.3)	(0.002)	(30.1)	(0.29)	(80.5)	(0.0073)

* $p < 0.05$

Tabla 4.11 Diferenciales de selección direccional (S) y cuadrática (C) para la asignación de biomasa al gineceo en flores de *Ipomoea wolcottiana* en dos poblaciones. También se presentan los valores estandarizados para ambos diferenciales (S' y C').

Población Chamela				Población Tehuacán							
1992				1992							
Diferenciales de selección		Diferenciales de selección		Diferenciales de selección		Diferenciales de selección					
Direccional		Cuadrático		Direccional		Cuadrático					
S	S'	C	C'	S	S'	C	C'				
0.002	0.42	0.003	120	0.0004	0.09	0.001	36.9	0.0017	0.18	0.001	20.82

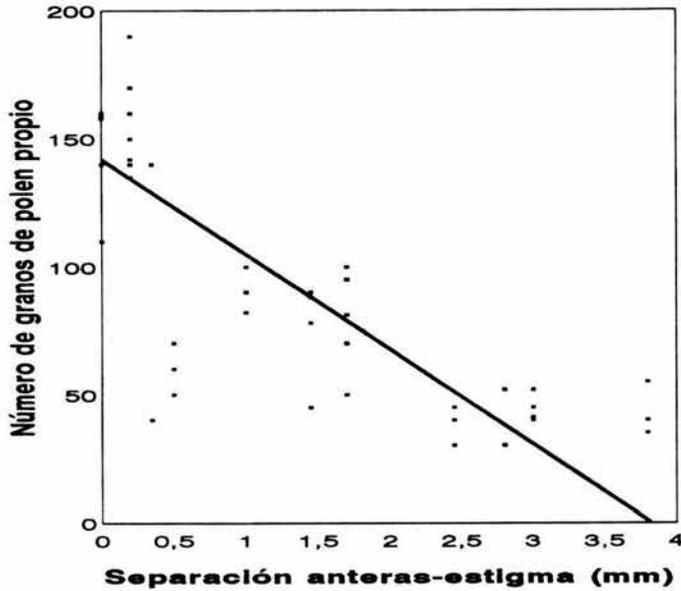


Fig. 4.5 Efecto de la separación anteras-estigma (mm) en la deposición de polen propio en el estigma de flores de *Ipomoea wolcottiana*. Cada punto representa el número de granos de polen contados en la superficie estigmática en flores de diferentes árboles que fueron excluidas de cualquier visitante floral durante todo su periodo de apertura. La línea continua indica el ajuste lineal del modelo: número de granos de polen propio=143.6-33.01(separación anteras-estigma). El ajuste del modelo es significativo ($r=0.81$, $p<0.01$).

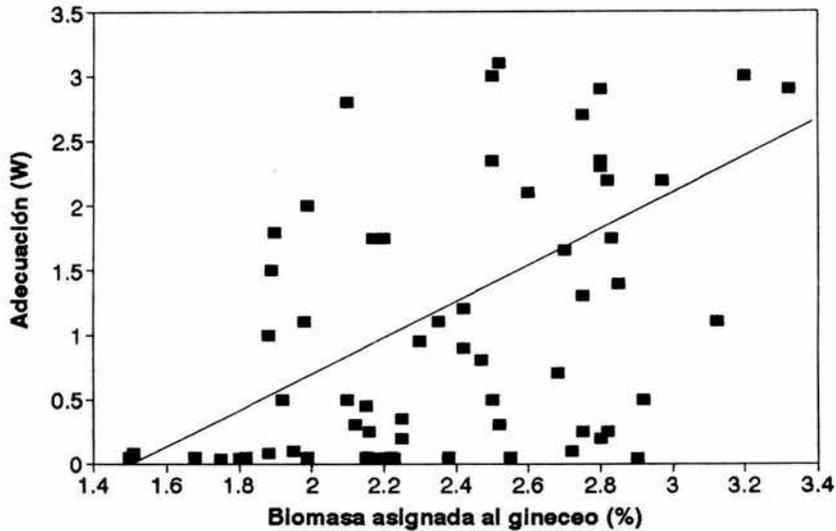


Fig. 4.6. Cambio en el valor de adecuación relativa (eficiencia en la producción de frutos maduros) en árboles de *Ipomoea wolcottiana* respecto a la biomasa asignada a las estructuras florales femeninas (gineceo) para el año de 1991 en la población Chamela. Se muestra el ajuste al modelo lineal de selección natural fenotípica direccional para dicho carácter (ver Tabla 4.11). La línea continua indica los valores esperados de adecuación. El ajuste del modelo es significativo ($r=0.26$, $p<0.05$; ver texto)

DISCUSIÓN

Variación en características florales

En este capítulo los resultados mostraron niveles de variación significativos entre individuos en el conjunto de atributos florales analizados y, de manera parcial, en la biomasa asignada a estructuras sexuales y de atracción en flores de *Ipomoea wolcottiana*. Los valores de repetibilidad también fueron significativos para todos los atributos, indicando que en las poblaciones de *I. wolcottiana* se pueden distinguir diferencias entre individuos en la forma en que asignan sus recursos a los diferentes componentes florales.

La variación entre individuos y entre poblaciones en los patrones de asignación de recursos a nivel floral ha sido poco explorada (Lovett-Doust y Lovett-Doust 1988), a pesar de que muchas de las predicciones de la teoría de asignación sexual pueden ser puestas a prueba mediante el estudio de dicha variación (por ejemplo ver a Schoen 1982; Morgan y Barrett 1989; Campbell 1992). En la mayoría de los estudios de asignación sexual se han hecho comparaciones entre especies con diferentes sistemas de apareamiento (Lovett-Doust y Cavers 1982; Cruden y Lyon 1985), y en pocos casos se ha enfatizado la variación entre poblaciones (Schoen 1982; Morgan y Barrett 1989) y dentro de las poblaciones de una misma especie (Bawa y Webb 1983).

De acuerdo a las predicciones de la teoría de asignación sexual, se pueden esperar correlaciones positivas entre la tasa de entrecruzamiento y los recursos que son asignados a la función masculina (Charnov 1982). *I. wolcottiana* es una especie autoincompatible y los resultados observados concuerdan con dicha predicción, ya que la asignación a estructuras masculinas fue más de tres veces mayor respecto a la asignación a estructuras femeninas. Para flores de plantas hermafroditas se ha argumentado que las estructuras de atracción sirven casi de manera exclusiva para la función masculina (Bell 1985; Stanton *et al.* 1986; Charlesworth y Charlesworth 1987; Young y Stanton 1990). La asignación de recursos a la corola fue en todos los casos superior al 60%, por lo que si sumáramos este porcentaje a la asignación masculina en *I. wolcottiana* la asignación global a dicha función sería de casi un 70% de toda la flor. Este valor

es muy similar al observado por Lovett-Doust y Cavers (1982) en *Lilium superbum* y en 12 especies xenógamas por Cruden y Lyon (1985).

En la comparación entre poblaciones sólo se observaron diferencias en el porcentaje de recursos asignados al gineceo, siendo ligeramente mayor en la población de Chamela. Las variaciones en la cantidad de recursos asignados a las funciones sexuales pueden deberse a variaciones espaciales o temporales en la cantidad de nutrientes disponibles para las plantas. En especies monóicas secuenciales y lábiles, se ha observado que en ambientes pobres en nutrientes existe un sesgo en la asignación de recursos hacia funciones masculinas (Freeman *et al.* 1980; Bawa y Webb 1984). Aunque para especies hermafroditas no existan evidencias de este tipo, los resultados observados en *I. wolcottiana* sugieren que también pueden ocurrir efectos ambientales en la forma en la que este tipo de plantas distribuyen sus recursos. De hecho en *I. wolcottiana* en la población de Chamela, se ha observado una correlación positiva entre la cantidad de fósforo total disponible en el suelo y la proporción de biomasa asignada a estructuras florales femeninas (ver capítulo 5). Sin embargo, para poder concluir algo respecto a la diferencia entre poblaciones se requiere de un análisis más específico que incluya evaluaciones detalladas de la disponibilidad de diferentes nutrientes en el suelo y de la forma como se constituye cada componente floral.

Por otra parte, la estructura correlacional entre las diferentes características florales fue similar en las dos poblaciones. Las correlaciones entre las funciones sexuales fueron positivas en todos los casos. En este sentido, otro supuesto importante de la teoría de la asignación sexual es que existen conflictos entre las funciones macho y hembra dados por la limitación de recursos, lo que nos llevaría a esperar correlaciones negativas entre ambas funciones (Charnov 1982; Brunet 1992). En plantas hermafroditas se han reportado evidencias en esta dirección, por ejemplo Bawa y Webb (1983), observaron correlaciones inversas entre el tamaño del ovario y el número de estambres en *Muntingia calabura*, y Atlan *et al.* (1992) observaron en *Thymus vulgaris*, correlaciones negativas entre la producción de polen y la fertilidad femenina (y ver también Savolainen *et al.* 1993). Sin embargo, para otras especies no se han encontrado correlaciones significativas entre dichas funciones sexuales (por ejemplo ver a Lovett-Doust y

Harper 1981; Cruden y Lyon 1985; Devlin 1989). En *I. wolcottiana*, a pesar de que no se conoce la correlación genética entre ambas funciones ni el efecto ambiental, la correlación fenotípica sugiere que en esta especie no existe un conflicto entre dichas funciones sexuales al menos a nivel de la biomasa asignada en las flores.

Finalmente, en cuanto a la separación anteras-estigma se observaron diferencias significativas entre individuos en la población de Chamela en los dos años de estudio. De manera contrastante, en la población de Tehuacán no se observó separación en estas estructuras reproductivas en ninguno de los individuos muestreados. La variación en este atributo es interesante, ya que en diferentes especies del mismo género dicha variación afecta tanto la cantidad de granos de polen que es exportado a otras flores como la cantidad y calidad de polen que es recibido, lo cual puede tener un impacto directo en la producción de frutos y semillas (Ennos 1981; Sobrevila *et al.* 1989; Murcia 1990). Sin embargo, no existen trabajos en los que se hayan comparado variaciones entre poblaciones y su efecto en la reproducción.

En resumen, el análisis de la variación fenotípica indica que en *I. wolcottiana* existen diferencias importantes a nivel individual y poblacional en los patrones de asignación de recursos a diferentes estructuras florales y en la separación de las estructuras reproductivas. La consecuencia de esta variación puede ser la de dar la oportunidad a que la selección natural actúe sobre dichos atributos florales si es que estos tienen relación con alguna medida de la adecuación.

Análisis de selección natural fenotípica

Los resultados del análisis de selección natural fenotípica mostraron que tanto la separación anteras-estigma como la biomasa asignada al gineceo, son dos características sujetas a selección en *I. wolcottiana* en la población de Chamela. El análisis con las variables agrupadas en componentes principales y el análisis parcial para dichas características, indicaron una intensa selección direccional positiva durante los dos años. Es decir que en esta población los individuos con mayor separación entre las estructuras reproductivas (hasta un cierto valor) y aquellos que asignan una mayor cantidad de recursos a sus estructuras florales femeninas, fueron favorecidos

por la selección natural mediante una mayor eficiencia en la producción de frutos.

El resultado de la consistencia entre años en el efecto de la selección natural en esta población es notable debido a que durante el segundo año un evento extraordinario de lluvia modificó de manera considerable el patrón fenológico a nivel poblacional y, en consecuencia, las tasas de visita a las flores disminuyeron en un 70% respecto al primer año (ver capítulos 2 y 3). Esta disminución en el número de visitas se reflejó en la producción de frutos promedio ya que en este segundo año fue de un 6% mientras que en el primer año fue de 23%. En varias especies de plantas se ha reportado que cambios en la composición y abundancia de sus polinizadores afectan notablemente su producción de frutos y semillas, así como la intensidad de la selección natural (Herrera 1988; Shemske y Horvitz 1989; Campbell 1989; Jordano 1993). Por ejemplo, en *Calathea ovandensis*, Shemske y Horvitz (1989) reportaron variaciones entre años en la intensidad con la que la selección natural actuaba debido a variaciones en la abundancia del principal polinizador de esta especie. Jordano (1993) observó diferencias en la producción de frutos de más cinco veces entre diferentes años en *Prunus mahaleb*, debido aparentemente a variaciones en la actividad de los polinizadores. En *I. wolcottiana*, a pesar de que hubo consistencia entre años en el efecto de la selección natural, en términos generales los gradientes de selección fueron más débiles durante el segundo año, sugiriendo que probablemente el cambio en la abundancia de visitantes florales pudo modificar la fuerza con la que la selección natural actúa en esta población.

Por otro lado, además del efecto de la selección natural direccional en la separación anteras-estigma, en la población de Chamela se detectaron durante los dos años eventos de selección balanceadora significativos, incluso la fuerza de este tipo de selección fue mayor a la que ejerció la selección direccional. Estos resultados indicaron que las separaciones anteras-estigma muy grandes o muy cortas son desfavorecidas. En las flores de *I. wolcottiana* la separación entre las anteras más próximas al estigma dependen de qué tan largo es el estilo, ya que en la mayoría de los individuos el estilo es más largo que las anteras, por lo que las separaciones muy grandes indican estilos muy largos. De esta forma, la desventaja de tener

separaciones muy cortas se debe aparentemente a una alta deposición de granos de polen propio en el estigma, como lo demostró el experimento de exclusión de visitantes florales (Fig. 4.5). Resultados similares se han observado en varias especies del mismo género: *I. purpurea* (Ennos 1981), *I. imperati* (Sobrevila *et al.* 1989) y en *I. trichocarpa* (Murcia 1990). En condiciones naturales la deposición de polen propio en especies autoincompatibles como *I. wolcottiana*, puede implicar un bloqueo físico y/o fisiológico para la fecundación de óvulos con polen compatible proveniente de flores de otros individuos (Bawa y Webb 1983; Goldingay y Whelan 1993). En este sentido, los resultados sugieren fuertemente que en especies hermafroditas autoincompatibles esta característica juega un papel fundamental para la producción de frutos y semillas y, por lo tanto, puede ser un buen blanco de selección.

En cuanto a la posible desventaja de tener estilos muy largos, ésta parece estar dada por el daño que especies de polinizadores grandes provocan al arribar a las flores. En individuos en los que se observaron flores con estilos muy largos, fue más o menos frecuente ver que éstos son doblados por especies de abejas grandes que visitan las flores.

En resumen, respecto a esta característica, se observaron dos tipos de selección actuando conjuntamente (direccional y balanceadora). En diferentes especies de plantas se han encontrado evidencias de que más de un tipo de selección natural puede actuar al mismo tiempo en diferentes atributos (Rausher y Simms 1989; Scheiner 1989; Herrera 1990; Núñez-Farfán 1993). Sin embargo, los análisis de selección mostraron diferencias importantes en la intensidad con la que actuaron ambos tipos de selección en *I. wolcottiana*. Los valores de los gradientes estandarizados de selección direccional para la separación anteras-estigma, indicaron que un cambio positivo en una desviación estándar en dicho carácter generaría un cambio de un 40% y 7.8% en la eficiencia en la producción de frutos para cada año (Tabla 4.7). En contraste los gradientes estandarizados de selección balanceadora indicaron que los cambios por este tipo de selección en dicha eficiencia serían de 101% y 109% para cada año (Tabla 4.7). Consecuentemente, dadas las diferencias en los cambios de éxito reproductivo esperados en ambos tipos de selección, los resultados sugieren que la selección balanceadora juega un papel

predominante sobre la separación anteras-estigma respecto a la selección direccional.

