



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES
UNIDAD MORELIA

EVOLUCIÓN DE LOS RASGOS FLORALES EN EL GÉNERO IPOMOEA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARTÍN HESAJIM DE SANTIAGO HERNÁNDEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO GONZALEZ RODRIGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM

MORELIA, MICHOACAN, ABRIL, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES
UNIDAD MORELIA

EVOLUCIÓN DE LOS RASGOS FLORALES EN EL GÉNERO IPOMOEA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARTÍN HESAJIM DE SANTIAGO HERNÁNDEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO GONZALEZ RODRIGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM

MORELIA, MICHOACAN, 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
OFICIO CPCB/219/2021
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **11 de enero de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **DE SANTIAGO HERNÁNDEZ MARTIN HESAJIM** con número de cuenta **510007850** con la tesis titulada **“Evolución de los rasgos florales en el género Ipomoea”**, realizada bajo la dirección del **DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. RAFAEL LIRA SAADE
Vocal: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal: DR. ERIC FUCHS CASTILLO
Vocal: DRA. YVONNE HERRERIAS DIEGO
Secretario: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 18 de marzo de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la formación académica durante mis estudios de doctorado

A los proyectos que financiaron este estudio:

Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación tecnológica DGAPA-UNAM (PAPIIT IV200418 y IA207318).

CONACyT (CB662 241696) Proyecto Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica 2015-250996, 2016- 271449, 2017-280505, 2018-293701 y 2019-299033.

CONACyT Repositorios Institucionales 271432

SAGARPA-CONACYT 291333

Programa Iberoamericana de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo RED CYTED-SEPODI (417RT0527)

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca (326281) otorgada para el desarrollo de mis estudios de Doctorado.

A mi tutor de tesis Dr. Mauricio Quesada y a mi comité tutor conformado por Dr. Antonio González Rodríguez y Dr. Ken Oyama por su guía y sus valiosas sugerencias que contribuyeron al desarrollo esta tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Mauricio Quesada Avendaño por su guía, apoyo, amistad y su paciencia en el desarrollo de esta tesis.

A los miembros del jurado de titulación Dr. Rafael Lira Saade, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. Eric Fuchs Castillo, Dra. Yvonne Herrerías Diego y Dr. Ken Oyama por sus valiosos comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar esta tesis.

A la Dra. Silvana Martén Rodríguez y Dra. Martha Lopezaraiza por sus valiosos comentarios y aportes a los capítulos de esta tesis.

A Francisco Parraguirre, Estrella Páramo, Francisco Balvino, Oliverio Delgado, Ivett García, Jacob Cristóbal Pérez, María de Jesús Aguilar, José Miguel Contreras, Erika Pérez Trujillo, Sonja Glasser, Eliot Camacho, Guillermo Huerta, Erandi Ramírez, Miguel Guzmán, Erika Kuen, Ulises Olivares Pinto, Marco Villalda y Gumersindo Sánchez-Montoya por su apoyo con el trabajo de campo, análisis y elaboración de bases de datos.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología Evolutiva y conservación de Bosques Tropicales (IIES, UNAM) por sus valiosas sugerencias y vivencias compartidas durante mis estudios de posgrado.

A la Estación de Biología Chamela-Cuixmala (EBCh) por las facilidades prestadas durante la realización de este estudio.

Dedicatoria

Quiero dedicar este trabajo a mis padres Martín de Santiago y Engracia Hernández Camacho, a mi hermana Rocío Engracia de Santiago Hernández como un reconocimiento a su apoyo constante e incondicional. También, dedico este trabajo a Janet Patricia Pérez Flores y a nuestro hijo Yuma Hunab Ku de Santiago Pérez por ser la motivación que me impulsa siempre hacia adelante.

INDICE

RESUMEN	1	
ABSTRACT	3	
INTRODUCCIÓN GENERAL	5	
OBJETIVOS	8	
DESCRIPCIÓN DE LOS CAPÍTULOS	9	
CAPÍTULO I		
THE ROLE OF POLLINATION EFFECTIVENESS ON THE ATTRIBUTES OF		
INTERACTION NETWORKS FROM FLORAL VISITATION TO PLANT FITNESS.....		12
CAPÍTULO II		
VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA E INTERPOBLACIONAL DE RASGOS FLORALES Y		
POLINIZADORES		28
CAPÍTULO III		
VARIACIÓN DE CARACTERES FLORALES EN LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA		
DE SEIS ESPECIES DEL GENERO IPOMOEA SUBGENERO QUAMOCLIT		65
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	135	
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	139	

RESUMEN

En la literatura se ha propuesto que los polinizadores más frecuentes y efectivos son los agentes que conducen la evolución de los rasgos florales, ya que han favorecido la diversidad y la convergencia de rasgos entre especies de plantas que comparten el tipo de polinizador. Otros estudios han sugerido que las condiciones abióticas como la temperatura, humedad y luminosidad que pueden variar ampliamente en la distribución de las especies de plantas pueden afectar la expresión fenotípica floral. A partir de estas hipótesis, realizamos una revisión de la literatura en la que buscamos y analizamos información disponible en la literatura que presenta evidencia del efecto de las condiciones ambientales o de polinización sobre la variación de los rasgos florales entre poblaciones de angiospermas. Nuestros resultados indican que a la fecha hay pocos estudios que consideran el análisis de las condiciones geográficas en la variación de los rasgos florales entre poblaciones de angiospermas. La evidencia indica que la selección mediada por polinizadores locales es el mecanismo principal que favorece diferencias fenotípicas florales entre poblaciones y en menor medida las condiciones abióticas de altitud, precipitación y temperatura. Estas condiciones afectan en menor medida fenotipos florales de especies de plantas con polinización especializada o con un sistema reproductivo autoincompatible. Finalmente, pocos de estos estudios han puesto a prueba si la variación observada en condiciones naturales es resultado de plasticidad fenotípica o selección natural.

En esta tesis también analizamos la efectividad de los polinizadores para producir frutos y semillas mediante un enfoque de análisis de redes de interacciones en una comunidad de especies de *Ipomoea* en la costa de Jalisco, México. Evaluamos redes planta-polinizador desde la fenología floral hasta el éxito reproductivo en un grupo de diez especies de *Ipomoea* que coexisten y exhiben diferentes síndromes de polinización. Nuestros resultados indican

que las especies de *Ipomoea* que comparten síndrome de polinización tienen diferentes momentos de antesis o diferencias en el fenotipo floral que evitan la competencia por polinizadores. Además, las redes están determinadas por el síndrome floral y solo el 27% de las interacciones contribuye a la adecuación de las plantas. Estos resultados proveen un fuerte apoyo para el principio de Stebbins que sugiere que los polinizadores más frecuentes y efectivos son los que conducen la evolución de los rasgos florales.

En el capítulo III comparamos el tamaño de los rasgos florales de atracción y reproductivos entre poblaciones de seis especies de *Ipomoea* filogenéticamente relacionadas que varían en sistema de apareamiento, antesis floral y exhiben diferentes síndromes de polinización. Debido a que las flores son unidades compuestas por diferentes verticilos, analizamos la magnitud de correlación entre rasgos florales y calculamos índices de integración fenotípica para verticilos florales relacionados con la recepción/donación de polen y en la atracción/restricción de polinizadores. Nuestros resultados indican que los rasgos florales difieren entre poblaciones y estas diferencias están asociadas con variables locales de altitud y temperatura. La integración de rasgos involucrados en la donación/recepción de polen fue mayor que los rasgos de atracción/restricción de polinizadores en todas las poblaciones de especies de *Ipomoea* con antesis nocturna. Nuestros resultados también indican que la magnitud de integración de rasgos florales varía más entre poblaciones de especies autocompatibles que entre poblaciones de especies autoincompatibles. Estas diferencias no son resultado de plasticidad fenotípica y todos los rasgos florales tuvieron valores altos de heredabilidad dentro de las poblaciones. Por lo tanto, estos resultados apoyan la teoría del mosaico geográfico de coevolución propuesta por Thompson (1994) que sugiere que en la distribución geográfica de las especies de plantas hay un mosaico de condiciones selectivas que favorece la evolución de las especies.

ABSTRACT

Scientific literature has proposed that the most frequent and effective pollinators drive the evolution of floral traits favoring the diversity and convergence of floral traits between plant species that share the type of pollinator. Other studies suggested that floral traits are affected by abiotic conditions such as temperature, hydric stress, and luminosity that vary in the geographical distribution of plant species. Based on these hypotheses, we conducted a literature review, we search for evidence in the scientific literature that analyzes the effect of environmental or pollination conditions on the variation of floral traits in a geographical context. Our results indicate that few studies have analyzed floral trait variation in the geographical distribution of plant species. These studies suggest that selection mediated by pollinators is the main mechanism that drives the variation of the floral traits between populations. On the other hand, differences in altitude, temperature, and latitude between plant populations are abiotic conditions that promote changes in the floral phenotype between populations. Most studies have analyzed floral traits dedicated to pollinator attractiveness. Finally, few studies tested whether floral trait variation on natural conditions is a result of phenotypic plasticity or natural selection.

In this thesis we analyze the effectiveness of pollinators to produce fruits and seeds from interaction network analysis in a community of *Ipomoea* species in the pacific coast of Mexico. Interaction network analysis is a tool to analyze plant-pollinator interactions at the community level. However, most studies have analyzed plant-pollinator interaction based on floral visitation and at specific times of the year. We evaluate plant-pollinator networks from flower phenology to reproductive success for ten *Ipomoea* species that coexist and exhibit different pollination syndromes. Our results indicate that *Ipomoea* species that share pollination syndrome have different anthesis times or differences in the floral phenotype

that prevent competition for pollinators. In addition, plant-pollinator networks are determined by the floral syndrome and only 27% of total interactions contributed to plant-fitness. These results provide strong support for Stebbins' principle that suggests that the most frequent and effective pollinators drive the evolution of floral traits.

In chapter III, we compared the size of floral traits and the floral color between populations of six phylogenetically related *Ipomoea* species that vary in the breeding system, floral anthesis, and pollination syndromes. Because flowers are complex functional units composed by different whorls; we analyze whether structure of correlation and covariation differ between populations for each *Ipomoea* species. We calculate phenotypic integration for floral traits functionally related in reception and donation of pollen, and the attraction and restriction of pollinators. Our results indicate that size of the floral traits differed significantly between populations. These differences were associated with geographical and environmental variables such as altitude, and temperature. The integration of floral traits functionally related to the donation/reception of pollen was higher than integration of traits related to the attraction/restriction of pollinator for all populations of species with nocturnal anthesis. This pattern was opposite in some populations of *Ipomoea* species with diurnal anthesis. Our results also indicate that floral integration varied more between populations of self-compatible species than populations of self-incompatible *Ipomoea* species. Our results suggest that floral differences between populations for each *Ipomoea* species have resulted from selection mediated by pollinators and pollination conditions. In addition, all floral traits were highly heritable within populations. These results support the hypothesis of the coevolutionary geographical mosaic proposed by Thompson (1994) that suggests that in the plant species geographical distribution there is a mosaic of selective conditions that drive the evolution of the species.

INTRODUCCION GENERAL

La teoría evolutiva de Darwin, considera que la variación entre individuos de la misma especie es el material fundamental para la selección natural y que las diferencias geográficas son fundamentales en la formación, evolución y mantenimiento de las especies (Darwin 1859). Para Darwin, los rasgos florales representaban “bellos artificios” que permiten promover la reproducción de las plantas, y su alta diversidad representa una acumulación persistente de selección gradual impuesta por sus polinizadores y las condiciones ambientales donde se desarrollan (Harder and Johnson 2009). Sin embargo, en tiempo de Darwin el registro fósil indicaba que las plantas con flores se diversificaron rápidamente en un corto periodo de tiempo durante el Cretácico tardío. Esta rápida diversificación se oponía al gradualismo geológico planteado por Charles Lyell que consideraba mediante el registro fósil que la evolución de las especies estaba ligada a procesos geológicos lentos y graduales (Friedman 2009, Sultan 2009). Por lo que Darwin llamo a la rápida diversificación de las angiospermas como un “abominable misterio”.

Con el desarrollo de nuevas técnicas de análisis, Lande y Arnold (1983) propusieron que el análisis de correlación entre rasgos fenotípicos y la adecuación de las especies es una manera de analizar el proceso de selección natural. En angiospermas, las flores son unidades funcionales complejas que están formadas por diferentes verticilos que funcionan en conjunto para atraer polinizadores y maximizar la reproducción sexual. El desarrollo cercano entre verticilos florales favorece correlaciones genéticas, limitaciones de desarrollo o relaciones funcionales como la recepción/donación de polen o la atracción de polinizadores (Berg 1960, Cheverud 1982, 1984, 1996, Herrera 2001, Armbruster et al. 2004, Pavlicev et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2011, Klingenberg 2014, Smith 2015).

Estas relaciones entre verticilos florales favorecen diversos patrones de correlación que son exacerbadas por eventos selectivos (Berg 1960). Por lo que la selección natural favorece algunas correlaciones entre verticilos florales sobre otras. Por lo tanto, estudiar la correlación entre verticilos florales es una manera de analizar como la selección natural ha operado sobre los rasgos florales aun sin conocer cuáles han sido los factores selectivos.

Otros estudios han sugerido que las condiciones ambientales pueden afectar la fenología y la longevidad floral, cambios en la tasa de secreción/concentración de azúcares del néctar o cambios en el color/olor floral, que repercuten en la capacidad de las plantas para atraer a las especies de polinizadores (Herrera *et al.* 2006). La variación de las condiciones ambientales también pueden tener un efecto sobre la presencia o ausencia de polinizadores, cambios en la preferencia y/o comportamiento de los polinizadores que modifican su efectividad para polinizar (Herrera 1983, Galen 1999, Harder and Aizen 2010). Por lo tanto, se ha sugerido que es importante analizar las correlaciones entre rasgos florales y condiciones ambientales en el estudio de la evolución de los rasgos florales en angiospermas.

La integración de información filogenética, historias de vida, genética y la inclusión de las condiciones geográficas de la distribución de las especies, dio como resultado la postulación de teorías evolutivas como “La teoría del mosaico geográfico de coevolución” propuesto por John N. Thompson (1994). Esta teoría demuestra con ejemplos disponibles en la literatura, que especies que interactúan como las plantas y polinizadores son interdependientes y que existen diferencias geográficas en especialización y adaptación. Esta teoría sugiere que la evolución difusa mediada por polinizadores es el mecanismo por el cual evolucionan las especies de plantas y que hay un mosaico de posibilidades de

adaptación en la distribución geográfica que lleva a procesos de adaptación independiente. Esta teoría también ofrece una explicación para la variación de rasgos florales que coexisten en el tiempo, pero que difieren en espacio a lo largo de la distribución geográfica. Ya que múltiples fenotipos florales de una especie de planta pueden estar disponibles al mismo tiempo en diferentes localidades, por lo que el proceso de diversificación de los rasgos florales en angiospermas puede estar ocurriendo en un tiempo muy corto. Por otro lado, la distribución de las especies de plantas ofrece una gran diversidad de condiciones ambientales y de polinización que favorecen diferentes escenarios adaptativos. La variación de las condiciones ambientales como la humedad, luminosidad y temperatura se ven afectadas por variables geográficas como la altitud y la latitud (Grant 1949) y en consecuencia el fenotipo floral y el número de flores producidas, disposición de estructuras reproductivas, altura de las inflorescencias y la composición del néctar o aromas puede variar entre poblaciones de angiospermas (Totland and Matthews 1998, Herrera et al. 2006, Arista et al. 2013, Peterson et al. 2015, Ferreiro et al. 2015). Con base en la información acumulada en la literatura científica nos planteamos realizar el análisis de la variación de rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de plantas, ya que es fundamental para entender como los patrones microevolutivos y las características reproductivas y ecológicas de las especies de plantas pueden limitar o favorecer la variación y la evolución de los rasgos florales.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar la variación de los rasgos florales, la estructura de covarianza entre caracteres florales y la magnitud de la integración fenotípica floral en un contexto evolutivo en la distribución geográfica de especies de *Ipomoea* que difieren en sistema reproductivo, síndrome de polinización y antesis floral.

Objetivos particulares

- 1) Revisar, compilar y analizar la información disponible en la literatura que trata del efecto de las condiciones bióticas o abióticas sobre los fenotipos florales en la distribución geográfica de las especies de angiospermas.
- 2) Analizar y cuantificar la contribución de los visitantes florales a la adecuación de diez especies de *Ipomoea* que difieren en síndrome de polinización, sistema reproductivo, antesis floral y comparten sitios de distribución.
- 3) Comparar la magnitud de variación de los rasgos florales, diferencias de tamaño floral y la magnitud de integración fenotípica floral entre poblaciones de especies de *Ipomoea* relacionadas filogenéticamente que difieren en síndrome de polinización, sistema reproductivo y antesis floral.
- 4) Analizar la relación entre el tamaño de los rasgos florales, patrones de covarianza-correlación e integración fenotípica con variables geográficas como la altitud, longitud y latitud y variables ambientales como la precipitación y la temperatura de las poblaciones de especies de *Ipomoea* relacionadas filogenéticamente que difieren en síndrome de polinización, sistema reproductivo y antesis floral.
- 5) Determinar si la variación de los rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de *Ipomoea* se debe a procesos de selección natural o plasticidad fenotípica.

DESCRIPCION DE LOS CAPÍTULOS

Debido a que la evidencia acumulada en la literatura es fundamental para conocer el efecto de diferentes factores que han favorecido la evolución de los rasgos florales de las angiospermas, realizamos una revisión de la literatura científica con el objetivo de cuantificar la evidencia que trata sobre cuáles son los factores bióticos o abióticos que favorecen la variación de rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de angiospermas. Consideramos todos aquellos estudios que han analizado la variación de los rasgos florales entre poblaciones, si la variación de los rasgos florales esta correlacionada con factores bióticos o abióticos y si en estos estudios han puesto a prueba si las diferencias fenotípicas florales en la distribución natural de las especies de plantas se deben a procesos adaptativos o es el resultado de plasticidad fenotípica. Los resultados de este capítulo indican que el estudio de la variación geográfica de los rasgos florales es poco estudiado y que generalmente los estudios se realizan fuera de la zona tropical. Además, que los factores ambientales pueden afectar el tamaño no solo de los rasgos florales sino también de los polinizadores y que estos últimos a pesar de ser los agentes selectivos más importantes sobre los rasgos florales son los menos estudiados a nivel geográfico.

Para los capítulos uno y tres, seleccionamos especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae) como nuestro sistema modelo. Este género de plantas es uno de los más diversos en México con 90 especies aproximadamente (McDonald 1991, Miller et al. 2004). Las especies seleccionadas incluyeron todos los síndromes de polinización descritos para el género *Ipomoea* (Rosas-Guerrero et al. 2011, 2014) y pertenecen al subgénero monofilético *Quamoclit* cuyo centro de origen es México (McDonald 1991, Miller et al. 1999, 2002, Manos et al. 2001, Eserman et al. 2014). En el capítulo uno, analizamos mediante el análisis de redes de interacciones, la relación entre los visitantes florales y el

éxito reproductivo de 10 especies de *Ipomoea*. En este capítulo consideramos el análisis de la fenología floral, frecuencia de los visitantes florales y el efecto de cada uno de los visitantes florales en el éxito reproductivo de 10 especies de *Ipomoea* que representan diferentes síndromes de polinización y que coexisten en tiempo y espacio. Pusimos a prueba la especialización de la interacción planta-polinizador, la predictibilidad de los síndromes de polinización, la existencia de polinizadores secundarios e hicimos una descripción precisa del efecto de cada visitante floral sobre la producción de frutos y semillas. Nuestros resultados indican que las redes de polinización están determinadas por el síndrome floral. Que algunas especies tienen polinizadores secundarios efectivos y que solamente el 27% de las interacciones contribuyen a la adecuación de las especies de plantas. Estos resultados apoyan el principio de Stebbins que sugiere que los visitantes florales más frecuentes y efectivos son los que conducen la evolución de las plantas con flores.

Para el tercer capítulo analizamos la variación de los rasgos florales de seis especies de *Ipomoea* relacionadas filogenéticamente a lo largo de su distribución geográfica en México. Analizamos la variación de los rasgos florales como la longitud y el diámetro de la corola, longitud y diámetro del tubo floral, la longitud de los estambres y el pistilo y el color floral que ha sido poco estudiado en la literatura. Pusimos a prueba si los patrones de correlación, covarianza y la integración floral difiere entre poblaciones. Además, pusimos a prueba si las diferencias fenotípicas florales entre poblaciones es resultado de plasticidad fenotípica o selección natural y cuantificamos el grado de heredabilidad de los rasgos florales de cada población para cada especie de *Ipomoea*. Nuestros resultados indican que los rasgos florales pueden variar independientemente entre poblaciones. Las especies con anthesis floral nocturna tuvieron menor variación de rasgos florales, son menos integradas y

difieren poco entre poblaciones. Por otro lado, las especies con antesis diurna tuvieron mayor variación entre rasgos florales y la magnitud de integración floral varió ampliamente entre poblaciones. Solamente los rasgos florales de dos especies, una autocompatible y una autoincompatible tuvieron correlaciones significativas mayores al 80% con la variable geográfica altitud y variables ambientales como la precipitación y temperatura de las poblaciones. Por su parte, el color floral en especies de *Ipomoea* con flores blancas no tuvo diferencias entre poblaciones. Mientras que, en especies con flores pigmentadas el color floral tuvo diferencias entre poblaciones y fue más intenso en poblaciones a baja altitud, con menor precipitación y mayor temperatura. Los rasgos vinculados funcionalmente en la recepción/donación de polen fueron más integrados que los rasgos de atracción/restricción de polinizadores en todas las especies de *Ipomoea* autoincompatibles o con antesis nocturna, mientras que en algunas poblaciones de especies autocompatibles y con antesis diurna este patrón fue opuesto. Por otro lado, los rasgos florales observados en condiciones naturales no tuvieron diferencias significativas con rasgos florales de individuos cultivados en condiciones controladas y cada rasgo floral tuvo valores altos de heredabilidad. Estos resultados sugieren que los rasgos florales dentro de cada población se encuentran bajo selección mediada principalmente por polinizadores y condiciones de polinización; mientras que las diferencias de color floral parecen ser resultado de efectos pleiotrópicos o compromisos fisiológicos con otros rasgos florales. Estos resultados apoyan la teoría del mosaico geográfico de coevolución propuesto por John N. Thompson (1994), que sugiere que en la distribución de las especies de plantas existen diferentes escenarios selectivos que favorecen la diversidad y la evolución de los rasgos florales.

CAPÍTULO I

THE ROLE OF POLLINATION EFFECTIVENESS ON THE ATTRIBUTES OF INTERACTION NETWORKS: FROM FLORAL VISITATION TO PLANT FITNESS

The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness

MARTÍN H. DE SANTIAGO-HERNÁNDEZ,^{1,2,3} SILVANA MARTÍN-RODRÍGUEZ,^{1,3} MARTHA LOPEZARAIZA-MIKEL,^{1,4} KEN OYAMA,^{1,3} ANTONIO GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ,^{1,2,3} AND MAURICIO QUESADA^{1,2,3,5}

¹Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE), Escuela Nacional de Estudios Superiores (Unidad Morelia), Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán 58190 México

²Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3, Morelia, Michoacán 58089 México

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida Universidad No. 3000, Coyoacán, Mexico City 04510 México

⁴Facultad de Desarrollo Sustentable, Universidad Autónoma de Guerrero, Tecpan de Galeana, Guerrero 40900 México

Citation: de Santiago-Hernández, M. H., S. Martín-Rodríguez, M. Lopezaraiza-Mikel, K. Oyama, A. González-Rodríguez, and M. Quesada. 2019. The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology* 00(00):e02803. 10.1002/ecy.2803

Abstract. Network analysis is a powerful tool to understand community-level plant-pollinator interactions. We evaluated the role of floral visitors on plant fitness through a series of pollination exclusion experiments to test the effectiveness of pollinators of an *Ipomoea* community in the Pacific coast of Mexico, including: (1) all flower visitors, (2) visitors that contact the reproductive organs, (3) visitors that deposit pollen on stigmas, and (4) visitors that mediate fruit and seed production. Our results show that networks built from effective pollination interactions are smaller, less connected, more specialized and modular than floral visitor networks. Modules are associated with pollinator functional groups and they provide strong support for pollination syndromes only when non-effective interactions are excluded. In contrast to other studies, the analyzed networks are not nested. Our results also show that only 59% of floral visitors were legitimate pollinators that contribute to seed production. Furthermore, only 27% of the links in visitation network resulted in seed production. Our study shows that plant-pollination networks that consider effectiveness measures of pollination in addition to floral visitation provide insightful information about the different role floral visitors play in a community, encompassing a large number of commensalistic/antagonistic interactions and the more restricted set of mutualistic relationships that underlie the evolution of convergent floral phenotypes in plants.

Key words: effective pollinators; floral visitors; fruit set; phenology; plant fitness; pollen count; pollination networks; pollination syndromes; seed set.

INTRODUCTION

Biotic interactions between plants and pollinators are considered important drivers of angiosperm diversification (van der Niet and Johnson 2012). Floral visitors that effectively transfer viable pollen between plant individuals are considered major agents of selection on floral traits (Stebbins 1970), underlying the evolution of convergent floral phenotypes, i.e., pollination syndromes (Armbruster et al. 2000, Fenster et al. 2009, Martín-Rodríguez et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2014). In the past 15 yr, network analysis has been an important tool to study plant-pollinator interactions, providing information on the number, distribution, strength, and specialization of interactions between plants and their

floral visitors at the community level (Olesen et al. 2006, Bascompte and Jordano 2007, Dormann et al. 2009). Most studies on mutualistic networks show asymmetric specialization between network partners, generating a nested structure, i.e., networks with a high proportion of generalized species that interact with other generalists and with the highly specialized species (Bascompte et al. 2003, Bascompte and Jordano 2007). To date, the described patterns mainly reflect diurnal pollination interactions, and few network studies include nocturnal interactions (e.g., Devoto et al. 2011, Banza et al. 2015, Macgregor et al. 2019).