De manera contrastante a todos los resultados observados en la población de Chamela, en la población de Tehuacán no se detectó ningún tipo de selección natural fenotípica. Los análisis de selección sobre el primer componente principal, indicaron que la adecuación femenina no varió con los cambios en la asignación de estructuras de atracción. De acuerdo con este resultado, sería interesante estimar si incrementos en la asignación de recursos a las estructuras de atracción se correlacionan con alguna medida de adecuación paterna, ya que mientras que en la población de Chamela se han registrado al menos 20 especies de abejas que visitan a las flores (Bullock *et al.* 1987), en la población de Tehuacán sólo se ha observado a *Apis mellifera* (ver capítulo 2). Estas observaciones pueden indicar que la presión de selección para la atracción de polinizadores entre las poblaciones sea muy diferente, debido a que hay evidencias de que algunas características florales, como el tamaño, número y color de los pétalos, se correlacionan positivamente con la adecuación paterna (por ejemplo ver Bell 1985; Stanton *et al.* 1986; y Stanton y Preston 1988).

El tener estimaciones de cómo actúa la selección natural tanto en el éxito vía adecuación paterna y el éxito vía adecuación materna en plantas hermafroditas, es básico dado que no existe una necesaria equivalencia entre ambas funciones en el éxito que alcanzan (Horovitz 1978; Stanton y Preston 1988; Ross 1990; aunque ver Dudash 1991). De hecho, esta no equivalencia puede llevar a predecir que la intensidad y forma como la selección natural actúa en estas especies sea diferente e incluso contradictoria entre los dos componentes de éxito reproductivo (Charnov 1982; Haig y Westoby 1988; Campbell 1989; Johnston 1991). Así, el estimar ambos componentes permitiría evaluar la forma en la que las curvas de asignación de recursos pueden verse modificadas bajo diferentes condiciones. Desafortunadamente, estimar el éxito paterno en plantas aún es metodológicamente difícil, ya que implica llevar a cabo análisis de estructura genética y paternidad con alelos raros y estos métodos todavía tienen un margen de error considerable (por ejemplo ver Meagher 1986).

En la mayoría de los estudios en los que se ha evaluado el efecto de la selección natural

en características florales en más de una temporada reproductiva, se ha observado que los regímenes selectivos cambian de una temporada a otra, siendo incluso algunos años estadísticamente significativos y en otros no (Shemske y Horvitz 1988; Campbell 1989; y ver Herrera 1991, 1993). El presente capítulo aparentemente es el primer trabajo en que se reporta una consistencia temporal en el efecto de la selección natural y también es el primero en que se reporta en características florales de un árbol. En teoría si estos efectos se mantuvieran por períodos considerables podrían llevar a grandes cambios fenotípicos (Lande 1976), dependiendo por supuesto, de que las características bajo selección fueran heredables. En este sentido, los valores de repetibilidad observados en *I. wolcottiana* sugieren que todos los atributos florales analizados son heredables. Aunque ya que la repetibilidad expresa tanto la varianza genética como la varianza debida al ambiente local, su valor sólo indica la cota máxima que puede alcanzar la heredabilidad, que sería cuando la varianza debida al ambiente fuera cero (Falconer 1981). Sin embargo, en *I. purpurea* Ennos (1981) observó que la separación anteras-estigma tenía un valor de heredabilidad de 0.5. Atlan *et al.* (1992) reportan que en *Thymus vulgaris* la determinación de la asignación sexual tuvo un importante componente genético y Savolainen *et al.* (1993) reportan en *Pinus sylvestris* que la variación en la asignación de recursos a los componentes sexuales es explicada en más de un 35% por diferencias genéticas. Así, si bien los valores de repetibilidad no dan una estimación concluyente de qué tan heredable es un carácter, las evidencias mencionadas y los valores de repetibilidad observados sugieren que en los atributos florales de *I. wolcottiana* el componente genético es importante y, por lo tanto, su variación puede tener sentido evolutivo.

En especial la separación anteras-estigma y la asignación de recursos a las estructuras reproductivas femeninas tuvieron de los valores más bajos de repetibilidad al igual que la asignación de recursos a las estructuras sexuales masculinas. En teoría, si la selección natural está actuando constantemente se puede esperar que la varianza genética del atributo se vaya perdiendo, por lo que atributos con heredabilidades bajas podrían ser aquellos que estén más relacionados con la adecuación (Falconer 1981). Así, los resultados del análisis de selección

conuerdan con lo que se esperaría para la separación anteras-estigma e indican nuevamente la importancia de evaluar el componente de éxito masculino en *I. wolcottiana* para estimar si la asignación de biomasa a las estructuras masculinas tienen alguna relación con el éxito paterno de esta especie, lo cual probablemente explicaría sus bajos valores de repetibilidad

En términos generales, los resultados de este capítulo sugieren que si bien los patrones de asignación de recursos pueden verse modificados por la selección natural, sin duda se requiere de un enfoque experimental más riguroso que permita distinguir claramente los mecanismos causales de selección. De igual forma, otro punto que se tiene que subrayar es que a pesar de que se observaron eventos de selección significativos, ninguno de los modelos explicó un gran porcentaje de la variación en la producción de frutos. Este resultado indica que hay toda una serie de factores que pueden ser más importantes para explicar la heterogeneidad en la fecundidad. En especial, como lo ha mencionado Herrera (1993) y como ha sido observado en *I. wolcottiana* (ver capítulo 3), factores ecológicos más próximos, como la calidad del sitio, la interacción con herbívoros y cambios en las densidades de los polinizadores provocados por eventos climáticos estocásticos, pueden ser clave en la explicación de las diferencias entre plantas en el éxito reproductivo dentro de una misma población y entre plantas de diferentes poblaciones.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

CAPÍTULO V

MODELO DE ANÁLISIS DE RUTAS PARA LA FECUNDIDAD EN *Ipomoea wolcottiana*

Contenido:	Página
Resumen.....	87
Introducción.....	87
Materiales y métodos.....	89
Análisis de rutas.....	90
Modelo de análisis de rutas para <i>Ipomoea wolcottiana</i>	96
Resultados.....	99
Discusión.....	109

MODELO DE ANÁLISIS DE RUTAS PARA LA FECUNDIDAD EN *Ipomoea wolcottiana*

RESUMEN

Se presentan los resultados de un modelo de análisis de ruta (path analysis) mediante el cual se evaluó el efecto de un grupo de variables en la producción de frutos de *Ipomoea wolcottiana*. Las variables analizadas fueron: tamaño de los árboles (diámetro a la altura del pecho), cantidad de fósforo total disponible en el suelo, expresión sexual fenotípica (estimada como la cantidad de biomasa asignada a las estructuras sexuales femeninas en cada flor, respecto al total asignado a las estructuras masculinas y femeninas), producción de flores y la longitud y diámetro de apertura de la corola. El modelo de análisis de ruta propuesto no difirió significativamente de un modelo nulo ($\chi^2_{g1,14}=20.8$, $p=0.106$), lo que indicó que el modelo propuesto representó "adecuadamente" la estructura de correlaciones entre todas las variables incluidas en el análisis. De manera general, el modelo explicó el 79.9% de la variación total y las variables directamente relacionadas con el número de frutos maduros explicaron el 62%. De acuerdo a los valores de los coeficientes de ruta y a los coeficientes de efecto, la producción de frutos maduros en *I. wolcottiana* estuvo determinada en gran medida por la cantidad de frutos que logran iniciarse y por la expresión sexual fenotípica, cuyo efecto fue en sentido positivo en ambos casos. Por otra parte, la producción de frutos iniciados dependió en gran medida de la longitud de la corola, en sentido positivo y del diámetro de apertura en sentido negativo. Estas dos características florales tuvieron a su vez una correlación fenotípica positiva, por lo que se predice que aunque la presión de selección sobre la producción de frutos sea intensa, en este caso se alcanzaría un punto de equilibrio donde difícilmente se tendría un cambio fenotípico en dichas características florales. Por otro lado, la expresión sexual fenotípica dependió negativamente del número de flores producidas y positivamente, pero en menor magnitud, de la cantidad de fósforo en el suelo y del tamaño de los árboles. En contraste con una gran cantidad de evidencias, el tamaño de los árboles tuvo un efecto negativo y despreciable en la producción de frutos iniciados y maduros, mientras que la cantidad de fósforo en el suelo afectó positivamente a todas las variables, pero su efecto en la producción de flores, frutos iniciados y frutos maduros también fue muy débil. Finalmente, las relaciones entre el tamaño de los árboles, el número de flores y la expresión sexual fenotípica, sugieren que la floración abundante en esta especie funciona más para la donación de polen que para su recepción. De esta manera, en *I. wolcottiana* la producción de flores parece responder aparentemente a presiones de selección sobre la adecuación paterna, lo que explicaría en parte la baja producción de frutos en esta especie.

INTRODUCCIÓN

Los patrones de producción de frutos y semillas en plantas están determinados por una gran cantidad de factores internos y externos a ellas. Las características del sustrato en que se encuentran, incluyendo la cantidad de agua y nutrientes disponibles (Harper 1977; Lloyd y Bawa 1984; Domínguez 1990; Herrera 1991), así como su interacción con polinizadores y herbívoros (Crawley 1983; Schemske y Horvitz 1988; Núñez-Farfán 1991; Herrera 1993; Meyer y Root 1993; Parra *et al.* 1993), se pueden contar como factores externos de gran importancia. Mientras que el tamaño de la planta, su vigor, capacidad de almacenar recursos y la forma como asigna

dichos recursos a sus funciones sexuales (Lloyd 1980; Lloyd y Bawa 1984; Stanton y Preston 1988; Dudash 1991; Herrera 1991; 1993), son factores de carácter interno que también son básicos para explicar sus niveles de fecundidad.

En muchas especies de plantas hermafroditas, se ha demostrado que la asignación de recursos a la reproducción sexual está correlacionada con el tamaño de los individuos (Stephenson 1981; Aker 1982; Dudash 1991; Klinkhamer y de Jong 1993b), y esto, a su vez, con la cantidad y calidad de visitas que reciben de sus polinizadores (Schemske 1980; Klinkhamer *et al.* 1989), así como con su éxito alcanzado vía materna y paterna (Broyles y Wyatt 1990; Devlin *et al.* 1992; Galen 1992). De igual forma, la calidad del sitio en el que se encuentran no sólo puede determinar la calidad y cantidad de recursos que se asignan a la reproducción (Lloyd y Bawa 1984; Bullock 1992; Mazer 1992; y ver Rhodes *et al.* 1994), y el desempeño de sus gametos (Lau y Stephenson 1993), sino que también en ocasiones se correlaciona con la intensidad con la que son dañadas por sus herbívoros (Crawley 1983; Herrera 1991; 1993).

Así, si bien es claro que todos estos factores se encuentran estrechamente relacionados, el conocimiento de la importancia que cada uno de dichos factores tiene, así como la forma en la que se interrelacionan, es fundamental para entender las presiones selectivas que pueden ser más relevantes en la evolución de las historias de vida de las plantas.

En este capítulo se analizó, mediante el método de análisis de rutas (Path Analysis [Wright 1934; Pedhazur 1982]), la importancia de un grupo de variables externas e internas y su relación con el éxito reproductivo femenino de *I. wolcottiana* en la población Chamela (ver capítulo 2). El modelo de análisis de rutas se construyó de acuerdo al conocimiento de la historia de vida de *I. wolcottiana* (Bullock *et al.* 1987; y ver capítulo 2), y a los resultados observados en los capítulos 3 y 4 de este trabajo. Las preguntas específicas que se plantearon de acuerdo a estos antecedentes fueron:

- (1) ¿Qué tan importante es el tamaño de los árboles en la producción de flores y frutos, y en la forma como asigna esta especie sus recursos a las funciones sexuales en las flores?;
- (2) ¿Existe alguna relación entre la producción de flores y la cantidad de recursos asignados a

nivel floral a la función femenina y entre ésta y la producción de frutos?;

(3) ¿La cantidad de fósforo total disponible en el suelo es un factor importante para la reproducción de *I. wolcottiana*, y su variación es relevante para explicar las diferencias entre individuos en la producción de frutos?;

(4) ¿Existe algún efecto de la variación entre individuos en la longitud de la corola y de su diámetro de apertura en las probabilidades de polinización de las flores, y que tan intenso es este efecto?

MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones del efecto de la cantidad de fósforo total disponible en el suelo y del tamaño de los árboles, así como de la longitud y diámetro de apertura de la corola en la fecundidad de *I. wolcottiana*, se llevó a cabo en 47 árboles marcados que se localizaron en tres veredas dentro de la Estación de Biología Chamela ("Chachalaca", "Camino Antiguo Sur" y "Eje Central").

A cada árbol se le midió el diámetro a la altura del pecho (DAP[cm]), marcando en cada uno de estos árboles seis ramas a tres diferentes niveles de la copa: dos a nivel alto, dos a nivel medio y dos a nivel bajo, en las que se cuantificó mediante censos semanales durante toda la época reproductiva (diciembre-abril), la producción del número de flores, frutos iniciados y frutos maduros por rama. En cada rama se midió el diámetro en el punto de unión con el tronco del árbol, no encontrándose diferencias significativas entre árboles ($F(46, 235) = 0.9, p > 0.05$).

Para estimar en cada árbol la cantidad de fósforo total disponible en el suelo, se trazaron dos transectos de muestreo en direcciones aleatorias partiendo de la base del tronco. A lo largo de cada línea se tomaron cuatro muestras: una a 20 cm de la base del árbol y las siguientes a 1 m, 2 m y 4 m de distancia. Estas muestras se tomaron desde la superficie del suelo hasta 30 cm de profundidad. Las ocho muestras de cada árbol fueron mezcladas, secadas y empaquetadas para su posterior análisis, siguiendo la metodología descrita en Aguilera *et al.* (1987). Estos análisis se llevaron a cabo en el Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Para estimar el efecto de las características florales en la producción de frutos iniciados y de frutos maduros, así como de la cantidad de recursos asignados a estructuras florales femeninas, se tomaron en promedio 13 flores (± 2.2 , DE) por árbol al momento de su apertura. Para cada flor se midió la longitud de la corola y su diámetro de apertura con un calibrador (± 0.01 mm [Fig. 5.1]). Cada una de estas flores fue colocada en bolsas individuales anotando la identidad del árbol fuente. Las flores fueron disectadas en el laboratorio, separando sus estructuras sexuales femeninas (gineceo): estigma, estilo y ovario; y las estructuras masculinas (androceo): filamentos y anteras (Fig. 5.1). Estas estructuras fueron secadas a 60° C durante dos horas y pesadas en una balanza analítica (Ohaus, ± 0.01 mg), para obtener la proporción de biomasa asignada a la función femenina respecto al total asignado a ambas estructuras reproductivas para cada flor. Esta proporción o expresión sexual fenotípica por flor (ESF [sensu Lloyd 1980]), se evaluó como:

$$ESF = bg / (bg + ba)$$

donde:

bg=biomasa asignada al gineceo (mg)

ba=biomasa asignada al androceo (mg)

ANÁLISIS DE DATOS

Para evaluar el efecto de cada una de las variables en los patrones de producción de frutos en *I. wolcottiana* así como su interrelación, se empleó el método de análisis de rutas (Path Analysis), propuesto por Wright (1934) y revisado recientemente por varios autores (Pedhazur 1982; Kingsolver y Schemske 1991; Mitchell 1992). Este método permite el análisis de un modelo de causación múltiple el cual es propuesto *a priori* como hipótesis de trabajo y formulado de acuerdo al conocimiento del sistema en estudio. El análisis de rutas tiene su fundamento esencial en los métodos de regresión múltiple con la diferencia de que permite, de acuerdo al modelo propuesto, la partición de las correlaciones causales y no causales de cualquier

par de variables. Otra ventaja respecto a los modelos de regresión múltiple tradicionales, es que su estructura no es fija, sino que permite que en algún momento variables independientes o causales sean una variable dependiente y viceversa.