A current limitation of studies on visitation networks (conventionally termed pollination networks) is that they consider all interactions among floral visitors and plants regardless of their contribution to plant fitness, assuming all visitors are effective pollinators. This is a relevant concern because population-level studies that

Manuscript received 12 January 2019; revised 11 April 2019; accepted 20 May 2019. Corresponding Editor: Rebecca Irwin.
⁵E-mail: mquesada@cicco.unam.mx

quantify pollinator effectiveness generally find that floral visitors differ in their ability to transfer pollen and that floral visitors outnumber effective pollinators (Rosas-Guerrero et al. 2014, Ashworth et al. 2015), calling into question the preponderance of generalization in mutualistic network patterns and their ecological and evolutionary implications (King et al. 2013, Tur et al. 2013). Some pollination network studies have used proxies to discriminate pollinators from other floral visitors, such as contact with reproductive organs (Kaiser-Bunbury et al. 2010, Danieli-Silva et al. 2012, Benevides et al. 2013), pollen loads on floral visitors (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007, Jędrzejewska-Szmek and Zych 2013, Tur et al. 2014) and pollen deposition on stigmas (Ballantyne et al. 2015, 2017); however, due to the enormous task of measuring effectiveness at the community level, there are few quantitative assessments of the different surrogates of plant fitness and their impact on the structure and specialization of pollination networks. Vázquez et al. (2012) assessed plant species interaction strength using effectiveness data based on pollen tube growth after a single visit; additionally, they considered the animal perspective by evaluating the diversity of pollen in a sample of floral visitors. They found that the distribution of interaction strengths and asymmetry were well predicted from interaction frequencies based on visitation data. Ballantyne et al. (2015, 2017) found that networks based on visitation frequency and pollen deposition on stigmas were more specialized than networks exclusively based on visitation data. Yet, the extent to which pollen deposition on stigmas translates into successful seed set has to be further investigated, since pollen quality (e.g., self vs. outcross pollen, self-compatible vs. self-incompatible pollen) generally cannot be determined by pollen counts (Patchett et al. 2017). Other studies at the species level have demonstrated the importance of considering variables such as pollen removal, pollen deposition, and fruit set to determine the pollination efficiency of different floral visitors (e.g., Barrios et al. 2016). Thus, the incorporation of effectiveness measures of pollination is fundamental to understand the functional relationships potentially depicted by pollination network analyses (King et al. 2013, Ballantyne et al. 2015). To our knowledge, pollination networks based on pollinators that directly contribute to plant fitness have not yet been described.

The contrast between networks based on floral visitation and those that consider only effective pollination interactions and their strength might provide insights into the role played by ecological processes at the community level on the evolution of floral specialization, the evolution of mutualisms and coevolution. For instance, networks based on effective pollination interactions may lead to a better understanding of the pollination syndrome concept, which implies plant specialization in pollinator functional groups (Fenster et al. 2004, Willmer et al. 2017). Pollination syndromes have been evaluated in network analyses through the composition of

modules, i.e., groups of species that interact more strongly with each other than with other species in the network (Dicks et al. 2002, Carstensen et al. 2016). While these studies provide evidence that module species composition is generally consistent with pollination syndromes, there are many interactions within and among modules that do not correspond to the pollination syndrome concept, possibly due to the lack of data on pollinator effectiveness in most network studies.

The structuring of pollination networks into modules may indicate pollinator sharing. In natural communities, many plant species coexist, share floral traits, and have overlapping flowering phenologies, promoting competition for pollinators (Robertson 1895, Thomson et al. 1982). On the other hand, plant species may have evolved strategies to avoid competition, such as staggered flowering phenologies in phylogenetically related plant species that share a pollination syndrome (Stiles 1975, Lobo et al. 2003). Alternatively, facilitation, rather than competition may drive community patterns of flowering phenology, since species that share the same pollination syndrome may attract more pollinators if they flower simultaneously. In the context of network studies, phenology has been included as a factor to evaluate the role of temporal mismatches in structuring plant-pollinator interactions (Alarcón et al. 2008, Maruyama et al. 2014, Valverde et al. 2016). However, a phenological component in networks may also help evaluate the potential role of competition for pollinators on floral visitation and plant fitness.

In this study, we use a phylogenetically restricted and ecologically diverse subset of the plant community of a tropical dry forest of the Pacific coast of Mexico to evaluate differences in structure among plant-pollinator networks built from different surrogates of plant fitness. We evaluated plant-pollinator networks in a community of sympatric *Ipomoea* species that represents one of the most important plant genera of the tropical dry forest of western Mexico at the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (Gentry 1995, Chemás-Jaramillo and Bullock 2002, Lott and Atkinson 2002). The genus *Ipomoea* is the most species-rich in this forest with 26 species (Gentry 1995, Lott and Atkinson 2002), and provides resources to pollinators and herbivores throughout the year (Arizmendi 1990, Chemás-Jaramillo and Bullock 2002, Lott and Atkinson 2002). The selected study species represent almost one-half of the species of *Ipomoea* described at the study site and include all pollination syndromes described for the genus (McDonald 1991). This is an ideal study system to evaluate different surrogates of plant fitness in pollination networks because it is possible to record plant-pollinator interactions under natural conditions with detailed observations of pollinator behavior throughout the life span of the flower, and because it is feasible to precisely quantify fruit set and seed production. We selected 10 common *Ipomoea* species to construct interaction networks between plants and (1) all floral visitors, (2) visitors that contacted the

flower reproductive organs, (3) visitors that deposited groups in plant species from tropical regions (Rosaspollen on stigmas, (4) visitors that contributed to fruit and Guerrero et al. 2014, Ashworth et al. 2015). Thus, we seed production. We specifically assessed the extent to assigned pollination syndromes to each plant species based which these networks depict interactions between plants and on the presence or absence of particular floral characters legitimate pollinators that contribute to plant fitness and according to the classifications of Faegri and Van Der Pijl how specialization metrics differ between these networks. (1979) and Proctor et al. (1996) (Table 1, Appendix S1: We assessed whether networks are modular, whether Fig. S1). All selected species are climbing plants that modules are organized by pollination syndromes and produce four seeds per fruit and vary in anthesis time whether plant species within modules have staggered (McDonald et al. 2011).

flowering phenologies. We further compared the structure of diurnal networks, where all nocturnal floral visitors were excluded, with the networks that included all interactions.

Flower visitor assemblages

We hypothesized that floral visitor assemblages would include cheaters, robbers, and legitimate pollinators when visitors, we selected 24 individuals of each *Ipomoea* considered from a plant perspective. We predicted that (1) species and conducted video recordings of a single flower visitation networks would be larger and less specialized than per individual. Video recordings were performed during effective pollination networks (those that include only visitors that contribute to plant fitness), (2) modules in Handycam DCR-SR46; Sony, San Diego, CA, U.S.A.), for pollination networks would correspond to a total observation time of 120 h per species. Videos were syndromes, (3) plant species within the same modules in examined with Kinovea

networks of effective pollinators would show temporal differentiation in flowering phenologies or floral morphology, (4) diurnal networks, due to their smaller size, would be more specialized and less nested when compared with networks that include diurnal and nocturnal interactions.

Due to the wide use of interaction networks in ecological and evolutionary studies of plant-pollinator interactions and mutualism (Vázquez et al. 2005, Lopezaraiza-Mikel et al. 2007, Santamaría and Rodríguez-Gironés 2007, King 2012, Rosas-Guerrero et al. 2014, Giannini et al. 2015), we aimed to quantify the extent to which visitation data reveal network organization of effective plant-pollinator interactions. We demonstrate that pollination networks change drastically in size, structure, and modularity when the functional relationship between floral visitors and plants is properly determined by an assessment of plant fitness.

visitors we captured all invertebrate visitor species registered on video: for diurnal insects, we used entomological nets, and for nocturnal invertebrates, we use an ultraviolet lamp for attracting and capture manually. To enhance the identification of floral visitors, we captured the diurnal insects detected by human observers near the cameras after each video recording period. We identified vertebrates (hummingbirds and bats) from video recordings and pictures. We used taxonomic guides to determine each floral visitor species (D'Abreu 1986, Medellín et al. 1997, Edwards 1998, Michener 2007, Sarmiento Cordero et al. 2010, Asher and Pickering 2013). Moreover, we compared invertebrate species with specimens from the collection of invertebrates of Chamela Biological Station. Pollinator observations and pollination experimental treatments were conducted for a month, three times throughout the year (see Fig. 3).

METHODS

The study system

This study included 10 sympatric species of *Ipomoea* (Convolvulaceae) from the Tropical Dry Forest of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM), located on the Pacific coast of Mexico (19°22'0"-19°35'0" N, 104°56'0" W) (Table 1). This tropical ecosystem is highly seasonal with a dry season that extends from November to June and a rainy season from July to October (Trejo and Dirzo 2000). Since the study species are heliophytes, individual plants of each species were haphazardly selected along trails within the Reserve. The study area encompasses approximate 100 ha. Evidence from the literature suggests that pollination syndromes effectively predict pollinator functional

Pollinator assemblages

We conducted experiments to determine the ability of different floral visitors to transfer pollen and mediate a successful fruit and seed production. We selected 30 individuals per species and bagged 60 flower buds per individual. Before anthesis, we assigned groups of 20 flowers to each of the following treatments: (1) emasculated flowers, at the onset of anthesis we removed anthers and exposed each flower to a single animal visit to quantify pollination effectiveness after a single visit; (2) bagged flowers, we bagged flowers with mesh fabric to exclude floral visitors and to obtain an estimate of self-pollen deposition and fruit set by autonomous pollination; (3)

TABLE 1. Floral traits of selected *Ipomoea* species.

Species	Color	Shape	Size	Nectar guides	Sexual organs	Odor strength	Sexual system	Anthesis	Pollination syndrome
<i>Ipomoea alba</i>	white	T	H	A	E	W	SA	nocturnal	moth
<i>Ipomoea ampullacea</i>	white	B	H	A	E	S	SI	nocturnal	bat
<i>Ipomoea bracteata</i>	pink	T	L	A	E	I	SI	diurnal	bird
<i>Ipomoea chamelana</i>	yellow	B	M	A	I	I	SA	diurnal	bee
<i>Ipomoea coccinea</i>	red, yellow	T	L	A	E	I	SA	diurnal	bird
<i>Ipomoea hederifolia</i>	red	T	L	A	E	I	SA	diurnal	bird
<i>Ipomoea meyeri</i>	blue	B	M	P	I	I	SA	diurnal	bee
<i>Ipomoea neei</i>	dark red, yellow	B/T	L	A	E	I	SI	nocturnal	bat
<i>Ipomoea quamoclit</i>	dark red	T	L	P	E	I	SA	diurnal	bird
<i>Ipomoea trifida</i>	light pink	B	L	A	I	W	SI	diurnal	bee

Notes: All species have flowers with radial symmetry and offer nectar as reward to attract pollinators. Shape: B, bell; T, tubular. Size: M, medium (15–30 mm); L, large (30–60 mm); H, huge (>60 mm). Nectar guides: A, absent; P, present. Sexual organs: E, exposed; I, enclosed. Odor strength: I, imperceptible; S, strong; W, weak. Sexual system: SA, self compatible; SI, self-incompatible.

open-pollination control, we exposed flowers to all floral visitors to determine natural pollination success, including the contribution of outcross pollination, facilitated self-pollination, and autonomous self-pollination. Experimental treatments were divided in two groups; in one group, stigmas were clipped after a single visit (treatment 1, $N = 300$) and at the end of floral anthesis (treatments 2 and 3, $N = 300$ each), after which pollen grains on stigmas were counted using a microscope. In the second group, flowers were bagged after the single visit (treatment 1, $N = 300$) and at the end of floral anthesis (treatments 2 and 3, $N = 300$ each); fruits were allowed to developed and collected upon ripening to quantify fruit and seed production. For the first treatment, the number of flowers sampled differed among species of floral visitors because they differed in visitation frequency (see Appendix S2: Table S1).

To quantify the contribution of each pollinator species to seed production, we selected 30 individuals of each *Ipomoea* species and exposed one emasculated flower per individual to each of the following treatments: (1) open pollination emasculated control, where we exposed emasculated flowers to all floral visitors during the flower life span ($N = 30$), and (2) emasculated flowers exposed to one visit by each floral visitor species that was videorecorded during pollinator observations. After a visit, flowers were bagged ($N =$ maximum 30 flowers per visitor species); sample sizes differed between visitor species due to variation in visitation rates. For both treatments, fruits were collected upon maturity to quantify seed production.

We compared the per-visit effectiveness of each species of floral visitor using generalized linear models (Genmod procedure; SAS Institute 2014). The models included pollinator species as a predictor variable and, as response variables, the number of pollen grains deposited on stigmas, fruit production (yes or no, binary response), and the number of seeds produced per visit. For the analyses of pollen grains deposited on

stigmas and seed set, we used a Poisson distribution and a logarithmic link function. For analyses of fruit production, we used a binomial distribution and a logistic link function. To obtain back-transformed least square means to the original scale, we used the `linc` option in the `LSMEANS` statement. All analyses were performed in SAS 9.4 statistical package (SAS Institute 2014).