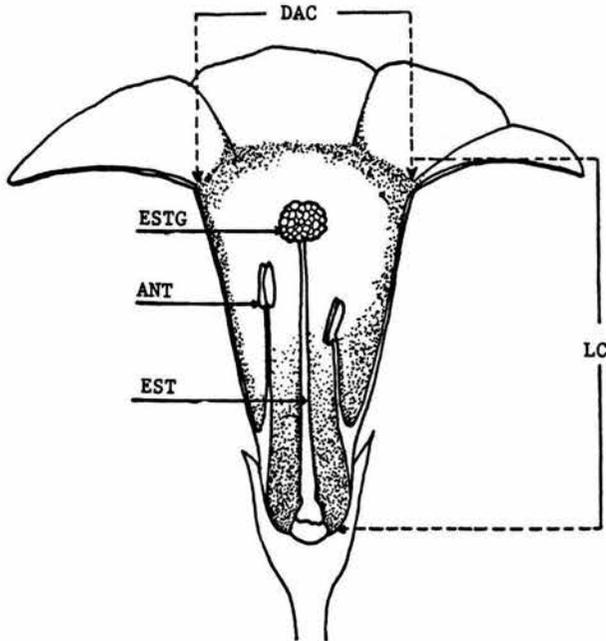


Fig. 5.1 Diagrama de una flor de *Ipomoea wolcottiana*. LC: longitud de la corola; DAC: diámetro de apertura de la corola. ESTG: estigma; EST: estilo; ANT: antera; FIL: filamento.

La descomposición de las correlaciones permite distinguir entre cuatro diferentes tipos de efectos los cuales incluyen dos componentes causales: efectos directos e indirectos; y dos componentes no causales: efectos espurios y efectos no analizados (Pedhazur 1982). Así, a través de este análisis se obtienen los coeficientes de ruta (path coefficients), que indican el efecto directo de una variable que se hipotetiza como causa, de una tomada como efecto. Estos coeficientes de ruta son equivalentes a los coeficientes de regresión parcial estandarizados de una

regresión múltiple, por lo que representan la cantidad de cambio esperado en una variable dependiente como resultado de una unidad de cambio en la variable independiente (Pedhazur 1982: Mitchell 1992).

Los supuestos que asume el análisis de ruta son los siguientes:

- (1) Las relaciones entre las variables son lineales, aditivas y causales;
- (2) El valor residual de cada variable no está correlacionado con las variables que le precedan en el modelo;
- (3) No hay causación recíproca (existe un sólo flujo causal);
- (4) Las medidas son tomadas sin error.

En el análisis de ruta se tienen básicamente dos tipos de variables: (i) Variables exógenas, cuya variación se asume que está determinada por causas ajenas o no consideradas en el modelo, y (ii) variables endógenas, cuya variación es explicada por variables que están dentro del modelo y por variables exógenas.

Generalmente el modelo o la hipótesis de trabajo, puede representarse mediante un diagrama de ruta en el que se señalan los tipos de efectos de la siguiente manera (Fig. 5.2):

- (i) Flechas con una sola dirección representan el efecto directo de una variable sobre otra (P_{21});
- (ii) Flechas en dos direcciones representan correlaciones no analizadas debido a causas correlacionadas (r_{12}); y
- (iii) Flechas sin una variable de origen representan la varianza residual o no explicada (U).

En la Figura 5.2, se muestran dos diagramas de ruta hipotéticos con una variable dependiente, representada con el número 3 y dos variables independientes representadas con los números 1 y 2. En ambas Figuras la variable residual U, representa el efecto de todos los factores desconocidos y P_{3U} representa el coeficiente de ruta de U en la variable 3.

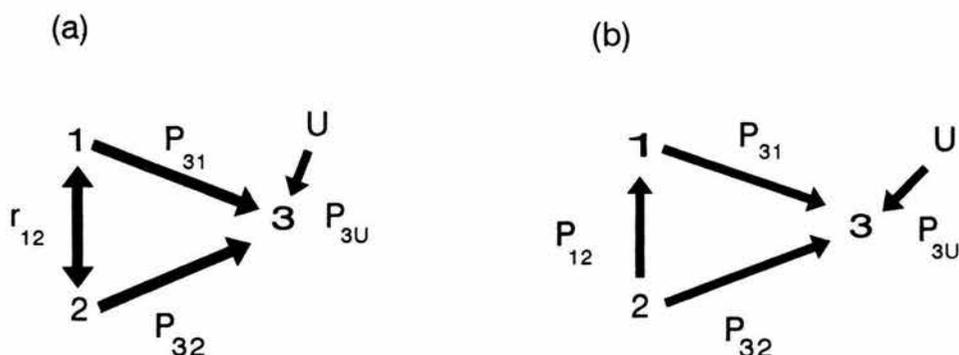


Fig. 5.2 Diagramas de rutas hipotéticos para una variable dependiente (3) y dos variables causales (1 y 2). En ambos casos los coeficientes de ruta de las variables causales son representados como: P_{31} y P_{32} , respectivamente. La letra U denota los factores no medidos que afectan a la variable 3. La correlación r_{12} en (a), indica la relación entre las variables exógenas 1 y 2, y la relación de estas con la variable 3, es expresada como un efecto directo. En (b) la relación entre 2 y 3 esta dada por efectos directos e indirectos, y entre 1 y 3 sólo por un efecto directo (ver texto para más explicación) (Modificado de Schemske y Horvitz 1988).

En la Figura 5.2 (a) la correlación total entre las variables 2 y 3 (r_{23}), esta dada por los siguientes efectos:

$$r_{23} = P_{32} + r_{12}P_{31}$$

donde:

P_{32} = efecto directo

$r_{12}P_{31}$ = no analizado

y para 1 y 3 (r_{13}):

$$r_{13}=P_{31}+r_{12}P_{32}$$

donde:

P_{31} = efecto directo

$r_{12}P_{32}$ = no analizado

En estas fórmulas los componentes de correlación r_{12} , representan la relación entre dos variables exógenas (1 y 2), cuyo efecto no puede ser descompuesto y se le considera como una parte no analizada del modelo (Pedhazur 1982). Así, en esta Figura 5.2 el coeficiente de ruta corresponde exclusivamente al efecto directo de la variable 1 sobre la 3 (P_{31}) y de la 2 sobre la 3 (P_{32}).

En la Figura 5.2 (b) se muestran efectos directos, indirectos y espurios. La variable 3 es afectada directamente por las variables 1 y 2, e indirectamente por la variable 2 a través de su efecto en la variable 1. Las ecuaciones para cada caso serían las siguientes:

$$r_{23}=P_{32}+P_{12}P_{31}$$

donde:

P_{32} = efecto directo

$P_{12}P_{31}$ = efecto indirecto

y para r_{13} :

$$r_{13}=P_{31}+P_{12}P_{32}$$

donde:

P_{31} = efecto directo

$P_{12}P_{32}$ = espurio

La relación total entre la variable 2 y la 3, estaría dada por el coeficiente de rutas directo P_{32} , mas el producto de los coeficientes P_{12} y P_{31} . Mientras que la relación entre las variables 1 y 3 va a estar dada sólo por el coeficiente de ruta P_{31} . El componente espurio se debe a la causa

común que tienen las variables 1 y 3, es decir la variable 2. La relación entre U y 3 tiene el mismo significado que en el caso anterior.

La suma de los coeficientes directos e indirectos se conoce como el coeficiente de efecto e indica el efecto total o la magnitud de las rutas causales de una variable sobre la otra (Pedhazur 1982; Schemske y Horvitz 1988).

A los modelos de análisis de rutas se les puede aplicar directamente una prueba de bondad de ajuste que permite evaluar si todo el modelo describe de manera correcta la estructura correlacional observada (Pedhazur 1982; Kingsolver y Schemske 1991; Mitchell 1992). El estadístico de prueba se define a partir de las diferencias entre las matrices de correlación esperadas y observadas, las cuales son cuantificadas por una función de probabilidad. Esta probabilidad es usada para generar una prueba estadística que se distribuye aproximadamente como una χ^2 (Kingsolver y Schemske 1991; Mitchell 1992), la cual se describe de la siguiente manera:

$$\chi^2 = -2 \ln (\text{probabilidad del modelo}) / (\text{probabilidad de un modelo perfecto})$$

El denominador es la probabilidad para un modelo hipotético que reproduce perfectamente la matriz de correlación (Hayduk 1987, citado en Mitchell 1992). De esta manera mientras más similitud exista entre la matriz de correlaciones observada y la esperada, mejor será el ajuste del modelo de rutas propuesto. Así, modelos de rutas con χ^2 **no significativas**, son considerados como descripciones adecuadas de los datos y que, por lo tanto, reflejan correctamente la estructura correlacional de estos (Mitchell 1992; 1994). Los grados de libertad son calculados como la diferencia entre el número de elementos únicos en la matriz de correlación y el número de coeficientes estimados, incluyendo los valores residuales y las relaciones no analizadas (Mitchell 1992). De igual forma, cuando se utilizan los métodos de máxima verosimilitud para estimar los coeficientes de rutas, se pueden probar también diferencias entre dos modelos alternativos, ya que la diferencia entre sus valores de χ^2 también

se distribuye como una χ^2 , con grados de libertad igual a la diferencia de los grados de libertad de los dos modelos (Mitchell 1992). Para cada modelo de análisis de rutas se puede obtener el porcentaje de variación que explica el modelo en su conjunto mediante el cálculo de su valor de R^2 , el cual es igual a $1 - \Pi(U_i^2)$; donde U_i , es el valor de cada variable residual (Steiger 1989; Kingsolver y Schemske 1991).

Adicionalmente se han propuesto otros índices de ajuste de los modelos de análisis de rutas, como el índice Gamma (population index gamma) y el índice RMS (Steiger-Lind adjusted RMS index), los cuales son adecuados cuando los tamaños de muestra son pequeños. Una descripción de estos índices se puede ver en Steiger (1989).

Modelo de análisis de rutas para *Ipomoea wolcottiana*

La Figura 5.3 representa la estructura de rutas que se cree la más realista para *I. wolcottiana* de acuerdo a experimentos y observaciones previas (Bullock *et al.* 1987 y ver capítulos 2, 3 y 4). Se consideró que la cantidad de fósforo en el suelo afectaba directamente a todas las variables endógenas del modelo: tamaño de los árboles (DAP), expresión sexual fenotípica (ESF), número de flores producidas y número de frutos iniciados y maduros. Esta suposición es razonable de acuerdo a evidencias experimentales que indican que la adición de nutrientes en el suelo tienen un efecto directo en el crecimiento y fecundidad de las plantas (Willson y Price 1980; Wallace y O'Dow 1989; Tanner *et al.* 1992). En *I. wolcottiana*, experimentos de adición de fósforo provocaron un aumento en su producción de inflorescencias, flores y frutos iniciados (ver capítulo 3). Sin embargo, a pesar de que se sabe que el fósforo disponible en el suelo se encuentra en cantidades bajas en la selva de Chamela (Lerdau y Holdbrook 1992; Jaramillo y Maass 1993), no se conoce si el nivel de variación natural de este nutriente explica parte de las diferencias entre individuos en sus niveles de fecundidad.

En cuanto a la expresión sexual fenotípica, también existen evidencias de que cambios en la disponibilidad de nutrientes afectan la cantidad de recursos que una planta asigna a diferentes estructuras sexuales de las flores y a su desempeño (Fremman *et al.* 1980; Lloyd 1984; Lloyd y Bawa 1984; Stephenson *et al.* 1992; y ver citas ahí).

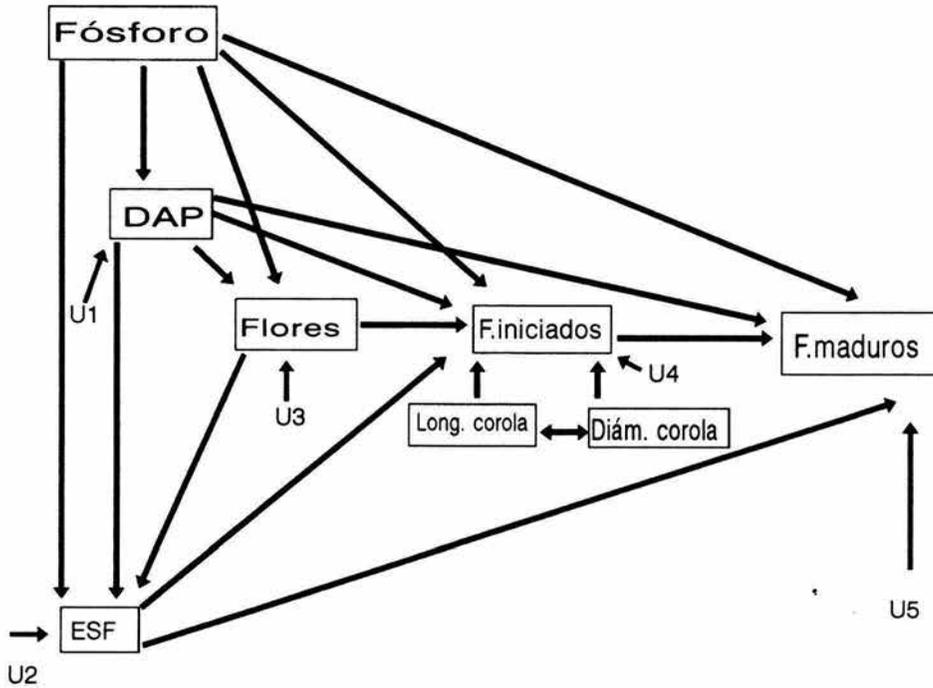


Fig. 5.3 Modelo de análisis de rutas propuesto para *Ipomoea wolcottiana*. El diagrama ilustra las rutas esperadas de causación, cada una de las variables residuales (U's) representan los factores no estimados que afectan a cada variable dependiente en el modelo. Flechas en una dirección indican un efecto directo de una variable sobre otra y flechas en dos direcciones indican correlaciones no analizadas. Las siglas DAP y ESF, representan el diámetro a la altura del pecho y la expresión sexual fenotípica, respectivamente (ver texto para más explicación).

En este modelo también se asumió que el tamaño de los árboles afectaba de manera directa a todas las variables endógenas, ya que existen muchas evidencias que demuestran una relación directa entre el tamaño de las plantas y el número de flores y frutos, y en su expresión sexual (Harper 1977; Dudash, 1991; Herrera 1991; Aarssen y Clauss 1992; Fox 1993).