Construction and comparison of interaction networks

Based on the data obtained from videos and experimental treatments, we constructed and compared five quantitative interaction networks: interaction networks based on visitation data (V network), visitor's contact with plant reproductive organs (C network), pollen deposition on stigmas (P network), fruit production (F network), and seed production (S network) following visitation. Observation time was standardized among plant species in video recordings; therefore, for the V network, we employed the total number of visits per visitor species registered on video to weigh interactions. Similarly, for the C network based on visitor contact, we used the total number of times that each floral visitor made contact with both anthers and stigma. To weigh interactions in networks P, F, and S, which describe the effectiveness of pollinators, we considered the frequency and effectiveness of each plant-pollinator interaction as follows: we used the total number of pollen grains deposited and the total number of fruits and seeds produced per plant species in two separate emasculations treatments for each floral visitor species. Sample sizes were equal among plant species ($N = 300$), and only the first visitor was allowed to visit each flower. Therefore, sample sizes for different floral visitors reflect the natural visitation frequency to flowers (see Appendix S2: Table S1).

To compare specialization among networks, we used the following metrics: (1) H_2^0 specialization index, a

network level index based on weighted links, indicating increasing specialization with values from 0 to 1 (Blüthgen et al. 2007); (2) nestedness, a network structure that describes specialization asymmetry (we used NODF [nestedness based on overlap and decreasing fill; Almeida-Neto et al. 2008] and weighted NODF [WNODF]; both indices takes values between 0 [non-nested] and 100 [perfect nestedness]; we calculated both indices because they are the most widely used to calculate nestedness, and to make our results comparable with those of other studies); (3) connectance, the proportion of interactions that occur out of the total number of possible interactions (Jordano 1987); (4) the weighted mean number of interacting partners (generality for pollinators and vulnerability for plants; Bersier et al. 2002); (5) plant species specialization using species degree, Shannon diversity, and d^{\dagger} specialization index (Blüthgen et al. 2007; pollinator specialization was not assessed because the complete plant community was not included); (6) Q modularity for weighted bipartite networks (Dormann and Strauss 2014) to test for the presence of groups of species within the networks that interact more strongly among themselves (we looked at 100 independent runs, and only one modular configuration resulted for each network; by an assessment of the floral visitors associated with each module, we determined whether or not the modules represented pollination syndromes). We additionally calculated interaction evenness, to compare the homogeneity in interaction frequencies, with values of increasing evenness from 0 to 1 (Bersier et al. 2002). To discard whether network metrics are the result of chance, we compared each network metric with a null model (Fischer and Lindenmayer 2002, Ulrich et al. 2009, Ulrich and Gotelli 2013). We assessed the significance of network metrics comparing our results to null model expectations ($N = 1,000$, r2dtable null model, that keeps the matrix sum and row/column sum constant; Dormann et al. 2008, R Core Team 2016). Significant P values ($P \leq 0.05$) from comparisons between empirical network metrics and metric from the null model represent the probability that one calculated metric from the null distribution will be higher than values obtained from an empirical network. P values are calculated by counting the frequency of matrices in the null model that have higher values than the empirical network. Low P values indicate that an empirical network metric deviates significantly from the mean of a metric obtained from the null model. We also calculate a standardized effect size to quantify the direction and degree of deviation of each network metric from the null model. We calculated a standardized effect size, Z -transformed score ($Z = [v - \mathbf{1}]/\mathbf{r}$) to compare the empirical network metrics to the distribution of simulated indices (v is the observed metric-network value, $\mathbf{1}$ is the mean, \mathbf{r} is the standard deviation of the 1,000 network metrics values obtained from the simulated matrices). Positive Z scores indicate that the observed metric value is higher than mean value of the null-model generated networks, while negative

scores indicate that the observed value is lower than the mean value from null-model networks.

To analyze the extent to which interaction networks built from different data depict interactions among plant species and legitimate pollinators, we used a likelihood analysis of pairwise interaction probabilities (Vázquez et al. 2009). We assumed that network S described authentic pollinator contributions to plant fitness, and evaluated the ability of interaction probability matrices calculated from networks V, C, P, and F to predict network S. For each network, we constructed an interaction probability matrix based on the empirical data, in which plant species correspond to rows, animal species to columns, and entries to the probability of occurrence of interactions between a given plant and a given animal, so that all matrix elements summed to one. All interaction probability matrices had the same plant and animal species, and when an animal species was not recorded interacting at a given network, column entries were zeros. As a benchmark, we constructed a null matrix in which all interactions had the same probability of occurrence. We assumed that the pairwise probability of interaction between a plant and a pollinator species followed a multinomial distribution, and calculated the likelihood of each probability matrix given the network S, using the function `dmultinom` in the stats package of R (Vázquez et al. 2009, R Core Team 2016). We compared the performance of the V, C, P, and F network models in describing the plant-pollinator network (S) using the Akaike information criterion (AIC; Akaike 1974, Wagenmakers and Farrell 2004). The number of parameters that contributed to generate the probability matrices were one for the V (floral visitors only) and null networks, two for networks C (floral visitors that made contact) and P (pollinators that deposited pollen), and three for the F and S networks (floral visitors that deposited compatible pollen and successfully mediated fruit and seed production). The model with the lowest DAIC, the difference in AIC between a given model and the AIC of matrix S fitted to itself, indicates the model that best fits the data.

Flowering phenology

To characterize the flowering phenology among *Ipomoea* species, we selected 10 individuals per species separated by at least 10 meters. The flowers produced by each individual were counted twice per month from September 2014 to August 2015. Precipitation data used to relate to flowering patterns, were obtained from the meteorological station of Chamela Biological Station (UNAM). We determined the level of phenological overlap between plant species within each module using the Pianka niche index analysis (Pianka 1973, Kochmer and Handel 1986). To determine statistical significance in phenological overlap we used a null model analysis to compare the mean of the observed Pianka index and 1000 randomly simulated value (Pianka 1973, Kochmer

and Handel 1986, Lobo et al. 2003). Phenological overlap was considered significant when the observed values were larger than the 95% of the simulated values. All calculations were performed using EcoSim v7.71 (Gotelli and Entsminger 2004).

RESULTS

The selected species of *Ipomoea* have floral traits that fall into four different pollination syndromes according to the classifications of Faegri and Van Der Pijl (1979) and Proctor et al. (1996): bird flowers (*Ipomoea coc-cinea*, *Ipomoea hederifolia*, *Ipomoea quamoclit*, and *Ipomoea bracteata*); bee flowers (*Ipomoea chamelana*, *Ipomoea meyeri*, and *Ipomoea trifida*); moth flowers (*Ipomoea alba*), and bat flowers (*Ipomoea ampullacea* and *Ipomoea neei*). Four of the selected *Ipomoea* species are self-incompatible (*Ipomoea bracteata*, *Ipomoea trifida*, *Ipomoea ampullacea*, and *Ipomoea neei*) and the remaining are self-compatible (McDonald et al. 2011) (Table 1 and Appendix S1: Fig. S1).

A total of 1,384 interactions and 41 floral visitor species were registered in 1,200 h of video recordings of the complete anthesis of *Ipomoea* flowers. These floral visitors belong to six families of Hymenoptera, three families of Diptera, four families of diurnal Lepidoptera, four species of hummingbirds, two species of bats, and five species of hawkmoths (Appendix S2: Table S1). Floral visitors interacted with flowers in different ways, including robbers, cheaters, and legitimate pollinators. The most frequent floral visitors during the day were social bees, such as *Apis mellifera*, *Trigona fulviventris*, and halictid bees with different levels of social behavior. Some floral visitors such as *Bombylius* sp. (Bombyliidae) and halictid bees *Lasioglossum* sp. (Halictidae) were determined to the genus level due to the difficulty of conducting taxonomic identification at the species level on video recordings. *Ipomoea* species with nocturnal anthesis were only visited by species of bats and hawkmoths (for more details, such as sample sizes, see Appendix S2: Table S1).

Contribution of flower visitors to plant fitness

For all *Ipomoea* species, pollen deposition under the open-pollination treatment was higher than self-pollen deposition, and deposition by one visit from any floral visitor species (Appendix S2: Table S1). Self-compatible species of *Ipomoea* produced a similar amount of fruits and seeds under the open-pollination and self-pollination treatments. Self-incompatible species produced fruits and seeds only under open pollination. Self-compatible *I. meyeri* and *I. hederifolia* and self-incompatible *I. trifida* showed the greatest change in species composition from the P network to the F network, with several species of floral visitors that deposited pollen on stigmas but did not affect fruit set. For all *Ipomoea* species except *I. neei*, no pollinator species contributed more to

seed production than the open pollination emasculated treatment (Appendix S2: Fig. S1).

Some of the most frequent floral visitors that contacted the reproductive organs of *Ipomoea* species with diurnal anthesis were not legitimate pollinators (Fig. 1 and Appendix S2: Fig. S1). For all but one *Ipomoea* spp. at least two of the five most frequent visitor species were not effective pollinators, and for seven *Ipomoea* spp., one or both of the first two most frequent visitor species were not effective pollinators (Appendix S2: Fig. S1). For example, for *I. quamoclit* and *I. bracteata* (bird flower), the most frequent floral visitors did not contribute to plant fitness (Appendix S2: Fig. S1b). Conversely, for *Ipomoea* species with nocturnal anthesis, the most frequent visitors (bats and hawkmoths) were also the legitimate pollinators (Fig. 1a, b). The most efficient pollinators of all *Ipomoea* species matched the functional group predicted by the pollination syndrome (Fig. 1c, d, e). *I. hederifolia* and *I. neei* also had effective pollinators from functional groups not predicted by the syndrome (Fig. 1d, e).

Generalized linear models showed differences in measures of pollination effectiveness between different floral visitors in most plant species (Appendix S2: Table S2). Specifically, floral visitors of all *Ipomoea* species with bee flowers and bird flowers differed in pollen deposition; however, only the floral visitors of *I. chamelana*, *I. meyeri* (bee flowers), and *I. quamoclit* (bird flowers) differed in their ability to lead to fruit and seed production (Appendix S2: Fig. S2). Visitor effectiveness also differed in *I. hederifolia* (bird flowers) for seed production, and *I. neei* (bat flowers) for fruit production. *I. alba* (moth flowers) was visited by five hawkmoth species, but statistical analyses were not possible due to the very low visitation rates.

Interaction networks

We used several metrics to compare the structure and specialization of the networks. The interaction networks differed in structure (Table 2, and Fig. 1). Network size and number of links were highest for the visitation network and decreased for networks that considered pollinator effectiveness and contribution to plant fitness. Only 59% of all visitor species were legitimate pollinators whose visits resulted in seed production. Furthermore, only 27% of the links in the visitation network resulted in seed production. Network weight represents the sum of all link weights in each network; therefore, it is not directly comparable between networks because it has different units of measurement. However, 47% of the visits in the V network were from legitimate pollinators, as indicated by the comparison with the P, F, and S networks.

Specialization and modularity gradually increased as more information on the contribution of pollinators to plant fitness were included, and the metrics were similar for networks that considered pollinator effectiveness (P,

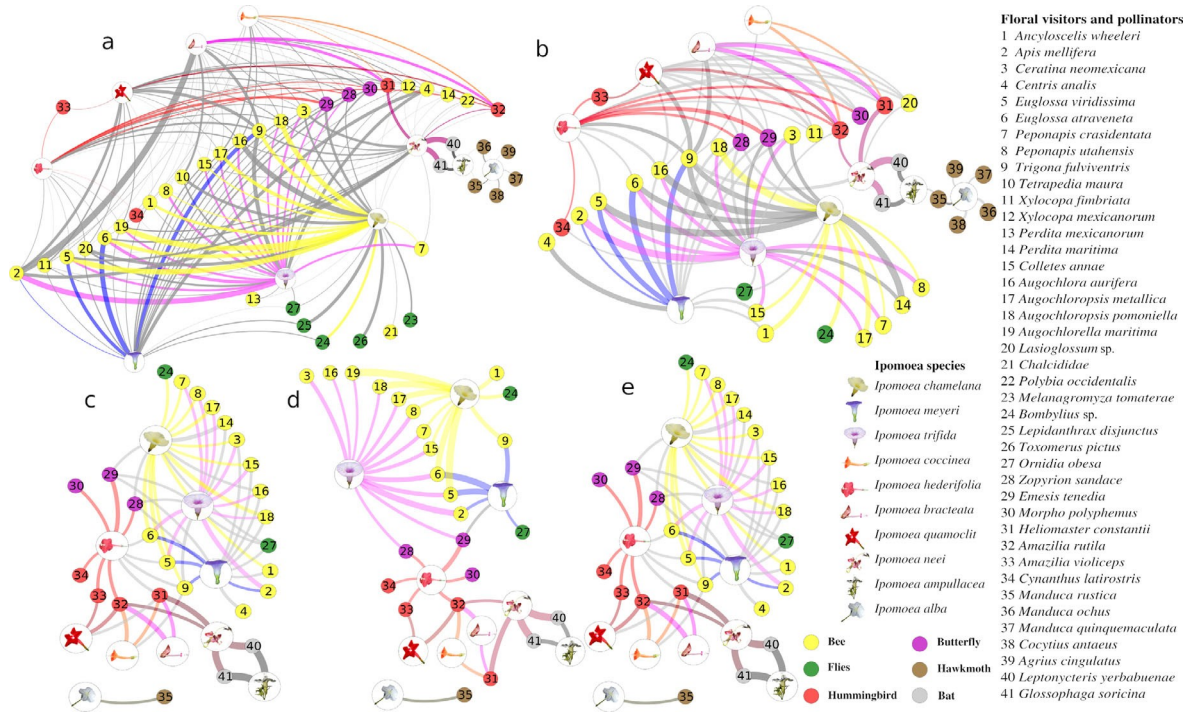


FIG. 1. Plant-pollinator networks of an *Ipomoea* community built from different surrogates of plant fitness. (a) visits (V); (b) contact (C); (c) pollen deposition (P); (d) fruit (F), and (e) seed production (S). Circles represent floral visitors and legitimate pollinator species. Gray lines represent floral visitors. Line colors represent legitimate pollinators of each *Ipomoea* species. The width of connecting lines represents the strength of the interaction.

TABLE 2. Network metrics based on visits, contact, pollen deposition on stigmas, and flower visits that resulted in fruit and seed set.

Metrics	Visits	Contact	Pollen deposition	Fruit production	Seed production
Size	51	42	36	35	34
Network weight	1384	949	824	654	657
Pollinator species	41	32	26	25	24
Links	176	95	69	49	47
H_2^0	0.293**	0.437**	0.585**	0.611**	0.626**
Nestedness (NODF)	53.927*, †	23.134*, †	17.857*, †	10.267*, †	9.168*, †
Weighted nestedness (WNODF)	30.783*, †	13.091*, †	8.124*, †	6.784*, †	6.438*, †
Connectance	0.429**	0.296**	0.265**	0.196**	0.195**
Interaction evenness	0.791**	0.732**	0.638**	0.646**	0.642**
Generality (visitors)	4.544**	3.450**	2.551**	2.186**	2.231**
Vulnerability (plants)	16.149**	10.429**	5.710**	6.576**	6.122**
Modularity (Q)	0.296*	0.411*	0.582**	0.532*	0.532*
Modules	6	5	5	5	5
Links between modules	119	39	10	15	11
Links within modules	57	56	59	34	36
Within module links not matching syndrome	22	30	3	4	3
Pollinator spp. not matching syndrome	13	14	3	4	3

Notes: * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$. P values represent that observed metrics significantly deviate from the metrics of the null model. † Indicates nonsignificant nestedness.

F, and S networks). Specialization (H_2^0) of V and C net- represented 93% and 98% respectively. Likewise, modularity represented 47% and 70% respectively, of specialization for V and C networks represented 56% and 77% respectively of the S network; while P and F networks

had the same level of modularity as the S network. Nestedness, connectance, interaction evenness, generality, and vulnerability decreased in the following order across networks V, C, P, F, and S. Nestedness of the S network is only 17% of NODF and 21% WNODF of the V network, connectance 46% and interaction evenness 81%. Likewise, 49% of the generality (floral visitor specialization) and 38% of the vulnerability (plant specialization) of the V network are represented in the S network. At the plant species specialization level, the differences were consistent; the d^0 specialization index values generally increased in the following order across networks V, C, P, F, and S networks, while the Shannon diversity index decreased for each *Ipomoea* species in the same order (Appendix S3: Fig. S1).

The V network consisted of six modules, while the rest of the networks consisted of five modules (Appendix S3: Fig. S2). The number of links between modules decreased in the following order across networks: V, C, P, F, and S. Plant species within each module corresponded to a single pollination syndrome in all networks, except for the C network in which species with nocturnal pollination syndromes were grouped together. The number of visitor species and links that did not correspond to the pollination syndrome of the module decreased in the following order across networks: V, C, P, F, and S (Table 2). Thus, floral visitors in the V and C networks showed low correspondence with the pollination syndrome of the plant species, with modules including two or three pollinator functional groups. In contrast, nearly all the floral visitors of networks P, F, and S belonged to the functional group predicted by the floral syndrome, with modules including mostly a single pollinator functional group.

We compared values of network metrics against the distribution of values corresponding to null-model-generated networks (Patefield algorithm) to assess the role of neutrality of interactions in explaining network structure. All networks had significantly lower values of connectance, nestedness, interaction evenness, generality, and vulnerability, and higher values of specialization (H_2^0) and modularity than the distribution of values from the null-model-generated networks (Appendix S3: Table S1), suggesting that other deterministic factors contribute to explain network properties. The pattern of increasing specialization across networks with increasing information on pollinator effectiveness (V, C, P, F, and S) is absent in the null-model-generated networks, except for vulnerability and nestedness, which suggests that the observed differences among networks are not due to network size, weight, or species interaction frequency (i.e., parameters constrained by the Patefield algorithm).

When considering only diurnal interactions, all metrics showed the same pattern of differences among networks compared to the networks that included all interactions; values of modularity, specialization (H_2^0), generality, and vulnerability remained similar between networks, even when connectance was lower. However,

generality and vulnerability in diurnal networks were not significantly different from null-model-generated networks (i.e., the number of partners per species can be explained by neutral interactions in diurnal networks). Nestedness for the V and C networks was higher in diurnal networks than in networks that included all interactions, while it remained similar for networks P, F, and S. The diurnal V and P networks were significantly nested while the C, F, and S networks were not nested for the NODF index; none of the diurnal networks were quantitatively nested (WNODF index in Appendix S3: Table S2).

We assessed the extent to which the different networks (V, C, P, and F) depict interactions among plant species and legitimate pollinators (network S) using a likelihood analysis of pairwise interaction probabilities, building models from the V, C, P, and F network data. All models performed better at explaining plant-pollinator interactions that affect plant fitness than the null model in which all interactions have equal probability of occurrence (Fig. 2). The F model was better than the rest of the models by at least one order of magnitude, performing 10 times better than the P model, 14.5 times better than the C model and 26 times better than the V model.

Flowering phenology

The flowering phenologies of the study species showed different patterns in the modules that corresponded to particular pollination syndromes (Fig. 3). Specifically, bee-pollinated species bloomed between October and December, showing significant overlap in flowering time (Appendix S4: Table S1). Bird-pollinated species flowering peaks were staggered throughout the flowering season and only *I. quamoclit* and *I. hederifolia* had significant phenological overlap (Appendix S4: Table S1). All *Ipomoea* species with nocturnal anthesis had a significant overlap in their flowering time.

DISCUSSION

Network analysis has been an important tool to study the structure and dynamics of ecological interactions within natural communities. However, pollination networks based on floral visitors have been criticized for the lack of information on the natural history of the interacting species and because most networks do not consider pollinator effectiveness and its consequences on plant fitness (King et al. 2013, Ballantyne et al. 2015). Our results indicate that pollination networks become smaller, with fewer number of links only when legitimate pollinators are included. These results indicate that a large proportion of floral visitors (41%) do not contribute to plant fitness. Specifically, pollination networks based on plant fitness data were more specialized and modular than visitation networks that included all visitors or only visitors that contacted the reproductive organs of the flower.

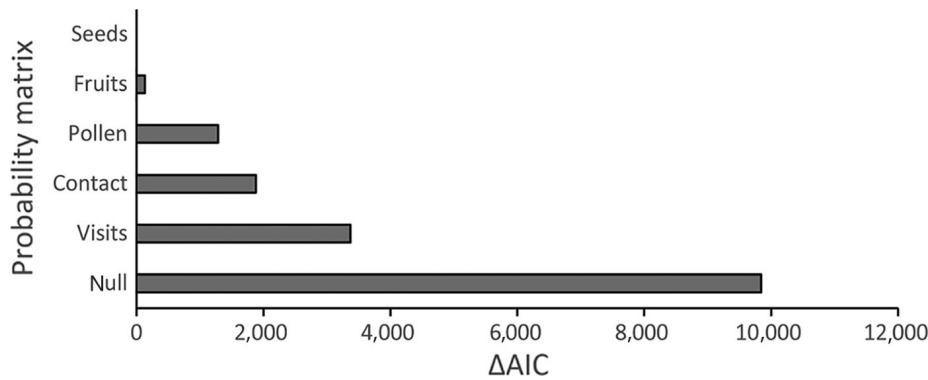


FIG. 2. ΔAIC values of the likelihood analysis of pairwise interaction probabilities. The ability of probability matrices based on empirical data of different surrogates of plant fitness to predict plant-legitimate pollinator interactions that affect seed production was evaluated.

Pollination networks

The great majority of plant-pollinator networks described to date are based on visitation data, and occasionally on species level (Vazquez et al. 2005). We found that both visitors that contact the reproductive organs of flowers. Our frequent and rare interactions in visitation and contact study shows that plant-legitimate-pollinator networks differ in structure and specialization from visitation and contact networks. We found that in the absence of more informative data, pollinator contact with floral reproductive organs provides a better representation of effective plant-pollinator interaction networks, but contact networks still include many interactions that are irrelevant to plant fitness (Fig. 1a, b). Few studies have approached the legitimate-pollination network through proxies of pollinator efficiency such as pollen deposition on stigmas (Ballantyne et al. 2015, 2017). Our results confirm that networks based on pollen deposition are smaller and more specialized than visitation networks, but we also found that networks based on plant fitness data are even smaller and more specialized than pollen deposition networks because some floral visitors that deposit pollen grains on stigmas do not contribute to fruit and seed production. Furthermore, our results showed that the legitimate pollinators of self-incompatible *Ipomoea* species had a lower probability to set fruit on a per-visit basis, and contributed to a lower number of seeds per fruit than legitimate pollinators of self-compatible *Ipomoea* species. A possible explanation for this result is that the probability to set fruit in self-incompatible species is reduced when pollen is transferred between flowers of the same individual (geitonogamy) or when related individuals that share S incompatibility alleles are located within patches used by pollinators. Seeds of *Ipomoea* fruits are dispersed by gravity and plant neighborhoods are likely to be composed of genetically related individuals. Thus, the P network may differ from the F and S networks because the P network does not consider the identity and quality of the pollen deposited on stigmas (i.e., heterospecific, self-outcross, or incompatible crosses).

When considering effective pollinators (vs. all floral visitors), visitation frequency has been reported as an adequate surrogate of pollinator importance at the plant level (Vazquez et al. 2005). We found that both frequent and rare interactions in visitation and contact study shows that plant-legitimate-pollinator networks differ in structure and specialization from visitation and contact networks. Our results suggest that using visitation frequency as a surrogate of pollinator importance may not reflect the actual pollinator contribution to seed set; on the contrary, some frequent visitors may negatively impact plant fitness (Vazquez et al. 2012), while rare visitors may be the most effective at ensuring successful fruit and seed production (Sakamoto et al. 2012).

Nestedness in pollination networks has been interpreted as a structure that confers resilience to a community (Bascompte et al. 2003, Bascompte and Jordano 2007). From the plant species perspective, specialists would rely on generalists, the less vulnerable pollinators (Ashworth et al. 2004). None of the plant-pollination networks were nested, despite the fact that many *Ipomoea* species shared floral visitors. Some studies have suggested that small networks (<50 species), as those analyzed here, regularly show a non-nested pattern (Santamaría and Rodríguez-Gironès 2007, Almeida-Neto et al. 2008, Wang et al. 2012). However, the smaller, diurnal visitation and pollen deposition data were qualitatively nested. This may be explained by the fact that diurnal *Ipomoea* species shared most floral visitors in the V and P networks; the absence of quantitative nestedness is because shared floral visitors in these networks differ in visitation rates and number of pollen grains they deposit on stigmas. Some studies have indicated that the selection of a metric or a null model may give different results on the statistical significance of nestedness (Cook and Quinn 1998, Gotelli 2001, Fischer and Lindenmayer 2002, Kaiser 2015) and that most pollination networks are not quantitatively nested (Feng and Takemoto 2014). Other studies have suggested that subsets of an entire plant community may have a