Por otro lado, se ha observado que individuos de *I. wolcottiana* que producen una gran cantidad de flores tienen una producción de frutos baja (Bullock y Parra obs. pers.), por lo que se ha hipotetizado que, como en varias especies de árboles tropicales hermafroditas, el gran despliegue floral funcione más para la donación de polen o función masculina, que para la recepción de polen o función femenina (Arroyo 1976; Janzen 1977; Willson 1979; Koptur 1984). Además, dado que en *I. wolcottiana* se ha comprobado que la cantidad de recursos que se asignan a estructuras florales femeninas está correlacionada con la eficiencia en la producción de frutos (ver capítulo 3), se consideró en el modelo, siguiendo la hipótesis de ajuste en serie de Lloyd (1980) y de acuerdo a algunas evidencias empíricas (Jackson y Sweet 1972), un posible efecto del número de flores producidas en la expresión sexual fenotípica y un efecto directo de dicha expresión en la producción de frutos iniciados y de frutos maduros.

Dos características florales que comúnmente se ha observado que están correlacionadas con la fecundidad de las plantas, son la longitud de la corola y su diámetro de apertura (Nilsson 1988; Murcia 1990; Young y Stanton 1990), que reflejan de alguna manera el efecto de los polinizadores en las probabilidades de fecundación de las flores. Estas características se incluyeron como variables exógenas en el modelo y con un efecto directo en la producción de frutos iniciados. Finalmente, se consideró como muy probable un efecto directo de la producción de frutos iniciados en la producción de frutos maduros (Schemske y Horvitz 1988).

Para cada variable endógena en el modelo se estimaron los coeficientes residuales (U), los cuales representan los efectos debidos a causas desconocidas: U_1 para el tamaño de los árboles; U_2 para la expresión sexual fenotípica; U_3 para el número de flores; y U_4 y U_5 para la producción de frutos iniciados y frutos maduros respectivamente (Fig 5.3).

Los datos de expresión sexual fenotípica fueron transformados a arcoseno y el número de flores, frutos iniciados y frutos maduros a raíz cuadrada ($\sqrt{x+0.5}$) (Zar 1984). La estimación de los coeficientes de rutas, valores de significancia del modelo, índices de ajuste y el porcentaje de variación explicada por todo el modelo y para cada regresión múltiple, fue obtenida mediante la utilización de los procedimientos EZPATH y MGLH de SYSTAT (Steiger 1989).

RESULTADOS

En la Tabla 5.1 se presenta la estadística básica de todas las variables incluidas en el modelo de análisis de rutas. La cantidad de fósforo total disponible en el suelo no difirió significativamente entre las tres veredas de donde se seleccionaron los árboles ($F(2, 44) = 0.27$, $p > 0.5$), aunque tuvo un coeficiente de variación importante y se encontró en general en bajas cantidades. En la producción de flores, frutos iniciados y frutos maduros, se observó una gran variación entre los árboles marcados. Para el número de flores se tuvo un valor mínimo de tres flores hasta un máximo de 284 en el juego de ramas marcadas, mientras que en la producción de frutos iniciados y maduros, se tuvieron desde individuos que no produjeron un sólo fruto, hasta individuos con una eficiencia de casi un 90% en la producción de frutos maduros.

Tabla 5.1 Promedio (\pm DE) de las variables endógenas y exógenas consideradas en el modelo de análisis de ruta para *Ipomoea wolcottiana* (ver Fig. 5.3). Los datos se presentan sin transformación de ninguna de las variables. El número de árboles muestreados fue de 47, localizados todos en la población de Chamela durante el año de 1992.

Variable	Promedio (\pm DE)	Coefficiente de variación (%)
Diámetro a la altura del pecho (DAP) (cm)	78.8 (28.84)	36.6
Fósforo total disponible (ppm)	4.6 (1.39)	30.21
Número de flores	96.74 (72.06)	74.4
Expresión sexual fenotípica (ESF)	0.25 (0.03)	12
Longitud de la corola (mm)	32.76 (2.91)	8.8
Diámetro de apertura de la corola (mm)	12.24 (0.77)	6.3
Número de frutos iniciados	18.4 (23.1)	127.7
Número de frutos maduros	15.1 (16.2)	106.6

En la expresión sexual fenotípica se observaron diferencias significativas entre individuos ($F(46, 420) = 4.3, p < 0.01$). El valor promedio de la biomasa asignada a las estructuras reproductivas femeninas indica que existe un sesgo importante hacia la asignación a estructuras masculinas y es similar al observado en otras especies de plantas hermafroditas autoincompatibles (Lovett Doust y Cavers 1982; Cruden y Lyon 1985). En cuanto a la longitud de la corola y el diámetro de apertura, los análisis de varianza indicaron también diferencias significativas entre individuos para ambas características (longitud de la corola, $F(46, 420) = 12.95, p < 0.001$; diámetro de apertura de la corola, $F(46, 420) = 2.26, p < 0.01$).

En la Figura 5.4 se muestran las distribuciones de frecuencias para el tamaño de los árboles, la expresión sexual fenotípica y la longitud y diámetro de apertura de la corola de las flores, así como los valores de χ^2 que indican que todas estas variables tuvieron una distribución cercana a la normal.

En la Fig. 5.5 se muestran las correlaciones univariadas para el tamaño de los árboles y la expresión sexual fenotípica, con el número absoluto de frutos maduros y la eficiencia de producción de frutos (frutos maduros/flores). De igual forma en la Fig. 5.6 se muestran las correlaciones para la longitud y el diámetro de apertura de la corola y las mismas variables que en el caso anterior. De todos estos casos, solo el diámetro de apertura tuvo una correlación univariada significativa tanto para el número de frutos maduros, como para su producción (Fig. 5.6 a y c), siendo ambas negativas.

Análisis de rutas

El diagrama de rutas de la Figura 5.7, ilustra la dirección y la magnitud de los efectos directos para el modelo propuesto. Los valores estimados de los coeficientes de ruta, su significancia y la proporción de varianza explicada para cada variable dependiente, se muestra en la Tabla 5.2, y la descomposición de las correlaciones en la Tabla 5.3

La prueba de χ^2 para el modelo fue no significativa ($\chi^2_{(g.1.14)} = 20.8, p = 0.106$), lo que indica que dicho modelo representa "adecuadamente" la estructura de correlaciones entre las variables (Pedazhur 1982; Mitchell 1992).



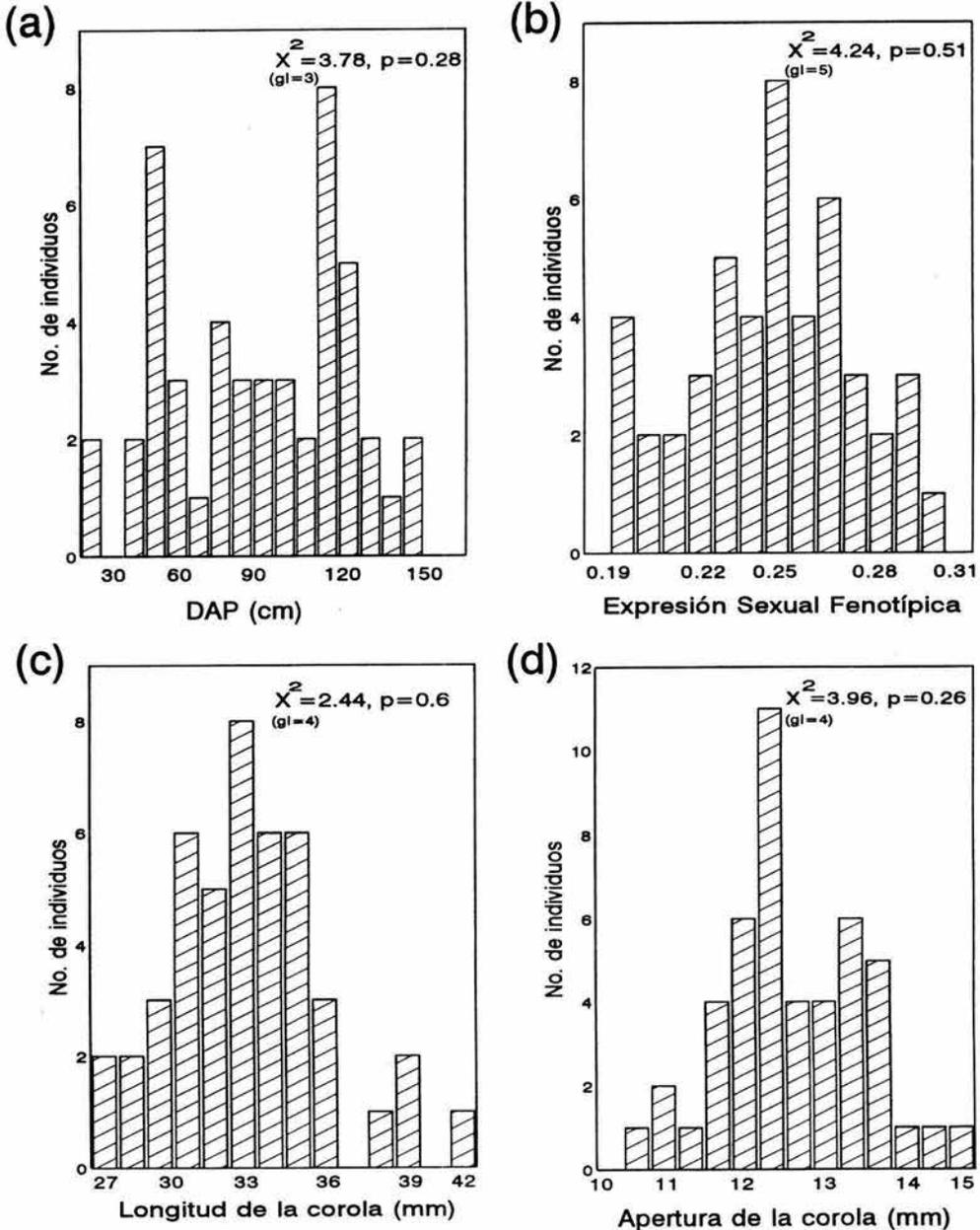
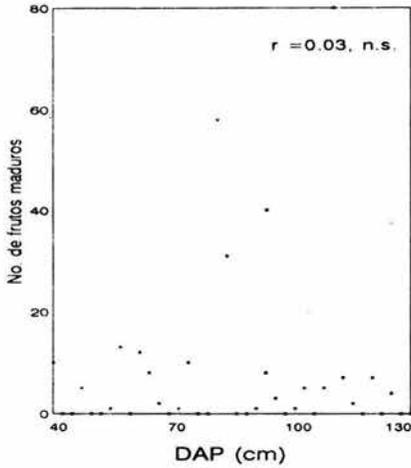
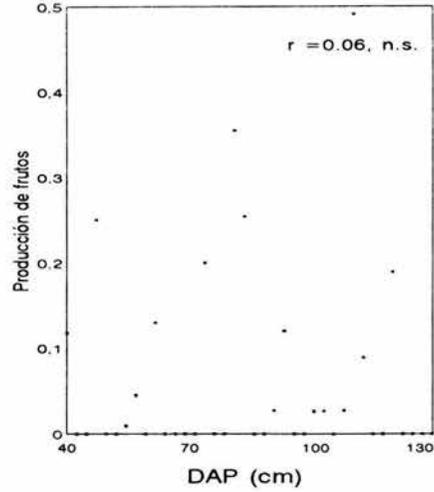


Fig. 5.4 Distribución de frecuencias para (a) Tamaño de los árboles (DAP), (b) Expresión sexual fenotípica, (c) Longitud de la corola y (d) Diámetro de apertura de la corola, en *Ipomoea wolcottiana*. También se presentan los valores de χ^2 para un ajuste a una distribución normal.

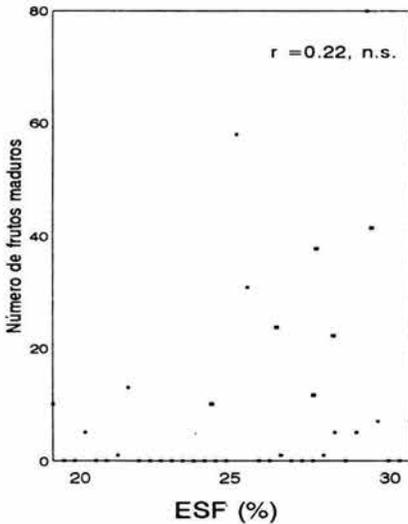
(a)



(b)



(c)



(d)

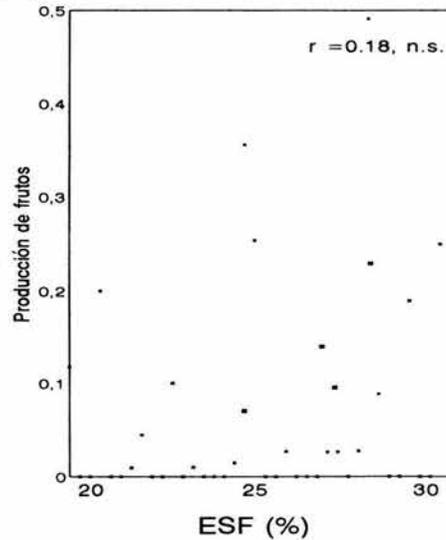
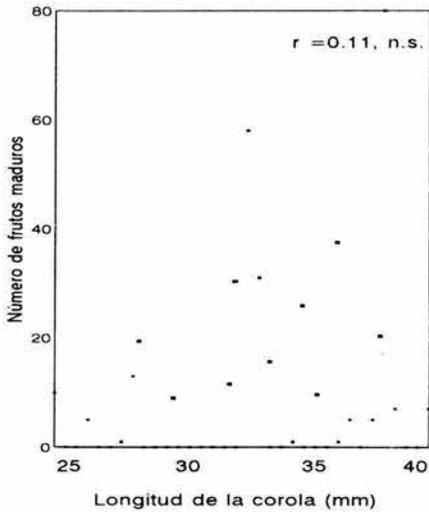
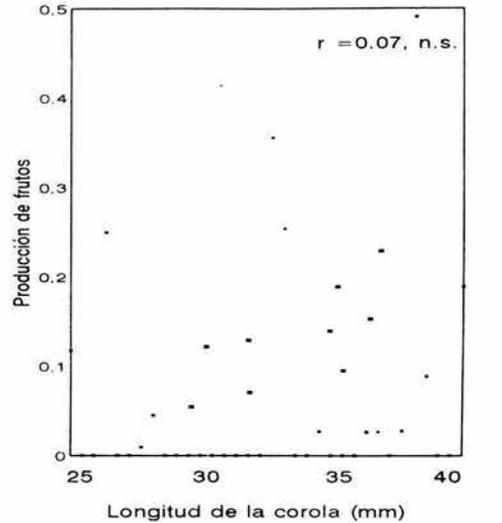


Fig. 5.5 Correlaciones lineales entre (a) tamaño de los árboles (DAP) y el número total de frutos maduros; (b) tamaño de los árboles y la producción de frutos; (c) expresión sexual fenotípica, expresada en porcentaje y el número total de frutos maduros; y (d) expresión sexual fenotípica y producción de frutos, en *Ipomoea wolcottiana*. En cada figura se muestra el coeficiente de correlación (r) y su significancia.

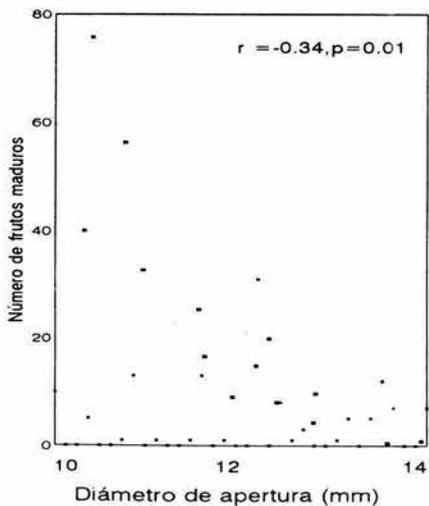
(a)



(b)



(c)



(d)

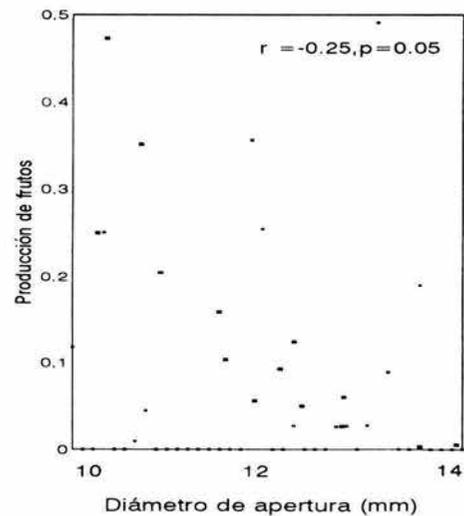


Fig. 5.6 Correlaciones lineales entre (a) longitud de la corola (mm) y el número total de frutos maduros; (b) longitud de la corola y la producción de frutos; (c) diámetro de apertura de la corola y el número total de frutos maduros; y (d) diámetro de apertura de la corola y producción de frutos, en *Ipomoea wolcottiana*. En cada figura se muestra el coeficiente de correlación (r) y su nivel de significancia.

Adicionalmente los índices de ajuste también indicaron que el modelo propuesto describe correctamente los datos. El índice Gamma (Population Gamma Index) fue de 0.9858, valores arriba de 0.9 son considerados como "buenos" ajustes, mientras que valores arriba de 0.95 se consideran como "excelentes" (Steiger 1989). El índice RMS (Steiger-Lind adjusted RMS index, Steiger 1989), el cual considera que valores por debajo de 0.1 son "buenos" ajustes y valores por debajo de 0.05 como "excelentes", tuvo un valor de 0.0642. La variación explicada por todo el modelo fue de 79.9%.

Tabla 5.2 Coeficientes de ruta (\pm Error estándar) y porcentaje de varianza explicada (R^2), a partir de las regresiones univariadas y multivariadas mostradas en el modelo de análisis de rutas para *Ipomoea wolcottiana* (ver Fig. 5.3).

Variable dependiente	Variables independientes	Coefficiente de ruta (\pm EE)	R^2
DAP ^a	Fósforo total disponible (ppm)	0.108 (0.099)	12
ESF ^b	Fósforo total disponible (ppm)	0.200* (0.090)	7.9
	DAP	0.149 (0.106)	
	Número de flores	-0.209* (0.099)	
Número de flores	Fósforo total disponible (ppm)	0.041 (0.091)	18
	DAP	0.417** (0.090)	
Número de frutos naciados	Fósforo total disponible (ppm)	0.028 (0.092)	18.5
	DAP	-0.020 (0.100)	
	ESF	0.255** (0.094)	
	Número de flores	0.164 (0.101)	
	Longitud de la corola (cm)	0.186* (0.092)	
	Diámetro de apertura de la corola (cm)	-0.363** (0.099)	
Número de frutos aduros	Fósforo total disponible (ppm)	0.019 (0.063)	62
	DAP	-0.007 (0.062)	
	ESF	0.199** (0.060)	
	Número de frutos iniciados	0.72** (0.063)	

^a Diámetro a la altura del pecho (cm)

^b Expresión sexual fenotípica. Proporción de biomasa asignada a estructuras florales femeninas (gineceo) (ver texto para más explicación).

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, para los coeficientes de ruta significativamente distintos de cero.

Tabla 5.3. Descomposición de las correlaciones para el diámetro a la altura del pecho (DAP), expresión sexual fenotípica (ESF), y número de flores, frutos iniciados y maduros, en efectos directos e indirectos para el modelo de análisis de rutas de *Ipomoea wolcottiana* (Fig. 5.3). También se presenta el coeficiente de efecto que es la suma de los efectos directos e indirectos. Los valores de coeficiente de efecto más importantes se resaltan en negritas

Variables en correlación		Efecto directo	Efecto indirecto	Coef. de efecto
Dependientes	Independientes			
DAP (cm)	Fósforo total (ppm)	+0.108	--	+0.108
ESF	Fósforo total (ppm)	+0.200	+0.007	+0.207
	DAP	+0.149	-0.087	+0.062
	Número de flores	-0.209	--	-0.209
Número de flores	Fósforo total (ppm)	+0.041	+0.045	+0.086
	DAP	+0.417	--	+0.417
Número de frutos iniciados	Fósforo total (ppm)	+0.028	+0.057	+0.085
	DAP	-0.020	+0.105	+0.085
	ESF	+0.255	--	+0.255
	Número de flores	+0.164	-0.053	+0.110
	Longitud de la corola	+0.186	--	+0.186
	Diámetro de apertura de la corola	-0.363	--	-0.363
Número de frutos maduros	Fósforo total (ppm)	+0.019	+0.058	+0.077
	DAP	-0.007	+0.015	+0.008
	ESF	+0.199	+0.18	+0.379
	Número de flores	--	+0.077	+0.077
	No. de frutos iniciados	+0.72	--	+0.720
	Longitud de la corola	--	+0.131	+0.131
	Diámetro de apertura de la corola	--	-0.261	-0.261

A continuación se describen los resultados parciales para cada variable independiente que se consideró en el modelo.

Tamaño de los árboles (DAP): Para el tamaño de los árboles, sólo se consideró el efecto de la cantidad de fósforo total disponible en el suelo, el cual fue no significativo (Tabla 5.2 y

Fig. 5.7).

Expresión sexual fenotípica: El porcentaje de variación explicada para esta variable fue del 7.9% (Tabla 5.2). Los coeficientes de ruta significativos fueron la cantidad de fósforo disponible en el suelo y el número de flores, siendo la dirección positiva para la primera variable y negativa para la segunda, pero ambas con una magnitud similar (Tabla 5.2 y Fig. 5.7).

La descomposición de efectos mostró que la intensidad de la cantidad de fósforo en el suelo se vió incrementada ligeramente por sus efectos indirectos, a través del número de flores y el tamaño de los árboles (Fig. 5.7 y Tabla 5.3). Sin embargo, prácticamente no hubo diferencias en el coeficiente de efecto entre el número de flores y el fósforo. El efecto directo del tamaño de los árboles fue positivo, y no significativo, en la expresión sexual fenotípica, aunque su efecto indirecto fue negativo a través del número de flores, lo que disminuyó de manera importante su coeficiente de efecto (Tabla 5.3).

Producción de flores: El porcentaje de varianza explicada para esta variable fue del 18% (Tabla 5.2). El coeficiente de ruta significativo fue el tamaño de los árboles, el cual tuvo una intensidad apreciable y positiva (Tabla 5.2 y Fig. 5.7). Los coeficientes de efecto mostraron que la cantidad de fósforo en el suelo tuvo un efecto prácticamente nulo y que el tamaño de los árboles fue la variable relevante para explicar la producción de flores.

Producción de frutos iniciados: Para esta variable el porcentaje de variación explicada fue del 18.5%. Los únicos coeficientes de ruta significativos en el modelo, fueron la expresión sexual fenotípica y la longitud de la corola, que tuvieron un efecto positivo, y el diámetro de apertura de la corola cuyo efecto fue negativo (Tabla 5.2 y Fig. 5.7).

Las variables más importantes para el modelo en la producción de frutos iniciados de acuerdo a los coeficientes de efecto, fueron el diámetro de la corola y la expresión sexual fenotípica (Tabla 5.3). La longitud de la corola y el número de flores tuvieron coeficientes positivos, sin embargo, su magnitud fue menor en casi el doble respecto al diámetro de la corola, y aunque la diferencia entre la expresión sexual fenotípica y el diámetro de la corola no fue tan drástico, si fue en direcciones opuestas (Tabla 5.3).

Respecto a la cantidad de fósforo en el suelo y al tamaño de los árboles, su coeficiente de efecto fue muy bajo (Tabla 5.3). El fósforo tuvo un coeficiente positivo pero menor en magnitud en más de 4 veces respecto al diámetro de la corola, mientras que el tamaño de los árboles tuvo un efecto también positivo pero menor en magnitud en casi 4.5 veces respecto al mismo diámetro de la corola (Tabla 5.3).

Producción de frutos maduros: El porcentaje de variación explicada para esta variable fue del 63% (Tabla 5.2). Las variables que tuvieron un coeficiente de ruta significativo, fueron la expresión sexual fenotípica y la producción de frutos iniciados, ambas en dirección positiva (Tabla 5.2 y Fig. 5.7). La producción de frutos iniciados tuvo el coeficiente de ruta de mayor magnitud en los valores de los coeficientes de efecto (Tabla 5.3). La segunda variable más importante fue la expresión sexual fenotípica, la cual aumentó su coeficiente a través de su efecto indirecto en la producción de frutos iniciados (Tabla 5.3 y Fig. 5.7). La diferencia entre la producción de frutos iniciados y la expresión sexual fenotípica en su coeficiente de efecto fue del doble (Tabla 5.3). Las siguientes variables más importantes fueron el diámetro y la longitud de la corola, las cuales tuvieron un efecto indirecto a través de su relación con la producción de frutos iniciados (Tabla 5.3). Sin embargo, la magnitud de dicho coeficiente fue de 2.5 veces menor para el diámetro de la corola y de más de 5 veces menor para la longitud de la corola, respecto al efecto que tuvo la producción de frutos iniciados.

En cuanto al fósforo disponible en el suelo y del tamaño de los árboles, éstos tuvieron un coeficiente de ruta muy pequeño en la producción de frutos maduros, siendo negativo para el tamaño y positivo para el fósforo (Tabla 5.3 y Fig. 5.7). Para el tamaño de los árboles, el coeficiente de efecto fue finalmente positivo debido a su efecto indirecto a través del número de flores (Tabla 5.3), mientras que el fósforo vio ligeramente incrementado su efecto positivo a través del número de frutos iniciados y la expresión sexual fenotípica (Tabla 5.3).

Finalmente, debido a que el diámetro de apertura y la longitud de la corola representan correlaciones no analizadas, no se estimaron los efectos indirectos entre estas variables y la producción de frutos iniciados y frutos maduros (Tabla 5.3).

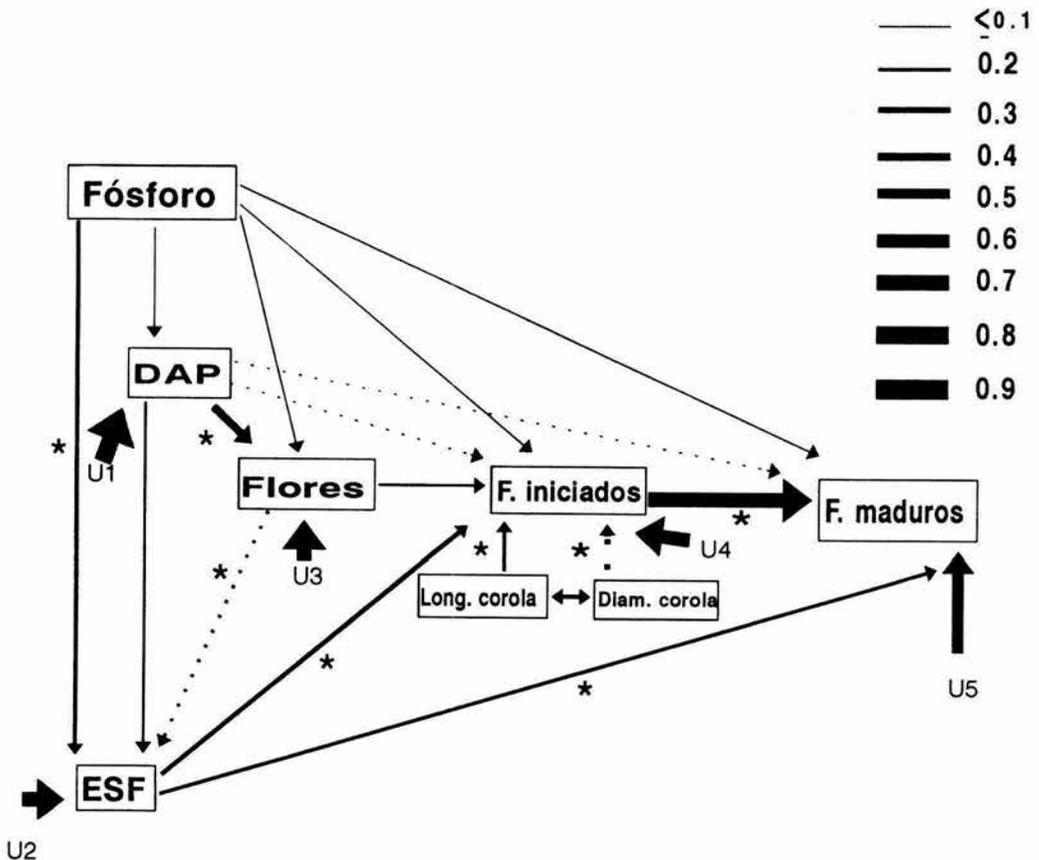


Fig. 5.7 Diagrama resultante del análisis de rutas propuesto para *Ipomoea wolcottiana*. Los efectos positivos son indicados por líneas sólidas y los efectos negativos por líneas discontinuas. Las siglas DAP y ESF, representan el diámetro a la altura del pecho y la expresión sexual fenotípica, respectivamente. La leyenda indica la magnitud aproximada de los coeficientes de ruta representados por distintos grosores de las líneas. Los asteriscos indican los coeficientes de ruta significativos, sus valores numéricos se pueden ver en la Tabla 5.2 y, en la Tabla 5.3, se presenta la descomposición de los efectos directos e indirectos así como los coeficientes de efecto.

DISCUSION

El modelo de análisis de rutas propuesto como hipótesis para evaluar la importancia de diferentes variables en la fecundidad de *I. wolcottiana*, tuvo un buen ajuste y explicó de manera global un importante porcentaje de la variación (ca 80%), a pesar de que sólo la mitad de los coeficientes de ruta fueron significativos. Este resultado indica que la información biológica contenida en todas las variables propuestas dentro del modelo fue relevante (Kingsolver y Schemske 1991; Mitchell 1992).

En resumen y de acuerdo a los valores de los coeficientes de efecto, la producción de frutos maduros en *I. wolcottiana* estuvo determinada en gran medida por el número de frutos que logran iniciarse y por la cantidad de recursos asignados a las estructuras florales femeninas, siendo ambas variables las que tuvieron los coeficientes de efecto de mayor magnitud y en dirección positiva. La morfología floral también jugó un papel importante en la producción de frutos maduros, a pesar de que sus efectos se dieron de manera indirecta a través de su relación con la producción de frutos iniciados (Fig. 5.7). El diámetro de apertura de la corola tuvo un efecto negativo y su longitud un efecto positivo, aunque de menor magnitud. El papel del tamaño de los árboles así como el de la cantidad de fósforo en el suelo, fue en dirección positiva pero no significativo en la mayoría de las variables. Mientras que el número de flores, si bien tuvo también un efecto positivo en la producción de frutos maduros, este fue apenas el quinto en magnitud de mayor importancia (Tabla 5.3).