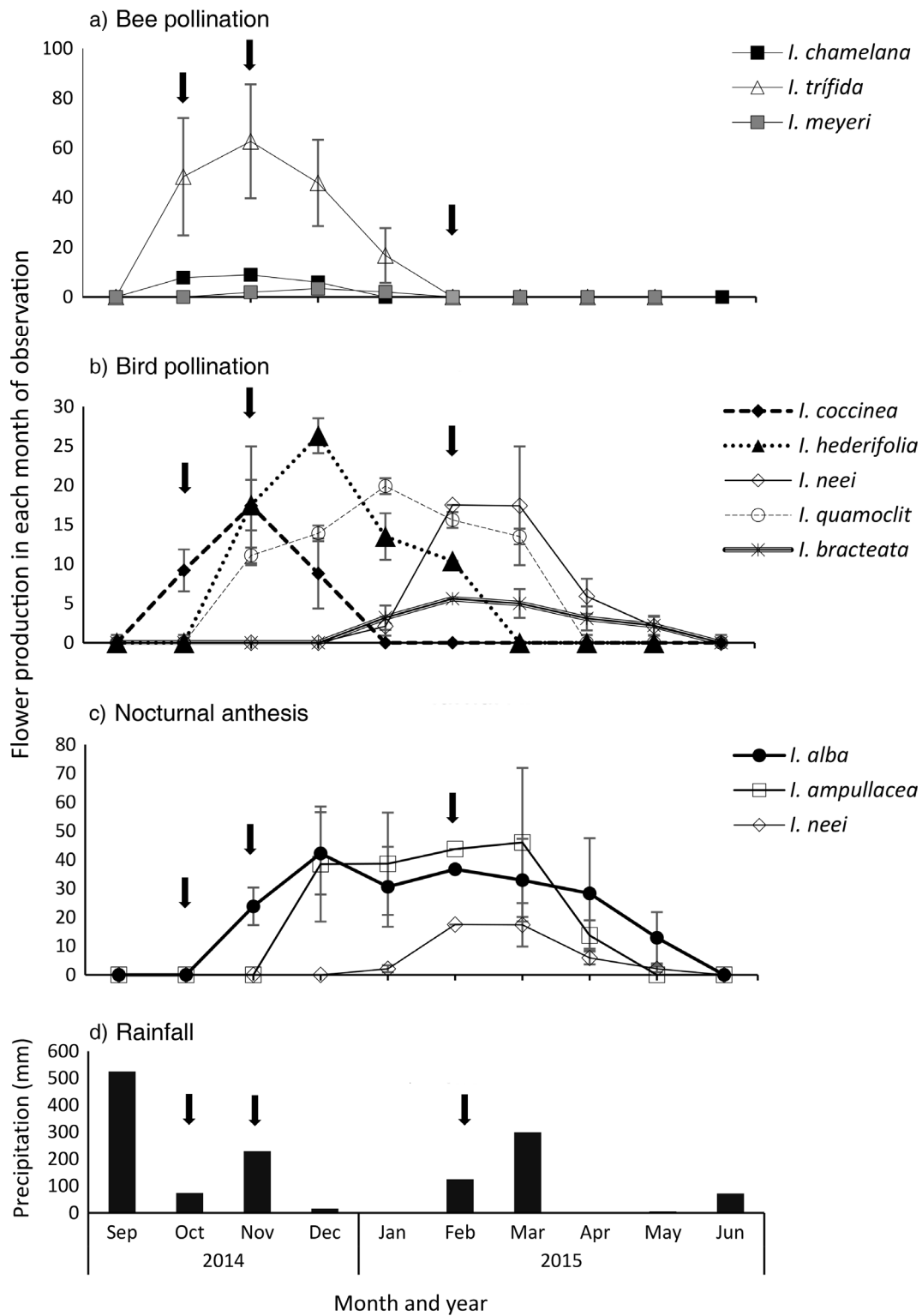


FIG. 3. Phenological patterns of flowering time for species of *Ipomoea* with different pollination syndromes and precipitation: (a) bee flowers; (b) bird flowers, including *Ipomoea neei* with a mixed floral bell/tubular morphology; (c) bat flowers (*Ipomoea ampullacea* and *Ipomoea neei*) and moth flowers (*Ipomoea alba*); (d) total precipitation in the Chamela-Cuixmala Region. Arrows indicate the dates of pollinator observations. Values are mean \pm standard error.

different network structure, since each subset may be occasionally transfer pollen. Furthermore, the effectiveness of any given pollinator species may vary with the different ecological processes (Olesen et al. 2006, Bezerra et al. 2009). On the other hand, it may be that floral phenotype of each *Ipomoea* species. The general interactions for legitimate pollination and mutualistic nature of the plant-visitor network, along with the interactions for pollination and robbery of floral resources context-dependent variation in pollinator effectiveness, show different network structures. Further studies of plant suggests that interactions between plants and floral fitness networks that include larger subsets of the plant visitors currently considered antagonistic might turn into community are necessary to assess the occurrence of mutualistic relationships if the most important effective nestedness in legitimate pollination networks. pollinators became rare (Thomson 2003).

The modularity analyses and pollinator exclusion treatments in this study indicate that plant and animal species within modules in plant-legitimate-pollinator networks match the interacting species predicted by pollination syndromes,

Pollinator assemblages and phenology

In species-rich pollinator communities, complementarity although they also demonstrate the existence of a small number of effective secondary pollinators that do not correspond with the floral syndrome, as has been shown in pollination threshold (Kremen et al. 2002, Bushmann and other studies (Thomson 2003, Marten-Rodriguez et al. 2009, Sakamoto et al. 2012) (Appendix S3: Fig. S2). *Ipomoea trifida* had the highest richness of pollinator species. *I. chamelana* was pollinated by 10 species of bees and 1 fly secondary pollinators and pollination syndromes, where species, and *I. trifida* was pollinated by 11 species of bees secondary pollinators were birds for bat flowers, and 2 species of butterflies. In both *Ipomoea* species, butterflies and flies for bee flowers, and butterflies for bird pollinators vary in visitation frequency and pollination effectiveness. Our results indicate that in both *Ipomoea* secondary pollinators and pollination syndromes, species, few bee pollinator species may contribute to full where secondary pollinators were birds for bat flowers, but-terfly and flies for bee flowers, and butterflies for bird emasculated treatment (Appendix S2: Fig. S1), but flowers. These associations match some of the most several other bee species are also capable of enhancing common evolutionary transitions of pollinators pollination success to attain full seed set, which might be described in the literature (van der Niet and Johnson 2012, particularly important if the most effective pollinators Rosas-Guerrero et al. 2014). Secondary pollinators are were rare, or absent-

responsible for maintaining connectivity between pollination syndromes, where hummingbirds connect plant pollinator species, rather than changes in species richness, species with hummingbird and bat flowers, and butterflies may also drive temporal variation in pollination visitation. connect plant species with hummingbird and bee flowers. For example, the most frequent pollinator of *I. hederifolia* was *Emesis tenedia* (butterfly) and the principal pollinators if the latter declined or disappeared production of seeds by this butterfly is comparable to the (Ashworth et al. 2015).

From a zoocentric perspective, the visitation, contact, and pollen deposition networks showed that the community of pollinators are bat and hummingbird species, which vary *Ipomoea* species in the region of Chamele provides in timing and frequency of visitation but not in pollination important food resources to a diverse community of flower effectiveness. Bats visit flowers at night right after anthesis visitors, which partition these floral resources possibly and hummingbirds visit flowers the following morning. based on floral attractants and rewards. For instance, Both visitation frequency and contribution to seed production are higher for bats than for hummingbirds; butterflies obtain nectar from flowers that are effectively production are higher for bats than for hummingbirds; pollinated by bees; bees mainly obtain pollen and nectar however, if flowers are not visited by bats at night, then from flowers they pollinate; hummingbirds obtain nectar hummingbirds are capable of complementing plant from flowers pollinated by themselves, but they also feed reproductive success when they visit flowers in the early from flowers pollinated by bats and bees; bats obtain nectar morning. Therefore, temporal variation in primary or and possibly pollen exclusively from bat-pollinated flowers; frequent pollinators will affect plant reproductive success. and moths obtain nectar from mainly moth- and bat-Few studies have considered temporal changes in pollinated flowers (Fig. 1 and Appendix S2: Table S1). pollination services, mainly on cultivated plants such as From a plant's perspective, the comparison between the V, *Citrullus lanatus* and *Vaccinium angustifolium* C, and P networks with respect to the F and S networks (Kremen et al. 2002, Bushmann and Drummond 2015) and shows that most flower visitors are robbers or thieves of *Cucurbita moschata* (Delgado-Carrillo et al. 2018).

floral rewards, although they may

Our study included sympatric species of *Ipomoea* that fall into five modules and four pollination syndromes (Appendix S3: Fig. S2). Species of *Ipomoea* with the

same pollination syndrome shared similar flowering phenologies, with flowering times occurring at two distinct flowering peaks, one at the end of the wet season and the other one in the middle of the dry season (Fig. 3). Overlap in flowering times of sympatric species that share pollination syndromes may lead to interspecific competition for pollinators or reproductive interference with potentially negative consequences on pollen transfer, stigma clogging due to heterospecific crosses, and a reduction in the reproductive success of species with low floral displays or species that occur at low densities (Thomson et al. 1982, Mitchell et al. 2009). In the case of bee-pollinated species, there was almost complete overlap in flowering phenologies. Competition for pollinators might be avoided through strategies such as maintaining pollinator constancy to flowers of particular species signaled by flower color. For instance, *I. chamelana* has yellow corollas pollinated by *Augochlorella pomoniella* and *Augochloropsis metallica* halictid bees, while *I. trifida* has light pink corollas with purple inner floral tubes and *I. meyeri* has blue corollas and both species are pollinated by *Euglossa* bees. Furthermore, UV patterns in flowers are known to affect attraction and efficiency of pollinator foraging in flowers; these different colors might promote differential use of plant species by bees (Amaya-Márquez 2009). On the other hand, it is possible that floral visitors have different foraging times throughout the day, avoiding competition between *Ipomoea* species and favoring outcrossing (Amaya-Márquez 2009). Whether or not pollinator sharing is facilitated by the fidelity of individual bees to a particular *Ipomoea* species in coflowering assemblages remains to be tested. Another possibility is that facilitation, rather than competition, may act in this *Ipomoea* community since the summed display of all melitophilous species might increase visitation and effective pollination; this idea should also be tested.

In the case of hummingbird-pollinated species, flowering peaks were staggered throughout the flowering season. Nonetheless, the flowering phenologies of *I. hederifolia* and *I. quamoclit* completely overlapped. Differences in corolla tube length and width between *I. hederifolia* and *I. quamoclit* cause differential visitation by hummingbird species of different sizes, e.g., the most frequent visitor to *I. hederifolia* flower is *Amazilia violiceps*, which has a longer bill than *Amazilia rutila*, the primary pollinator of *I. quamoclit*. Furthermore, pollen is deposited on different parts of the same hummingbird's bill or head when visiting the different *Ipomoea* species (Sentíes 2014). Thus, even when sharing a common pollinator species, effective pollen deposition and seed set are ensured by subtle morphological differences in flower size and positioning of the reproductive organs. Another interesting case is exemplified by *I. neei*, which is pollinated by hummingbirds and bats. *I. neei* overlaps in flowering time with bird-pollinated *I. bracteata* and with bat-pollinated *I. ampullacea*; however, the species are temporally separated by floral anthesis, which occurs at

different times of the day (Table 1). Similar to *Ipomoea* species with hummingbird flowers, differences in the length of reproductive organs might reduce interference between bat-pollinated *I. neei* and *I. ampullacea*. On the other hand, *I. alba* has a long and narrow floral tube that restricts access to most floral visitors, except for hawkmoths with long proboscides. Our observations showed that all species of hawkmoths contacted the reproductive organs of *I. alba* flowers; however, due to the low visitation rate, it was only possible to quantify pollination effectiveness for *Manduca rustica*. Therefore, both large differences in floral phenotypes (e.g., pollination syndromes) and subtle variations in plant reproductive traits involving flowering phenology, floral color morphology and timing of anthesis are likely responsible for reducing competition for pollinators and interspecific pollen transfer, allowing pollinator sharing and the establishment of complex networks.

Overall, pollination networks based on plant fitness measures provide strong support for pollination syndromes and for the Most Effective Pollinator Principle proposed by Stebbins (Stebbins 1970). This study also shows that the plant-flower-visitor networks studied so far provide limited information on the natural history of plant-pollinator interactions and the dynamic effects of flower anthesis, flowering phenology, and floral traits on the interactions between plants and legitimate pollinators at the community level. Our results call for further assessments of pollination networks in light of plant fitness data, considering other plant taxonomic groups and more diverse plant communities.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Anna Traveset and an anonymous reviewer for insightful comments that significantly improved this manuscript. We thank Francisco Parraguirre, Estrella Páramo, Francisco Balvino, Oliverio Delgado, Ivett García, Jacob Cristóbal Pérez, María de Jesús Aguilar, José Miguel Contreras, Erika Pérez Trujillo, Eliot Camacho, Guillermo Huerta, Erandi Ramírez, Miguel Guzmán, Erika Kuen, Ulises Olivares Pinto, and Gumersindo Sánchez-Montoya for assistance with field work and databases. We also acknowledge Chamela Biological Station (UNAM) for collecting facilities. This study was performed in partial fulfillment of the requirements of the Ph. D. degree of M. H. de Santiago-Hernández at the Graduate Program in Biological Sciences, UNAM. This work was supported by grants from DGAPA-UNAM (PAPIIT IV200418 and IA207318), CONACyT (CB 241696 to M. Lopezariza-Mikel, Proyecto Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica 2015-250996, 2016-271449, 2017-280505, 2018-293701, and 2019-299033 to M. Quesdad and S. Martín-Rodríguez, and graduate fellowship 326281 to M. H. de Santiago-Hernández), SAGARPA-CONACyT 291333 and Programa Iberoamericana de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo RED CYTED- SEPODI (417RT0527).

LITERATURE CITED

Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19:716–723.

Alarcón, R., N. M. Waser, and J. Ollerton. 2008. Year-to-year Blüthgen, N., F. Menzel, T. Hovestadt, B. Fiala, and N. variation in the topology of a plant-pollinator interaction net- Blüthgen. 2007. Specialization, constraints, and conflicting work. *Oikos* 117:1796–1807. interests in mutualistic networks. *Current Biology* 17: 341–346.

Almeida-Neto, M., P. R. Guimarães, J. Guimarães, R. D. Loy-ola, Bushmann, S. L., and F. A. Drummond. 2015. Abundance and and W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in diversity of wild bees (Hymenoptera: Apoidea) found in low-bush ecological systems: reconciling concept and mea- surement. *Oikos* blueberry growing regions of Downeast Maine. *Environ- mental* 117:1227–1239. *Entomology* 44:975–989.