En cuanto a la cantidad de fósforo total disponible en el suelo, es de notar que en todos los casos mostró un efecto positivo pero sus coeficientes de efecto, a excepción del que tuvo en la expresión sexual fenotípica, siempre fueron muy pequeños (rango de 0.077 a 0.108). Este resultado podría indicar que este nutriente no es un factor limitante en esta población. Sin embargo, experimentos y observaciones previas han demostrado que en la selva de Chamela el fósforo se encuentra en cantidades muy bajas (Lerdau y Holdbrook 1992; Jaramillo y Maass 1993) y que adiciones de fósforo en el suelo provocan incrementos drásticos en la producción de inflorescencias, flores y frutos iniciados en *I. wolcottiana* (ver capítulo 3). Estos resultados

indican que en esta especie dicho nutriente sí tiene un efecto al menos en términos de la capacidad reproductiva de *I. wolcottiana* pero, a pesar de que existe una variación importante de los niveles de fósforo en el suelo, las cantidades en las que se encuentra de manera natural son tan bajas que no se reflejan en diferencias notables en la fecundidad entre individuos. Sin embargo, es importante subrayar que en los experimentos de fertilización mencionados no se observaron incrementos en la producción de frutos maduros. Lo que sugieren estos resultados es que a este nivel (de maduración de frutos), puede haber otros nutrientes limitantes, además de otros factores (ver más adelante).

Por otro lado, otra variable que se esperaba que afectara en gran medida la producción de frutos maduros y en general a todas las variables de fecundidad fue el tamaño de los árboles (estimado como el diámetro a la altura del pecho). No obstante, esta variable sólo afectó de manera importante y positiva al número de flores, mientras que su efecto tanto en la expresión sexual fenotípica como en la producción de frutos iniciados y maduros fue mínima (Tabla 5.3). Este resultado contrasta con otros estudios, ya que en las poblaciones de plantas perennes se ha observado que normalmente la estructuración de tamaños tiene como una de sus consecuencias, el que existan distribuciones sesgadas en los niveles de fecundidad, mostrando correlaciones claras entre el tamaño y alguna medida de la adecuación individual como la producción de flores y frutos (Harper 1977; Bullock y Bawa 1981; Aker 1982; Solbrig y Solbrig 1984; Dudash 1991; Herrera 1991). Este patrón ha llevado a la conclusión de que la estructura de tamaños en las poblaciones de plantas, determina a su vez una jerarquización en los niveles de fecundidad, que explica la mayor parte de la varianza entre individuos en el éxito reproductivo dentro de las poblaciones (Solbrig y Solbrig 1984; Weiner 1988; Herrera 1993). Sin embargo, un punto interesante a discutir es que la mayoría de las evidencias que soportan dicha conclusión, provienen de trabajos con plantas herbáceas y arbustivas (Herrera 1993; Young 1994), y pocas de árboles. De hecho, existen evidencias que indican que en árboles tropicales el tamaño no se correlaciona con la fecundidad. Por ejemplo, Bullock (1992) no encontró ninguna relación entre el diámetro a la altura del pecho y la producción de frutos en *Compsonera sprucei*, *Guarea*

rhopalocarpa y *Jacaratia dolichaula*. House (1992) tampoco reporta correlaciones significativas entre las mismas variables para *Neolitsea dealba*, *Litsea leefeana* y *Diospyros pentamera*. Estas observaciones y los resultados observados en *I. wolcottiana*, sugieren que en especies arbóreas y en particular en árboles tropicales, existen otras variables más importantes que el tamaño de los individuos para explicar la variación en los niveles de fecundidad. En este sentido, se sabe que una gran proporción de árboles de los trópicos requieren forzosamente de sistemas de polinización cruzada, ya sea por la presencia de alelos de autoincompatibilidad en especies hermafroditas o por el alto número de especies dióicas que hay en estos sitios (Bawa y Opler 1975; Arroyo 1976; Bawa 1979; Bawa *et al.* 1985; Bullock 1985). Esta condición de entrecruzamiento obligado involucra otros factores limitantes de la fecundidad, como por ejemplo la disponibilidad de polen (Bawa y Webb 1984). Experimentos de polinización manual en *I. wolcottiana*, han sugerido que esta especie está limitada por la cantidad de polen compatible que llega a las flores a pesar de que estas reciban una gran cantidad de visitas de polinizadores potenciales (ver capítulo 2 y 3). Esto se debe a que, como en muchas especies de árboles y otro tipo de plantas que presentan una gran floración, la mayoría de las visitas se da entre flores de un mismo individuo resultando en un gran número de flores abortadas (Arroyo 1976; Gentry 1978; Roubik *et al.* 1982; Bawa y Webb 1984).

Este "dilema" de las plantas (*sensu* Klinkhamer y de Jong 1993a) entre producir un gran número de flores para atraer polinizadores, pero recibir en sus estigmas florales la mayoría del polen de la misma planta, tiene evidentemente efectos más drásticos en especies que además presentan algún sistema de autoincompatibilidad como en *I. wolcottiana* y en general en árboles tropicales como ya se mencionó. En estas especies estos efectos pueden tener lugar tanto en el componente de adecuación femenino de producción de frutos, como en el componente de adecuación masculino de exportación de polen (Klinkhamer y de Jong 1993a). No obstante, para probar que en realidad existen efectos negativos, se tienen que hacer estimaciones de la relación entre el número de flores y la producción de frutos y la cantidad de polen removido y depositado en estigmas de flores de diferentes individuos. Desafortunadamente, la gran producción de flores

en estas especies impide estimar con precisión la relación entre el número de flores y el número de visitas que se dan entre flores de un mismo árbol. Los datos obtenidos en este trabajo, en el que el conteo se realizó sólo en unas cuantas ramas marcadas, no mostraron una relación negativa entre el número de flores y el número de frutos, sugiriendo que en *I. wolcottiana* el efecto de una gran floración no afecta negativamente la producción de frutos al menos de manera directa. Sin embargo, es evidente que para descartar esta hipótesis se tendría que hacer un análisis más detallado en el que se consideraran no sólo conteos totales de flores, sino observaciones de la conducta de los polinizadores, de sus tasas de visitas dentro de un mismo individuo, de la composición de sus cargas de polen, de la proporción de tubos polínicos que llegan a los óvulos, etc., (ver más adelante).

El modelo de análisis de rutas mostró además que el número de flores tuvo una relación negativa con la expresión sexual fenotípica. Lo notable de este resultado es que dicha expresión sexual fenotípica, que indica la cantidad de recursos en biomasa que se asignan a las estructuras sexuales femeninas, tuvo una relación positiva con la producción de frutos iniciados y maduros, siendo la segunda variable más importante en magnitud (Tabla 5.3). En este sentido y según la hipótesis de ajuste en serie de Lloyd (1980), las plantas pueden regular la cantidad de recursos que asignan a su reproducción en tres etapas secuenciales: (i) en la determinación del número de flores; (ii) en el desarrollo de los ovarios y; (iii) en la producción de frutos. De acuerdo a los experimentos de adición de fósforo, en *I. wolcottiana* se mostró que el ajuste de recursos podría darse durante la primera etapa (capítulo 3). Sin embargo, la relación negativa entre el número de flores y la expresión sexual fenotípica, sugiere que también puede haber regulación durante la segunda etapa, provocando de igual forma una baja producción de frutos.

Otra conclusión notable respecto a la relación entre el tamaño de los árboles, el número de flores, la expresión sexual fenotípica y la producción de frutos, es que aparentemente en los individuos de gran tamaño, la floración abundante estaría funcionando más para la donación de polen que para su recepción. Esta hipótesis se ve apoyada por los resultados descritos en el capítulo 3, los cuales indicaron que el potencial reproductivo de *I. wolcottiana* está limitado en

parte por la disponibilidad de recursos. De esta forma, podríamos esperar que la producción de flores respondiera a presiones de selección sobre la adecuación paterna (selección sexual), como ha sido argumentado por varios autores (Janzen 1977; Willson 1979; Queller 1983; Stephenson y Bertin 1983), y que explicaría en gran medida la baja eficiencia en la producción de frutos observada en esta especie. Obviamente para probar esta hipótesis en *I. wolcottiana*, se tendrían que hacer análisis genéticos de paternidad y obtener correlaciones entre la producción de flores y el éxito en la fecundación de ovulos.

Para varias especies de plantas existen trabajos en los que se ha estimado el éxito paterno de manera indirecta (Bell 1985; Stanton *et al.* 1986; Campbell 1989), pero pocos trabajos en los que se ha estimado la adecuación paterna directamente mediante la estimación del número de óvulos fecundados (Meagher 1986; Stanton *et al.* 1991; Galen 1992; y para una revisión del tema ver Snow y Lewis 1993). No obstante, para algunas especies de plantas no sólo se ha logrado estimar la paternidad de las semillas producidas, sino también algunas correlaciones entre esta variable y el número de flores. Por ejemplo, en *Asclepias exaltata*, Broyles y Wyatt (1990) observaron que el número de semillas fecundadas estaba linealmente relacionado con el número de flores y Devlin *et al.* (1992) observaron un patrón similar en *Raphanus sativus*. Estas evidencias indican que efectivamente la aparente "sobreproducción" de flores en muchas especies de plantas hermafroditas, puede tener como función el servir como donadoras de polen, incrementando de esta manera la adecuación vía paterna (aunque ver Lyons *et al.* 1989 y Wilson *et al.* 1994).

En cuanto al efecto de la morfología floral, los resultados del modelo mostraron que tanto la longitud de la corola como su diámetro de apertura, fueron dos variables importantes en la determinación del número de frutos iniciados y maduros. Tanto la longitud de la corola como el diámetro de apertura, son dos características florales que comunmente se han asociado a las probabilidades de dispersión y recepción de los gametos masculinos y con la producción de frutos (Nilsson 1988; Campbell 1989; Schemske y Horvitz 1989; Murcia 1990). Por ejemplo, en *Ipomoea trichocarpa* Murcia (1990) observó que los estigmas recibían más granos de polen en

flores que presentaban corolas largas y que la transferencia de polen se incrementaba conforme aumentaba el diámetro de apertura de la corola. En *I. wolcottiana* el diámetro de apertura de la corola tuvo un efecto negativo en la producción de frutos iniciados y maduros, siendo la segunda variable en magnitud para explicar la variación en el número de frutos iniciados y la tercera en el número de frutos maduros. Mientras que la longitud de la corola fue la tercera y cuarta en magnitud respectivamente pero, a diferencia del diámetro de apertura, su efecto fue en sentido positivo (Tabla 5.3).

La correlación en direcciones opuestas de las dos características florales con la producción de frutos resulta interesante, ya que la correlación fenotípica entre ambas variables fue positiva (Fig. 5.7). Esta situación podría llevar a un "conflicto selectivo" en el que si la presión de selección fuera intensa sobre la producción de frutos, lo cual es razonable esperar, en este caso no llevaría de manera automática a un cambio en las características florales, sino más bien a una situación de equilibrio donde muy difícilmente se tendría una modificación en el valor promedio y la varianza de alguna de estas características en la población (Falconer 1981). En este sentido, se podría predecir que en caso de existir cambios fenotípicos en dichas características florales, dependerían por un lado de la intensidad con la que la selección natural estaría actuando sobre cada una de ellas y de la importancia que tuvieran además en el componente de éxito masculino (dispersión de polen y fecundación de óvulos).

Evidentemente para poder especular con más claridad respecto al posible "destino evolutivo" de las características florales analizadas en *I. wolcottiana*, se requiere de otros dos elementos básicos, aparte del análisis del éxito paterno, que son: (i) un estudio detallado de la mecánica de la polinización que nos explique las correlaciones observadas; y (ii) un análisis de las correlaciones genéticas y heredabilidades de las características florales.

Finalmente, es claro que en la determinación de la fecundidad femenina en *I. wolcottiana*, están involucrados varios factores y que no existe, al menos de manera obvia, un factor dominante que nos explique la variación entre individuos en su éxito reproductivo femenino.

CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES

Contenido:	Páginas
Conclusiones generales.....	116

CONCLUSIONES

En este capítulo se presentan de manera puntual y de acuerdo a las preguntas planteadas en cada uno de los capítulos III, IV y V, y a los objetivos generales de la tesis, las siguientes conclusiones:

- 1.- En *I. wolcottiana* la carencia de recursos, evaluada como el impacto de la herbivoría (foliar y de botones florales), y la cantidad de fósforo en el suelo, afecta en gran medida el potencial reproductivo de esta especie, expresado como la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias y flores).
- 2.- La limitación en la reproducción femenina real (producción de frutos maduros y producción total de semillas), se debe parcialmente a la carencia de polen compatible, a variaciones temporales en la cantidad de polinizadores y, muy probablemente, a la carencia de otros recursos no analizados (p. ej. luz, agua, nitrógeno, etc.).
- 3.- Existe una considerable variación dentro de las poblaciones en los recursos asignados en biomasa a diferentes componentes florales reproductivos y de atracción, y en la separación espacial de las estructuras reproductivas en una de las poblaciones (Chamela). Análisis de repetibilidad en todos los atributos florales, sugieren que las diferencias entre individuos en dichos atributos se pueden deber a diferencias genéticas.
- 4.- Se detectaron eventos de selección natural fenotípica intensos y constantes en una de las poblaciones (Chamela), sobre la asignación a estructuras florales femeninas (gineceo) y en la separación de las estructuras reproductivas (separación anteras-estigma).
- 5.- Los modelos de selección natural mostraron un tipo de selección direccional positiva actuando sobre la asignación a estructuras florales femeninas, indicando que individuos que asignan más recursos a dichas estructuras tienen una mayor adecuación relativa en términos de la producción de frutos.
- 6.- Respecto a la separación entre las estructuras reproductivas, se observaron modelos significativos de selección direccional y estabilizadora. No obstante, de acuerdo a la intensidad con la que actuaron ambos tipos de selección, los resultados sugieren que la selección estabilizadora puede ser predominante en esta característica floral.
- 7.- A pesar de que se observaron ajustes significativos a dichos modelos de selección, el porcentaje de variación que explicaron de las diferencias adecuacionales entre individuos, fue bajo. Este resultado y las diferencias entre poblaciones, sugieren la existencia de otros factores que pueden ser más importantes para explicar dicha variación

8.- A diferencia de un gran número de especies de plantas, el tamaño, evaluado como el diámetro a la altura del pecho, no es una variable adecuada que nos permita predecir el éxito reproductivo de esta especie, ni la forma en la que se asignan los recursos a las estructuras reproductivas a nivel floral.

9.- Existe una relación negativa entre la capacidad reproductiva (producción de flores) y la asignación de recursos a estructuras florales femeninas, y positiva entre dicha asignación y la reproducción real (número de frutos maduros) en *I. wolcottiana*.

10.- Al igual que el efecto de la asignación de recursos a nivel floral, se detectó que tanto la longitud de la corola como su diámetro de apertura, tuvieron efectos significativos, aunque de signos opuestos, en el éxito reproductivo. A su vez, la correlación positiva entre ambas características sugiere un posible "conflicto" selectivo que no permitiría un cambio fenotípico automático en ninguno de los dos atributos.

Finalmente, desde un punto de vista evolutivo, en conjunto los resultados sugieren que las hipótesis de bet-hedging y de selección sexual, son dos hipótesis plausibles que nos pueden ayudar a explicar, al menos de manera parcial, el patrón de éxito reproductivo observado en *I. wolcottiana*. Sin embargo, también es claro que es necesario evaluar aún toda una serie de posibles factores potenciales no analizados en este trabajo, siguiendo un enfoque experimental riguroso y necesariamente de largo plazo. Por ejemplo, a pesar de que los análisis de selección natural mostraron que la asignación de recursos a componentes sexuales femeninos pueden ser modificados y que otros componentes de la morfología floral también son relevantes (en términos de la interacción planta-polinizador), el puro nivel observacional no permite llegar a conclusiones determinantes. Así, es necesario que dichas relaciones sean puestas a prueba experimentalmente para, por ejemplo, determinar si los atributos florales correlacionados con la fecundidad son en realidad los "blancos" de la selección natural. Adicionalmente, dentro de las partes básicas que no han sido analizadas y que sin duda permitirían tener una panorámica más clara respecto a la estrategia de reproducción de *I. wolcottiana* y a sus posibles repercusiones evolutivas, está la de evaluar el componente de éxito masculino (óvulos fecundados y/o polen exportado). En este sentido, el estudio de este componente de adecuación en plantas hermafroditas hasta ahora ha sido pobremente analizado a pesar de que los pocos datos reportados en la literatura indican claramente que la evaluación de dicho componente es básico si se quiere entender cabalmente la evolución de la biología reproductiva de plantas hermafroditas.

LITERATURA CITADA

- Aarssen, L. W. y M. J. Clauss. 1992. Genotypic variation in fecundity allocation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal Ecology*, 80: 109-114.
- Ackerman, J.D. y A.M. Montalvo. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology*, 71: 263-272.
- Aguilera, N. 1987. Técnicas de análisis de suelos. Facultad de Ciencias UNAM.
- Ågren, J. 1989. Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*. *Oecologia*, 76: 175-183.
- Aide, M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution*, 40(2): 434-435.
- Aizen, M. y P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75(2): 330-351.
- 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentina "Chaco Serrano". *Ecological Applications*, 4(2): 378-392.
- Aker, Ch. L. 1982. Regulation of flower, fruit and seed production by monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *Journal of Ecology*, 70: 357-372.
- Alvarez-Buylla, E. y García-Barrios, R. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *American Naturalist*, 137(2): 133-154.
- Anderson, G.J. y G.L. Stebbins. 1994. Nothing transferred, nothing gained: dioecy and gametophytic self-incompatibility continued. *American Naturalist*, 144(4): 688-691.
- Arizmendi, M.C. y J.F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 172-180.
- Arnold, S.J. 1994. Is there a unifying concept of sexual selection that applies to both plants and animals?. *American Naturalist*, 144(Supplement): S1-S12.
- y M. J. Wade. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, 38 (4): 709-719.
- y M. J. Wade. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution*, 38 (4): 720-734.
- Arroyo, M. T. K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms a stimulus for the evolution of selfincompatibility. *Taxon*, 25 (5/6): 534-548.
- Ashman T. L. y I. Baker. 1992. Variation in floral sex allocation with time of season and currency. *Ecology*, 73 (4) 1237-1243.

- Atlan, A., P. H. Gouyon, T. Fournial, D. Pomente y D. Couvet.** 1992. Sex allocation in an hermaphroditic plant: the case of gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 189-203.
- Austin, D.F.** 1980. Additional comments on infrageneric taxa en *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Taxon*, 29: 501-502.
- y **R.A. Pedraza.** 1982. Los géneros de Convolvulaceae en México. *Bol. Soc. Bot. México*, 44: 3-16.
- Ayre, D. J., y R. J. Whelan.** 1989. Factors controlling fruit set in hermaphroditic plants: studies with the Australian Proteaceae. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (9): 267-272.
- Baker, H.G. y P.H. Hurd.** 1968. Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology*, 13: 385-414.
- Bawa, K. S.** 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28: 85-92.
- , 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zeland Journal of Botany*, 17: 521-524.
- , y **P.A. Opler.** 1975. Diocism in tropical forest trees. *Evolution*, 29: 167-179.
- y **C. J. Webb.** 1983. Floral variation and sexual differentiation in *Muntingia calabura* (Elaeocarpaceae), a species with hermaphrodite flowers. *Evolution*, 37 (6): 1271-1282
- , 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71 (5): 735-751.
- , **S.H. Bullock, D.R. Perry, R.E. Coville y M.H.** 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany*, 72: 346-356.
- , y **D.M. O'Malley.** 1987. Estudios genéticos y de sistemas de cruzamiento en algunas especies arbóreas de bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical*, 35 (Suplemento 1): 177-188
- , y **M. Hadley** (Eds.). 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris
- , **Ashton, P., y Mohd, S.** 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants: management issues. En Bawa, K. y Hadley, (Eds.) M.Reproductive ecology of tropical plants. Man and the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris
- Bell, G.** 1985. On the functions of flowers. *Proc. R. Soc. Lond.*, 224: 223-265.
- Bentley, S., J. B. Whittaker y A. J. C. Malloch.** 1980. Field experiments on the effects of grazing by a chrysomelid beetle (*Gastrophysa viridula*) on seed production and quality in *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *Journal of Ecology*, 68: 671-674.

- Bertin, R.I.** 1985. Nonrandom fruit production in *Campsis radicans*: between-year consistency and effects of prior pollination. *American Naturalist*, 126: 750-759.
- Bierzychudek, P.** 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist*, 117: 838-840.
- , 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that change sex. *Ecological Monographs*, 52: 335-351
- , 1984. Determinants of gender in stories Jack-in-the-pulpit: the influence of plant size and reproductive history. *Oecologia* (Ber.), 65: 14-18.
- Broyles, S.B. y R. Wyatt.** 1990. Paternity analysis in a natural population of *Asclepia exaltata*: multiple paternity, functional gender, and the "pollen-donation hypothesis". *Evolution*, 44: 1454-1468.
- Brunet, J.** 1992. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 7 (3): 79-84.
- Bullock, S. H.** 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17 (4): 287-301.
- , 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south costal region of México. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimatol.*, 36: 297-316.
- , 1992. Effects of sex, size and substrate on growth and mortality of trees in tropical wet forest. *Oecologia*, (Ber.) 91:52-55.
- y **K. Bawa.** 1981. Sex dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. *Ecology*, 62 (6): 1494-1504.
- , **R. Ayala, I. Baker y H. G. Baker.** 1987. Reproductive biology of the tree *Ipomea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Madroño*, 34 (4): 304-314
- , **C. Martínez del Río y R. Ayala.** 1989. Bee visitation rates to trees of *Prockia crucis* (flacourtiaceae) differing in flower number. *Oecologia*, 78: 389-393.
- , y **A. Solís-Magallanes.** 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22 (1).
- Campbell, D.** 1989. Measurement of selection in a hermaphroditic plant: variation in male an female pollination success. *Evolution*, 43 (2): 318-334.
- , 1992. Variation in sex allocation and floral morphology in *Ipomopsis aggregata* (Polemoneaceae). *American Journal of Botany*, 79 (5): 516-571
- , **N.W. Waser, M.V. Price, E.A. Lynch y R.J. Mitchell.** 1991. A mechanistic analysis of phenotypic selection: pollen export and corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 43: 1444-1455.

- Copland, B. J. y R. J. Whelan.** 1989. Seasonal variation in flowering intensity and pollination limitation of fruit set in four co-occurring *Banksia* species. *Journal of Ecology*, 77: 509-523.
- Crawley, M.J.** 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London.
- Crespi, B.J.** 1990. Measuring the effect of natural selection on phenotypic interaction systems. *American Naturalist*, 135(1): 32-47.
- Crowley, P.H.** 1992. Statistical resampling methods. *Annual Review of Ecology And Systematics*, 23: 405-447.
- Cruden, R. W. y D. L. Lyon.** 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*, (Berlin) 66: 299-306.
- Charlesworth, D.** 1989. Evolution of Low female fertility in plants: pollen limitation, resource allocation and genetic load. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (10): 289-292.
- y B. Charlesworth.** 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15: 57-74.
- 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female function in plants. *Evolution*, 41 (5): 948-968.
- Charnov, E.L.** 1982. The Theory of Sex Allocation. Princeton, New Jersey. Princeton University Press. United Kingdom.
- Darwin, Ch.** 1859. On the origin of species by Means of Natural Selection or the preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- 1862. The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. Jhon Murray, London.
- 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. Jhon Murray, London.
- Devall, M. S. y L.B. Thien.** 1989. Factors influencing the reproductive success of *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae) around the Gulf of Mexico. *American Journal of Botany*, 76: 1821-1831.
- Devlin, B.** 1989. Components of seed and pollen yield of *Lobelia cardinalis*: variation and correlations. *American Journal of Botany*, 76: 204-214.
- Dirzo, R. y J.L. Harper.** 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III. Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology*, 70: 101-117.
- Dodson, C.H. y G.P. Frymire.** 1961. Natural pollination of orchids. *Bull. Missouri Bot. Gard.* 49: 133-152.
- Domínguez, C.** 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo

- de *Erythroxylum havanense* Jacq. Tesis Doctoral. Centro de Ecología UNAM, México.
- y R. Dirzo. 1994. Effects of defoliation on *Erythroxylum havanense*, a tropical proleptic species. *Ecology*, 75 (7): 1896-1902.
- Dudash, M. 1991. Plant size effects on female and male function in hermaphroditic *Sabatia angularis*. *Ecology*, 72 (3).
- Eguiarte, L.E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctoral, Centro de Ecología UNAM, México.
- y A. Búrquez 1987. Reducción de la fecundidad en *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose, una agavácea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. *Bol. Soc. Bot. México*, 48: 147-149.
- , N. Pérez, y D. Piñero. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity*, 69: 217-228.
- , C. Domínguez, J. Núñez-Farfán y C. Cordero. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Revista Ciencias* (5): 69-86.
- , A. Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*, 47: 75-87.
- Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? a reserve-ovary model. *American Naturalist*, 138 (4): 918-933
- Endler, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton. Princeton University Press.
- Ennos, R. A. 1981. Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of *Ipomea* (Convolvulaceae). *Heredity*, 57:93-98.
- Epling C. y H. Lewis. 1954. Increase of the adaptive range of the genus *Delphinium*. *Evolution*, 6(2): 253-267.
- Faegri K. y L. van der Pijl. 1979. Principles of pollination ecology. 3a. Pergamon, Oxford.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Longman, London.
- Feisinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In Futuyma, D.J. and M. Slatkin (Eds.) Coevolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Fenner, Ch. 1986. Seed Ecology. Chapman and Hall. London.
- Phillip, V., R. Dirzo, J.M. Maass y J. Sarukhan. 1995. Levels of damage on the foliage of trees from a tropical deciduous forest in western Mexico. *Biotropica* (en prensa).

- Flores, M.A. 1994. Papel de *Mimosa luisiana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas Puebla. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM.
- Fox, J. F. 1993. Size and sex allocation in monoecious woody plants. *Oecologia*, 94: 110-113.
- Frankie, G. y W. A. Haber 1983. Why bees move among mass-flowering neotropical trees. En C.E. Jones y R.J. Little (Eds.) Handbook of experimental pollination biology. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Vinson, S. Newstrom, L., Barthell, F., Haber, W. y Frankie, J. 1990. Plant phenology, pollination ecology, pollinator behavior and conservation of pollinators in neotropical dry forest. En Bawa, K. y Hadley, M (Eds.). Reproductive ecology of tropical plants, Man and the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris.
- Freeman, D. C., K. T. Harper y E. L. Charnov. 1980. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses. *Oecologia*, (Berlin), 47: 222-232.
- , E. D. McArthur, K. T. Harper y A. C. Blauer. 1981. Influences of environment on the floral sex ratio of monoecious plants. *Evolution*, 35 (1): 194-197.
- Galen, C. 1989 Measuring pollinator-mediated selection of morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43 (4): 882-890.
- , D. Krystyn, 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(3): 599-606.
- 1992. Pollen dispersal dynamics in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution*,
- Ganders, F.R. 1979. Heterostyly in *Erythroxylum coca* (Erythroxylaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 78: 11-20.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Koeppen, adaptado a las condiciones climáticas de México. *An. Inst. Geog.*, México.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia 1991. Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler*, 73: 179-186.
- Gentry, A.H. 1978. Antipollinators for mass-flowering plants?. *Biotropica*, 10:68-69.
- Goldingay, R. y R.J. Whelan 1993. The influence of pollinators on fruit positioning in the Australian shrub *Telopea speciosissima* (Proteaceae). *Oikos*, 68: 501:509.
- Haig, D. y M. Westoby. 1988. On limits to seed production. *American Naturalist*, 131: 757-759.
- Harper, J. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hamrick, J.L. y M.D. Loveless 1986. Isosyme variation in tropical trees: procedures and preliminary results. *Biotropica*, 201-207.

- Heithaus, E. R., E. Stashko y P. K. Anderson. 1982 Cumulative effects of plant-animal interaction on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology*, 63 (5): 1294-1302.
- Herrera, C. M. 1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50: 79-90.
- 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35:95-125.
- 1990. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40:263-274.
- 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology*, 72 (4): 1436-1448.
- 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs*, 63 (3).
- Horovitz, A. 1978. Is the hermaphrodite flowering plant equisexual? *American Journal of Botany*, 65 (4): 485-486.
- Horvitz, C. C. y D. Schemske. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology*, 69 (1):200-206.
- House, S. M. 1992. Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 80: 57-69.
- How, H. F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. En Bawa, K. y Hadley, M. Reproductive ecology of tropical plants. Man end the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris
- Ibarra-Manríquez G. y K. Oyama 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican Rain Forest trees. *American Journal of Botany*, 79(4): 383-394.
- Jackson, D.T. y G.B. Sweet. 1972. Flower initiation in temperate woody plants. **Horticultural Abstracts**, 49: 9-24.
- Janzen, D. 1977. Anote on optimal male selection by plants. *American Naturalist*, 111:365-492.
- , P. DeVries, D. E. Gladstone, M. L. Higgins y T. M. Lewinsohn. 1980. Self and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa Nacional Park, Costa Rica. *Biotropica*, 12 (1): 72-74.
- Jaramillo, V. y J.M. Maass. 1993. Phosphorus fertilization of a tropical deciduous forest in México. *Bull. of the Ecol. Soc. of America*, 74 (2): 293.
- Jhonson R.A. y D.W. Wichener 1988. Applied Multivariate Statistical Analysis. 2a. Prentice Hall,

Englewood Cliffs USA.

- Johnston, M. O.** 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution*, 45 (5):1468-1479.
- Jordano, P.** 1993. Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 65-84.
- Kageyama, P.Y.** 1990. Genetic structure of tropical tree species of Brazil. En Bawa, K. y M. Hadley (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris
- Kalisz, S.** 1989. Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual *Collinsia verna*. *Evolution*, 43 (6):
- Karoly, K.** 1994. Diocey and gametophytic self-incompatibility: reproductive efficiency revisited. *American Naturalist*, 144(4): 677-687.
- Kingsolver, J. G. y D. W. Schemske.** 1991. Path analysis of selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 6 (9): 276-280.
- Klinkhamer, P. G. L., T.J., de Jong y G.J. de Btuyn.** 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos*, 54: 201-204.
- y **T.J. de Jong.** 1993a. Attractiveness to pollinators: a plan's dilemma. *Oikos*, 66:180-184.
- , 1993b. Phenotypic gender in plants: effects of plants size and enviroment on allocation to seeds and flowers in *Cynoglossum officinale*. *Oikos*, 67:81-86
- Koptur, S.** 1984. Outcrossing and pollinator limitation on fruit set:breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution*, 38 (5): 1130-1143.
- Kozlowski, T.T. y T. Keller.** 1966. Food relations of woody plants. *Botanical Review*, 32(4).
- Kozlowski, J. y S. C. Stearns.** 1989. Hypotheses for the production of excess zygotes: models of bet-hedging and selective absortion. *Evolution*, 43: 1369-1377.
- Lande, R.** 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*, 30: 314-334.
- y **J. Arnold.** 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37 (6): 1210-1226.
- Lau, T. Ch. y A. G. Stephenson.** 1993. Effects of soil nitrogen on pollen production, pollen grain size, and pollen performance in *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany*, 80 (7). 763-768.
- Lee, T. D. y F. A. Bazzaz.** 1982. Regulation of fruit and seed production in and annual legume, *Cassia*

fasciculata. *Ecology*, 63 (5): 1363-1373.