Amaya-Márquez, M. 2009. Floral constancy in bees: a revision Carstensen, D. W., M. Sabatino, and L. P. C. Morellato. 2016. of theories and a comparison with other pollinators. *Revista Colombiana de Entomolog’ia* 35:206–216. Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant–pollinator networks across space. *Ecology* 97:1298–

Arizmendi, M. d. C. 1990. Avifauna de la región de Chamela, 1306. Arizcano, J. 2011. Kinovea. <https://joancharmant.com/blog/kinovea-0.8.26/>

Arnbruster, W. S., C. B. Fenster, and M. R. Dudash. 2000. Pol- Chemás-Jaramillo, A., and S. Bullock. 2002. Sistema reproduc- lination “principles” revisited: specialization, pollination syn- tivo de doce especies de Ipomoea (Convolvulaceae). Pages 137– dromes, and the evolution of flowers. *Scandinavian Association for* 142 *in* F. A. Noguera, A. N. Vega Rivera, and M. Que- sada *Pollination Ecology* 39:179–200. Avendaño, editors. *Historia natural de Chamela*. Univer- sidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Asher, J. S., and J. Pickering. 2013. Discover life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Antho- phila). Cook, R. R., and J. F. Quinn. 1998. An evaluation of random- http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species ization models for nested species subsets analysis. *Oecologia* 113:584–592.

Ashworth, L., R. Aguilar, L. Galetto, and M. Adrián Aizen. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant spe- cies D’Abrera, B. 1986. *Sphingidae mundi: hawk moths of the world*. show similar reproductive susceptibility to habitat frag- mentation? *E. W. Classey Ltd, Faringdon, Oxon UK*.

Journal of Ecology 92:717–719. Danieli-Silva, A., J. M. T. de Souza, A. J. Donatti, R. P. Cam- pos, Ashworth, L., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, M. Lopezar- J. Vicente-Silva, L. Freitas, and I. G. Varassin. 2012. Do aiza-Mikel, G. G. Avila-Sakar, V. Rosas-Guerrero, and M. Quesada. pollination syndromes cause modularity and predict interac- tions 2015. Pollination syndromes: a global pattern of convergent in a pollination network in tropical high-altitude grass- lands? evolution driven by the most effective pollinator. Pages 203–224 *in* *Oikos* 121:35–43.

P. Pontarotti, editor. *Evolutionary biology: biodiversification from Delgado-Carrillo, O., S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, R. genotype to phenotype*. Springer International Publishing, Cham, Aguilar, M. Lopezaraiza-Mikel, and M. Quesada. 2018. Tem- poral Switzerland. variation in pollination services to *Cucurbita moschata* is Ballantyne, G., K. C. R. Baldock, and P. G. Willmer. 2015. determined by bee gender and diversity. *Ecosphere* 9:e02506.

Constructing more informative plant-pollinator networks: Devoto, M., S. Bailey, and J. Memmott. 2011. The ‘night shift’: visitation and pollen deposition networks in a heathland plant nocturnal pollen-transport networks in a boreal pine forest. community. *Proceedings of the Royal Society B* 282:20151130. *Ecological Entomology* 36:25–35.

Ballantyne, G., K. C. R. Baldock, L. Rendell, and P. G. Will- mer. Dicks, L. V., S. A. Corbet, and R. F. Pywell. 2002. Compart- 2017. Pollinator importance networks illustrate the cru- cial value mentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of* of bees in a highly speciose plant community. *Scientific Reports* Animal Ecology 71:32–43. 7:1–13. Dormann, C. F., and R. Strauss. 2014. A method for detecting Banza, P., A. D. F. Belo, and D. M. Evans. 2015. The structure and modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecol- ogy* robustness of nocturnal Lepidopteran pollen-transfer networks in a and *Evolution* 5:90–98.

Biodiversity Hotspot. *Insect Conservation and Diversity* 8:538– Dormann, C. F., B. Gruber, and J. Fründ. 2008. Introducing the 546. bipartite package: analysing ecological networks. *R News* 8:8–

Barrios, B., S. R. Pena, A. Salas, and S. Koptur. 2016. Butter- flies 11. visit more frequently, but bees are better pollinators: the Dormann, C. F., et al. 2009. Indices, graphs and null models: importance of mouth part dimensions in effective pollen removal analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecology Jour- nal* and deposition. *AoB Plants* 8:plw001. 2:7–24.

Bascompte, J., and P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic Edwards, E. P. 1998. *A field guide to the birds of Mexico and networks: the architecture of biodiversity*. Annual Review of adjacent areas: Belize, Guatemala, and El Salvador. Univer- sity Ecology, Evolution, and Systematics 38:567–593. of Texas Press, Austin, Texas, USA.

Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melian, J. M. Olesen, C. J. Melián, Faegri, K., and L. Van Der Pijl. 1979. Principles of pollination and J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal ecology. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Oxford, UK*.

Sciences USA 100:9383–9387. Feng, W., and K. Takemoto. 2014. Heterogeneity in ecological Benevides, C. R., D. M. Evans, and M. C. Gaglianone. 2013. mutualistic networks dominantly determines community sta- Comparing the structure and robustness of Passifloraceae— Floral bility. *Scientific Reports* 4:1–11.

visitor and true pollinator networks in a lowland Atlantic forest. Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, and Sociobiology 60:295–305. J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral spe- cialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Sys- tematics* 35:375–403.

Bersier, L.-F., C. Banasek-Richter, and M.-F. Cattin. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83:2394– 2407. Fenster, C. B., S. Martén-Rodríguez, and D. W. Schemske. 2009. Bezerra, E. L. S., I. C. Machado, and M. A. R. Mello. 2009. Pollination syndromes and the evolution of floral diversity in Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the *Ioichroma* (Solanaceae). *Evolution* 63:2758–2762.

smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology* 78:1096– 1101. Fischer, J., and D. B. Lindenmayer. 2002. Treating the nested- ness temperature calculator as a black box can lead to false conclusions. *Oikos* 99:193–199.

- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pages 146–194 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Giannini, T. C., L. A. Garibaldi, A. L. Acosta, J. S. Silva, K. P. Maia, A. M. Saraiva, P. R. Guimarães, and A. M. P. Kleinert. 2015. Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PLoS ONE* 10:1–13.
- Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* 10:337–343.
- Gotelli, N. J., and G. L. Entsminger. 2004. *EcoSim: Null models software for ecology*. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear, Jericho, Vermont, USA.
- Jędrzejewska-Szmek, K., and M. Zych. 2013. Flower-visitor and pollen transport networks in a large city: structure and properties. *Arthropod-Plant Interactions* 7:503–516.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657–677.
- Kaiser, L. 2015. *Nestedness and null models in ecology*. Albert Ludwigs University, Freiburg, Germany.
- Kaiser-Bunbury, C. N., S. Muff, J. Memmott, C. B. Müller, and A. Caffisch. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13:442–452.
- King, C. 2012. Putting pollination quality into analyses of floral ecology: testing syndromes through pollinator performance. University of St Andrews, St Andrews, Scotland, UK.
- King, C., G. Ballantyne, and P. G. Willmer. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution* 4:811–818.
- Kochmer, J. P., and S. N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56:303–325.
- Kremen, C., N. M. Williams, and R. W. Thorp. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:16812–16816.
- Lobo, J. A., et al. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90:1054–1063.
- Lopezaraiza-Mikel, M. E., R. B. Hayes, M. R. Whalley, and J. Memmott. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10:539–550.
- Lott, E. J., and T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. Pages 83–97 in F. A. Noguera, R. J. H. Vega, A. N. García Aldrete, and M. Quesada, editors. *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología UNAM, Ciudad de México, Mexico.
- Macgregor, C. J., C. Hahn, D. H. Lunt, D. M. Evans, M. J. O. Pocock, J. J. N. Kitson, and R. Fox. 2019. Construction, validation, and application of nocturnal pollen transport networks in an agro-ecosystem: a comparison using light microscopy and DNA metabarcoding. *Ecological Entomology* 44:17–29.
- Martén-Rodríguez, S., A. Almarales-Castro, and C. B. Fenster. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology* 97:348–359.
- Maruyama, P. K., J. Vizenin-Bugoni, G. M. Oliveira, P. E. Oliveira, and B. Dalsgaard. 2014. Morphological and spatiotemporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* 46:740–747.
- McDonald, J. A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *Anales del Instituto de Biología* 62:65–82.
- McDonald, J. A., D. R. Hansen, J. R. McDill, and B. B. Simpson. 2011. A phylogenetic assessment of breeding systems and floral morphology of North American Ipomoea (Convolvulaceae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 5:159–177.
- Medellín, R., H. T. Arita, and O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. *Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.*, Mexico City, Mexico.
- Michener, C. D. 2007. *The bees of the world*. Second edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Mitchell, R. J., R. E. Irwin, R. J. Flanagan, and J. D. Karron. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103:1355–1363.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, and P. Jordano. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240:270–276.
- Patchett, R., G. Ballantyne, and P. G. Willmer. 2017. Estimating pollinator effectiveness on the self-incompatible plant Brassica rapa by single visit deposition and pollen germination: a comparison of methods. *Journal of Pollination Ecology* 21:78–85.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53–74.
- Proctor, M., P. Yeo, and A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins Publisher, London, UK.
- R Core Team. 2016. R version 3.2.4 Revised (2016-03-16 r70336). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robertson, C. 1895. The philosophy of flower seasons, and the phenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. *American Naturalist* 29:98–117.
- Rosas-Guerrero, V., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, M. Lopezaraiza-Mikel, J. M. Bastida, and M. Quesada. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: Do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17:388–400.
- Sakamoto, R. L., M. Ito, and N. Kawakubo. 2012. Contribution of pollinators to seed production as revealed by differential pollinator exclusion in *Clerodendrum trichotomum* (Lamiaceae). *PLoS ONE* 7:3–9.
- Santamaría, L., and M. A. Rodríguez-Gironés. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biology* 5:e31.
- Sarmiento Cordero, M. A., E. Ramírez García, A. Ramos Contreras, M. A. Sarmiento-Cordero, E. Ramírez García, and A. Ramos Contreras. 2010. Diversidad de la familia Syrphidae (Diptera) en la Estación Biológica “Chamela”, Jalisco, México. *Dugesiana* 17:197–207.
- SAS Institute Inc. 2014. *SAS software*. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Senties, E. M. 2014. Evolución de los caracteres florales y los síndromes de polinización en dos especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). Master of Science Thesis Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:307–326.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia Species. *Ecology* 56:285–301.
- Thomson, J. 2003. When is it mutualism? *American Naturalist* 162:S1–S9.
- Thomson, J. D., B. J. Andrews, and R. C. Plowright. 1982. The effect of a foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). *New Phytologist* 90:777–783.

- Trejo, I., and R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Bio- logical Conservation* 94:133–142.
- Tur, C., R. Castro-Urgal, and A. Traveset. 2013. Linking plant specialization to dependence in interactions for seed set in pollination networks. *PLoS ONE* 8:1–8.
- Tur, C., B. Vigalondo, K. Trøjelsgaard, J. M. Olesen, and A. Traveset. 2014. Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals. *Journal of Animal Ecology* 83:306–317.
- Ulrich, W., and N. J. Gotelli. 2013. Pattern detection in null model analysis. *Oikos* 122:2–18.
- Ulrich, W., M. Almeida-Neto, and N. J. Gotelli. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118:3–17.
- Valverde, J., J. M. Gómez, and F. Perfectti. 2016. The temporal dimension in individual-based plant pollination networks. *Oikos* 125:468–479.
- van der Niet, T., and S. D. Johnson. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution* 27:353–361.
- Vázquez, D. P., W. F. Morris, and P. Jordano. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutual- ists on plants. *Ecology Letters* 8:1088–1094.
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff, and L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutu- alistic networks. *Ecology* 90:2039–2046.
- Vázquez, D. P., S. B. Lomáscolo, M. B. Maldonado, N. P. Cha- coff, J. Dorado, E. L. Stevani, and N. L. Vitale. 2012. The strength of plant–pollinator interactions. *Ecology* 93:719–725.
- Wagenmakers, E.-J., and S. Farrell. 2004. AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin and Review* 11:192–196.
- Wang, Y., X. Wang, and P. Ding. 2012. Nestedness of snake assemblages on islands of an inundated lake. *Current Zool- ogy* 58:828–836.
- Willmer, P. G., H. Cunnold, and G. Ballantyne. 2017. Insights from measuring pollen deposition: quantifying the pre-emi- nence of bees as flower visitors and effective pollinators. *Arthropod-Plant Interactions* 11:411–425.