-Lerdau, J. W. y N. M. Holbrook. 1991. Tropical deciduous forest:: death of a biome. *Trends in Ecology and Evolution*, 6 (7): 201-202.

-Levin, D.A. y H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.*, 7: 139-220.

----- 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *American Naturalist*, 122(1): 1-25.

----- 1988. The paternity pools of plants. *American Naturalist*, 132(3): 309-317

-Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*, 17: 595-606.

-----, 1980a. Sexual strategies in plants I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*. 85: 265-273.

-----, 1980b. Sexual strategies in plants III. A quantitative method for describing the gender of plants. *New Zealand Journal of Botany*, 18:103-108.

----- 1984a. Gender allocations in outcrossing cosexual plants. En Dirzo, R. y Sarukhán, J. (Eds.) Perspectives on plant population ecology. Synawes Associates Inc.

----- 1984b. Variation strategies of plants in heterogeneous environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21:357-385.

----- y K. S. Bawa. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, 17:255-338.

-Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México. III. La estación de Biología Chamela, Jalisco. Inst. de Biol. UNAM.

-----, S.H. Bullock y J.A. Solís-Magallanes 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica*, 19: 228-235.

-Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haploppapus squarrosus* (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. *Journal of Ecology*, 70: 43-53.

-Lovett Doust, J. y J.L. Harper 1980. The resource costs of gender and maternal support in a andromonoecious Umbelliferae. *New Phytologist*, 85:265-273.

----- y P. B. Cavers. 1982. Resource allocation and gender in the green dragon *Arisaema dracontium* (Araceae). *American Midland Naturalist*, 108 (1): 144-148.

----- y L. Lovett Doust (Eds.) 1988. Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University Press, New York.

-Lugo, A.E. y C.T. Rivera. 1987. Leaf production, growth rate and age of the palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 151-161.

- Lyons, E.E., N. Waser, M. Price, J. Antonovics y A. Motten. 1989. Sources of variation in plant reproductive success and implications for concepts of sexual selection. *American Naturalist*, 134 (3): 409-433.
- MacDonald, A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *An. Inst. Biol.* 62(1) 65-82.
- McMaster, G., S. Jow, y J., Kummerow. 1982. Response of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggii* chaparral to nutrient additions. *Journal of Ecology*, 70: 745-756.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivory decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539.
- Martin, F. 1970. Self and interespecific incompatibility in the Convolvulaceae. *Bot. Gaz.*, 131: 139-144.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla y J.K. Sarukhán. 1989 Tree demography and gap dynamics. *Ecology*, 70: 555-557.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry Abstracts*, 24 (1).
- Mazer, S.J. 1992. Environmental and genetic sources of variation in floral traits and phenotypic gender in wild radish: consequences for natural selection. En Wyatt, R.(Ed.) Ecology and evolution of plant reproduction: new approaches. Chapman and Hall. London
- Meagher, T. R. 1986. Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely male parents. *American Naturalist*, 128 (2): 199-215.
- Meyer, G. A. y R. B. Root. 1993. Effects of herbivorous insects and soil fertility on reproduction of Goldenrod. *Ecology*, 74 (4): 1117-1128
- Meyrán, G.J. 1973. Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del valle de Tehuacán. *Soc. Mex. Cact. A.C.* México.
- Mitchell-Olds, T. y R.G. Shaw. 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution*, 41: 1149-1161.
- Mitchell, R.J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology*, 6:123-129
- 1993. Path analysis: pollination. In Scheiner, S.M. y J. Gurevitch (Eds.) Design and Analysis of Ecological Experiments. Chapman and Hall. London.
- 1994. Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis aggregata* fruit production. *American Naturalist*, 143 (5): 870-889.
- Mooney, H.A. y J. Kummerow. 1981. Phenological development of plants in Mediterrean climat regions. Ecosystems of the world. Vol. II. En di Castri, F. D.W. Goodall y R.L. Specht (Eds.). pp 303-307. Elsevier, Amsterdam.
- Morgan, M. T. y S. C. H. Barret. 1989. Reproductive correlates of mating system variation in

- Eichhornia paniculata* (Spreng) Solms (Pontederiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 2:183-203.
- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomea trichocarpa*. *Ecology*, 71 (3):1098-1109.
- Nakamura, R. R. 1986. Maternal investment and fruit abortion in *Phaseolus vulgaris*. *American Journal of Botany*, 73:1049-1057.
- Nilsson, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolas. *Nature*, 334 (6178): 1-3.
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. en el Centro de México: Selección natural de la Resistencia a los herbívoros, Sistemas de Cruzamiento y Variación Genética Intra e Interpoblacional. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM. México
- 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente. En Núñez-Farfán y J. y C. Cordero (Eds.). Tópicos de Biología Evolutiva: diversidad y adaptación. Centro de Ecología, UNAM.
- Parra, T.V., Vargas, M.C.F. y L. Eguiarte. 1993. Pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crasulaceae). *American Journal of Botany*, 80(2): 153-159.
- Pedhazur, E.J. 1982. Multiple regression in behavioral research. Explanation and Prediction. 2a. Holt, Reinhart and Winston, New York.
- Pérez-Nasser, N. 1990. Biología reproductiva y estructura genética de *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae) en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Philips, P.C. y S.J. Arnold. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution*, 43: 1209-1222.
- Phillipi, T. y J. Seger. 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (2): 41-44.
- Pla, E.L. 1986. Análisis multivariado: Método de Componentes Principales. OEA (27), Washington, DC.
- Queller, D.C. 1983. Sexual selection in a hermaphroditic plant. *Nature*, 305: 706-707.
- Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica*, 25 (1): 46-60.
- Rausher, M.D. y E.L. Simms. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomea purpurea*. I. attempts to detect selection. *Evolution*, 43: 563-572.
- Reekie, E.G. y F.A. Bazzaz. 1987a. Reproductive effort in plants. I. Carbon allocation to reproduction. *American Naturalist*, 129: 876-896.
- 1987b. Reproductive effort in plants. II. Does carbon reflect the allocation of other resources?. *American Naturalist*, 129: 897-906.

- Rhoades, Ch.C., Sanford, R.L. y Clark, D.B. 1994. Gender dependent influences on soil phosphorus by the dioecious lowland tropical tree *Simarouba amara*. *Biotropica*, 26(4): 362-368.
- Richards, A. J. 1986. Plant breeding systems. George Allen y Unwin. London 529 pp.
- Robertson, J. L. y R. Wyatt. 1990. Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *Evolution*, 44 (1): 121-133.
- Ross, M. 1990. Sexual asymmetry in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 5 (2): 43-47.
- Roubik, D. W., J. D. Ackerman, C. Copenhaver y B. H. Smith. 1982. Stratum, tree, and flower selection by tropical bees: implication for the reproductive biology of outcrossing *Cochlospermum vitifolium* in Panama. *Ecology*, 63 (3): 712-720.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México.
- Salisbury, E.J. 1942. The reproductive capacity of plants. London: Bell.
- Savolainen, O., K. Kärkkäinen, A. Harju, T. Nikkanen y M. Rusanen. 1993. Fertility variation in *Pinus silvestris*: a test of sexual allocation theory. *American Journal of Botany*, 80 (9): 1016-1020.
- Scheiner, S.M. 1989. Variable selection along a successional gradient. *Evolution*, 43: 548-562.
- Schemske, D. W. 1978. Evolution of reproductive characteristics in impatiens (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. *Ecology*, 59 (3): 596-613.
- , 1980. Evolution of floral display in *Brassalova nodosa*. *Evolution*, 34: 490-493.
- y L.P. Pautler. 1984. The effects of pollen composition on fitness components in a neotropical herb. *Oecologia*, 62: 31-36.
- y R. Lande 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution*, 39(1) : 41-52
- y C. C. Horvitz. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science*, 225: 519-521.
- , 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology*, 69 (4): 1128-1137.
- , 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution*, 43(2):461-465.
- Schlising, R.A. 1970. Sequence and timing of bee foraging in flowers of *Ipomoea* and *Aniseia* (Convolvulaceae). *Ecology*, 51: 1061-1067.
- Schoen, D. J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in and hermaphroditic plant. *Oecologia*, (Berlin), 53:255-257.

- Schulter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution*, 42: 849-861.
- y J.N.M. Smith 1986. Natural selection on beak and body size in the song sparrow. *Evolution*, 40: 221-231.
- Siemens, D.H. 1994. Factors affecting regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Cercidium microphyllum*; Fabaceae). *American Journal of Botany*, 81(11): 1403-1409.
- Snow, A. A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitrifolia*. *Oecologia*, 55: 232-237.
- y S.J. Mazer. 1994. Gametophytic selection in *Raphanus raphanistrum*: a test for heritable variation in pollen competitive ability. *Evolution*, 42 (5): 1065-1075.
- y P. O. Lewis. 1993. Reproductive traits and male fertility in plants: Empirical approaches. *Annual Review Ecology and Systematics*, 24:331-351.
- Sobrevila, C., L. M. Wolfe y C. Murcia. 1989. Flower polymorphism in the beach plant *Ipomea imperati* (Vahl.) Griseb. (Convolvulaceae). *Biotropica*, 21 (1): 84-88.
- Solbrig; O.T. y D.J. Solbrig. 1984. Size inequalities and fitness in plant populations. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1: 141-159.
- Stanton, M. 1994. Male-male competition during pollination in plant populations. *American Naturalist*, 144 (Supplement): S40-S68.
- , Snow, A. y Handel, S. 1986. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, 232: 1625-1627.
- y R. E. Preston. 1988. A qualitative model for evaluating the effects of flower attractiveness on male and female fitness in plants. *American Journal of Botany*, 75 (4): 540-544.
- y J. Berezky. 1989. The impact of flower-color polymorphism on mating patterns in experimental populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.). *Evolution*, 43 (2): 335-346.
- , H.J. Young, N.C. Ellstrand y J.M. Clegg 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution*, 45: 268-280.
- , Ashman, T., Galloway, L., Young, H. 1992. Estimating male fitness of plants in natural populations. En Wyatt, R. (Ed.) *Ecology and evolution of plant reproduction, new approaches*. Chapman and Hall London.
- Steiger, J.H. 1988. EZPATH: a supplementary module for SYSTAT and SYGRAPH. Evanston, Illinois, USA.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion. Proximate causes and ultimate functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.

- y **R. I. Bertin**. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. En Real L. (Ed.) *Pollination Biology*. Academic press. New York.
- Stucky, J.M. y R.L. Beckmann**. 1982. Pollination biology, self-incompatibility and sterility in *Ipomoea pandurata* (L.) G.F.W. Meyer (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, 69: 1022-1031.
- Sutherland, S.** 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution*, 40 (1): 117-128.
- y **L. Delph**. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology*, 65: 1093-1104.
- Tanner, E. V., S. Freskos, J. R. Healey y A. M. Theobald**. 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 231-238.
- , **V. Kapos y W. Franco**. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effect on Venezuela montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology*, 73(1): 78-86.
- Udovic, D. y C.L. Aker**. 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia*, 49: 245-248.
- Uma Shaanker, R., K.N. Ganeshiah, y K.S. Bawa**. 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 177-205.
- Valiente, A. B. y E. Ezcurra**. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Oroscó-Segovia**. 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. En Bawa, K. y M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris.
- Vaughan, G.** 1991. Variation between years in pollen and nutrient limitation of fruit-set in *Banksia spinulosa*. *Journal of Ecology*, 78: 389-400.
- Wallace, D.D. y D.J. O'Dowd**. 1989. The effect of nutrient and inflorescence damage by insects on fruit-set by *Banksia spinulosa*. *Oecologia*, 79: 482-488.
- Waser, N.M.** 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. pp 241-285. In L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, New York.
- , y **M. Price**. 1983. Optimal outcrossing in plants. En Jones, C.E. y R.J. Little (Eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions. Van Nostrand Reinhold. New York.
- , y **M.L. Fugate**. 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, 70: 573-577.
- , y **M. Price**. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring

fitness. *Evolution*, 43 (5): 1097-1109.

-Weiner, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. En J.L. Lovett Doust y L.L. Lovett Doust. (Eds.) *Plant Reproductive Ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, New York, USA.

-Whelan, R. J. y R. L. Goldingay. 1989. Factors affecting fruit-set in *Telopea speciosissima* (Proteaceae): the importance of pollen limitation. *Journal of Ecology*, 77:1123-1134.

-Widén, B. y M. Widén. 1990. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederaceae* (Lamiaceae). *Oecologia*, 83: 191-196.

-Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia*, (Berlin), 64:47-53.

-----, C.L. Calvin, C.A. Wilson, C.I. Davern, D. Frank y S.R. Seavey. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71: 501-509.

-----, D.L. Nickrent, C.I. Davern, C.L. Calvin, y N.J. Vivrette. 1989. Development failure and loss of reproductive capacity in the rare paleoendemic shrub *Dedeckera eurekaensis*. *Nature*, 338 (2).

-Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist*, 113: 777-790.

-----, 1983. *Plant Reproductive Ecology*. Jhon Wiley y Sons, New York.

-----, 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. *American Naturalist*, 144 (Supplement): S13-S39

-----y B.J. Rathcke. 1974. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *American Midland Naturalist*, 92: 47-57.

----- y P. W. Price. 1980. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species. *Canadian Journal of Botany*, 58:2229-2233.

-Willson, P., J.D. Thomson, L.M. Stanton. y L.P. Rigney. 1994. Beyond floral Bateman: gender biases in selection for pollination success. *American Naturalist*, 143 (2): 283-296.

-Wright, S. 1934. The method of path coefficients. *Annals of Mathematics and Statistics*, 5: 161-215.

-Wu, C.F.J. 1986. Jackknife, bootstrap, and other resampling methods in regression analysis. *Ann. Stat.*, 14: 1261-1295.

-Wyatt, R. 1983. Pollinator interactions and the evolution of breeding systems. En Real, L. (Ed.). *Pollination Biology*. Academic Press. New York.

-Yap, S.K. y Chan, H.T. 1990. Phenological behavior of some *Shorea* species in peninsular Malaysia. En Bawa, K. y Hadley, M. (Eds.) *Reproductive ecology of tropical plants*. Man and the Biosphere Series. Parthenon, Publ. Paris.

-Young, H. J. y M. L. Stanton. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology*, 71 (2): 536-547.

-Zapata, R.T. y K.M. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.

-Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*, 2ª. ed. Prentice-Hall, USA. 718pp.

-Zimmerman, M. y G. H. Pyke. 1988. Reproduction in *Polemonium*: Assessing the factors limiting seed set. *American Naturalist*, 131 (5).