CAPITULO II

VARIACION INTRAESPECIFICA E INTERPOBLACIONAL DE RASGOS FLORALES Y POLINIZADORES

Resumen

La variación geográfica en la distribución geográfica de las especies de plantas favorece una gran diversidad de condiciones ambientales o de polinización que pueden afectar a los fenotipos florales. El propósito de esta revisión fue buscar y sintetizar información de la literatura científica que analiza la variación de los rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de plantas. Consideramos todos aquellos estudios que han analizado el efecto de las condiciones ambientales y de polinización en rasgos reproductivos (anteras y estigma, número de óvulos/polen, hercogamia); rasgos funcionales de atracción a polinizadores (Morfología floral, tasa de secreción y composición del néctar, color/olor floral); rasgos estructurales y ecológicos (fenología, dicogamia, longevidad floral y altura de inflorescencias). Incluimos estudios realizados bajo condiciones naturales y condiciones controladas. Consideramos el sistema de apareamiento autocompatible y autoincompatible e incluimos estudios que han evaluado la variación fenotípica de las especies de polinizadores como el tamaño, preferencias y comportamiento al alimentarse. Además, analizamos si las zonas tropicales o extra tropicales han recibido mayor atención en el estudio de la variación de rasgos florales y consideramos si los estudios revisados ponen a prueba si la variación fenotípica floral observada en condiciones naturales es producto de selección natural o plasticidad fenotípica. Nuestros resultados indican que existen pocos estudios que han analizado la variación de rasgos florales en una escala

geográfica como un factor importante en la evolución de las angiospermas. En estos pocos estudios se presenta evidencia que apoya que las condiciones ambientales y de polinización promueven cambios importantes en el fenotipo floral. Siendo las condiciones geográficas como la altitud y la temperatura los principales factores abióticos que tienen efectos sobre los fenotipos florales. Nuestros resultados también sugieren que existe un sesgo al estudio de rasgos florales de atracción de polinizadores y que la mayoría de los estudios se realizan fuera de la zona tropical. Por lo tanto, es necesario poner más atención al estudio de la variación fenotípica floral en un contexto geográfico que nos permita tener un mayor conocimiento sobre como las condiciones ambientales y de polinización contribuyen a la dinámica evolutiva que ha llevado a la diversificación de las plantas con flores.

Introducción

Las flores son unidades funcionales complejas compuestas por diferentes verticilos como el estilo, pétalos y estambres que funcionan en conjunto para maximizar la reproducción sexual de las especies de plantas (Armbruster 2017). Esta complejidad incluye relaciones genéticas/desarrollo o funcionales entre verticilos florales que son exacerbadas por selección mediada por polinizadores (Stebbins 1970, Armbruster 1991, Sapir and Scott Armbruster 2010). Esta hipótesis explica la evolución de fenotipos florales convergentes entre diferentes familias de angiospermas polinizadas por el mismo tipo de polinizador conocidos como “síndromes de polinización” (Faegri and Van Der Pijl 1979). Además de la selección mediada por polinizadores, también se ha sugerido que pequeñas diferencias en el tamaño floral, disposición de las estructuras reproductivas o el color floral pueden ser resultado de plasticidad fenotípica, condiciones ambientales o mutaciones que tienen un impacto en la selección que realizan los polinizadores disponibles (Levin 1970, Ruane and Donohue 2007, Hopkins and Rausher 2012). Esto puede promover cambios en la efectividad de los polinizadores para polinizar y promover cambios en el tipo de polinizador efectivo. Por lo tanto, la distribución geográfica de las especies ofrece un mosaico de condiciones ambientales y de polinización que pueden llevar a aislamiento reproductivo entre poblaciones (Beardsley et al. 2003).

La variación de las condiciones geográficas en la distribución natural de las especies son consideradas un elemento importante para que las especies de plantas evolucionen (Sánchez-Lafuente et al. 2005). Las plantas son organismos sésiles que están sujetas a las condiciones ambientales a lo largo de su distribución geográfica. Esta condición favorece que las especies de plantas se encuentren en una variedad de condiciones ambientales que

varían en humedad, luminosidad y temperatura en función de la altitud y la latitud (Grant 1949). Las diferencias en condiciones ambientales pueden afectar el fenotipo floral, el tamaño de las flores, el número de flores producidas, disposición de estructuras reproductivas, altura de las inflorescencias y la composición del néctar o aromas (Totland and Matthews 1998, Herrera et al. 2006, Arista et al. 2013, Peterson et al. 2015, Ferreiro et al. 2015). Por otro lado, las diferentes condiciones ambientales pueden tener algún efecto sobre rasgos ecológicos, por ejemplo, cambios en la fenología floral, incremento o disminución de la longevidad floral, cambios en la tasa de secreción de néctar/concentración, o cambios en el color/olor floral, que repercuten en la capacidad de las plantas para atraer a las especies de polinizadores (Herrera *et al.* 2006). Dependiendo de las condiciones ambientales, las especies de plantas pueden variar lo suficiente para afectar su potencial reproductivo (Sánchez-Lafuente et al. 2005). Por otro lado, la variación de las condiciones ambientales pueden tener un efecto sobre la comunidad de polinizadores disponibles, cambios en el tamaño, preferencias y/o comportamiento que modifican su efectividad para polinizar ciertos fenotipos florales (Herrera 1983, Galen 1999, Harder and Aizen 2010).

La variación de los rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de plantas dio pie a la “Teoría del mosaico geográfico de coevolución” propuesta por Thompson (1994), en la que sintetiza que las diferentes condiciones ambientales en la distribución natural de las especies son propicias para establecer un mosaico de condiciones adaptativas que permiten la evolución de las especies. Bajo este argumento, Thompson establece que la evolución de las especies interactuantes puede ser interdependiente o mutua. Por lo que, las especies de plantas y sus polinizadores pueden estar sujetas a

múltiples efectos selectivos que pueden favorecer la evolución conjunta o independiente de las especies interactuantes.

Esta revisión tiene como objetivo analizar y sintetizar la información acumulada en la literatura científica que presenta evidencia del efecto de la variación geográfica sobre caracteres fenotípicos florales en plantas y en polinizadores. Específicamente buscamos todos aquellos estudios que proveen información sobre el efecto que tiene la diversidad de condiciones ambientales o de polinización sobre caracteres reproductivos, de atracción de polinizadores o rasgos ecológicos como la fenología floral, dicogamia, longevidad floral y altura de inflorescencias. También consideramos aquellos estudios que analizan el efecto de los fenotipos florales sobre el fenotipo de los polinizadores. Además, consideramos estudios que ponen a prueba si las diferencias fenotípicas florales entre poblaciones de una especie de planta afectan la efectividad de los polinizadores cuando estos son compartidos entre poblaciones. Finalmente, analizamos si en los trópicos o zonas extra tropicales representan el mayor esfuerzo de estudio del efecto de las condiciones geográficas sobre el fenotipo floral y si los estudios analizados ponen a prueba si la variación observada en condiciones naturales es producto de selección natural o de plasticidad fenotípica.

Métodos

Para determinar qué tan representativo es el estudio de la variación geográfica sobre los rasgos florales, realizamos una búsqueda en la base de datos ISI Web of Knowledge. Utilizamos los términos de búsqueda “*Geographical AND Floral AND Variation OR Intraspecific variation AND Pollination*”. Se especifico que los términos de búsqueda fueran explícitos en el título o el tema de la publicación. Los estudios fueron revisados y se

clasificaron en: 1) Rasgos reproductivos (anteras y estigma, número de óvulos/polen, hercogamia); 2) Rasgos funcionales de atracción a polinizadores (Morfología floral, tasa de secreción y composición del néctar, color/olor floral); 3) Rasgos ecológicos y estructurales (fenología, dicogamia, longevidad floral y altura de inflorescencias) (Herrera 2006).

Clasificamos los estudios en dos categorías de acuerdo con las condiciones metodológicas:

1) Estudios realizados bajo condiciones naturales; 2) Estudios realizados bajo condiciones controladas. Consideramos estudios que evaluaron el efecto de variación geográfica en rasgos florales en especies de plantas con sistemas de apareamiento autocompatible y autoincompatible. También incluimos estudios que evalúan la variación fenotípica de las especies de polinizadores como el tamaño, preferencias y comportamiento al alimentarse.

Resultados

Nuestra búsqueda en la literatura dio como resultado un total de 280 artículos en revistas indizadas que fueron examinadas individualmente. Del total de estudios revisados 117 compararon el efecto de la variación geográfica sobre el fenotipo floral o diversidad de la comunidad de polinizadores. De estos estudios, 100 compararon si los rasgos florales varían entre distintas poblaciones y solo 17 estudios compararon el efecto de la variación de rasgos florales sobre las preferencias de los polinizadores en una población. En los 163 estudios que no consideramos para esta revisión, se incluyen estudios que analizaron la genética de poblaciones de especies de plantas donde no se consideraron si los genotipos analizados expresan distintos fenotipos florales entre poblaciones. También se incluyen estudios que consideran descripciones de rasgos morfológicos con fines taxonómicos (hojas/flores); variación en la producción de compuestos fitoquímicos y variación del daño

foliar por herbivoría. En estos estudios el proceso de polinización es mencionado, pero no es considerado en el análisis (Fig. 1). Por otro lado, nuestros resultados muestran que 104 de los 117 estudios revisados están dirigidos al análisis de la variación de rasgos fenotípicos florales. De estos estudios, 79 analizaron rasgos florales de atracción como el tamaño floral, aromas y color floral. 8 estudios fueron dirigidos al estudio de la variación de rasgos reproductivos y solo un estudio evalúa cambios en la fenología floral. Otro conjunto de estudios consideró el análisis combinado de rasgos de atracción y reproductivos (11), atracción y ecológicos (4) y solo un estudio evaluó la variación de rasgos reproductivos y ecológicos (fenología floral) (Fig. 3).

Rasgos de atracción

En la naturaleza, los rasgos florales de atracción funcionan para atraer a grupos de polinizadores que maximizan la reproducción sexual de las plantas. Estos rasgos florales como el color, tamaño floral, olor, simetría y recompensas florales como el néctar y el polen juegan un rol fundamental en mantener la fidelidad de las especies de polinizadores efectivos (Bischoff et al. 2015). Algunos estudios han sugerido que las flores tienen fenotipos particulares que atraen a polinizadores particulares y estos fenotipos florales son conocidos como “Síndromes de polinización” (Faegri and Van Der Pijl 1979, Fenster et al. 2004). En la literatura la evidencia indica que los síndromes de polinización predicen efectivamente el tipo de polinizador legítimo, por ejemplo en especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) se ha descrito que los polinizadores legítimos de plantas con flores de coloración rojiza y tubos florales largos atraen principalmente especies de colibríes; mientras que en flores de coloraciones amarillas, azules o violetas con tubos florales anchos

atraen especies de abejas como polinizadores legítimos (de Santiago-Hernández et al. 2019). Por lo tanto, la configuración de los rasgos florales de atracción juega un rol fundamental en el establecimiento de las preferencias de los polinizadores.

El color floral es uno de los rasgos florales de atracción más importantes que participa en la atracción de polinizadores y permite que los polinizadores identifiquen especies de plantas que les proveen de recursos alimenticios. Algunos estudios han considerado que el color floral de distintas especies de plantas es resultado de selección mediada por polinizadores (Faegri and Van Der Pijl 1979, Fenster et al. 2015). Debido a que los ojos de los distintos tipos de polinizadores tienen pigmentos oculares que limitan o favorecen su capacidad para detectar diferentes longitudes de onda que son reflejadas por los pétalos florales (Vorobyev and Brandt 1997). Por ejemplo, los colibríes distinguen longitudes de onda que van desde el ultravioleta (UV) hasta el infrarrojo cercano (300-600 nm), mientras que las especies de abejas pueden detectar desde el UV hasta el amarillo (300-550 nm); de esta manera la mayoría de las especies de abejas no pueden ver el color rojo que los colibríes si pueden percibir (Altshuler 2003). El estudio de Schemske y Bradshaw (1999) ejemplifica la importancia del color floral en la atracción de polinizadores en dos especies simpátricas del género *Mimulus* (Phrymaceae) que coexisten y difieren en coloración floral. En este estudio los autores pusieron a prueba las preferencias de los polinizadores sobre flores de *Mimulus lewisii* de coloración rosa, *Mimulus cardinalis* con flores rojas e híbridos entre ambas especies que expresan colores florales que van desde un rosa claro hasta un rojo intenso. Sus resultados muestran que las flores de coloraciones rojas son visitadas principalmente por especies de colibríes, mientras que las coloraciones florales claras atraen principalmente especies de abejas. En otro estudio en *Ipomoea*

purpurea se ha descrito que múltiples fenotipos de color floral coexisten y que las variedades de colores azules favorecen las visitas de abejas, mientras que flores de coloraciones blancas o rosas son visitadas principalmente por mariposas (Clegg and Durbin 2000). Estos ejemplos demuestran que la variación de color floral a nivel de una población puede resultar en aislamiento reproductivo entre plantas cuyas flores difieren en color. Por otro lado, algunos estudios han sugerido que el color floral es un rasgo con alta plasticidad fenotípica, ya que en ambientes experimentales de laboratorio las rutas bioquímicas para la producción de pigmentos florales son influenciados por el ambiente, en particular por la temperatura (Brown and Clegg 1984, Clegg and Durbin 2003, Durbin et al. 2003).

A pesar de que el color floral es fundamental en el establecimiento de interacciones planta-polinizador, en nuestra revisión apenas seis estudios evaluaron si hay diferencias en color floral entre distintas poblaciones de una especie de planta. En estos estudios se analizaron especies de los géneros *Mimulus* (Streisfeld and Kohn 2005, 2007) *Linanthus* (Schemske and Bierzychudek 2007), *Satyrrium* (Ellis and Johnson 1999), *Costus* (Kay and Schemske 2003) y *Gorteria* (Ellis and Johnson 2009). Los resultados de estos estudios (excepto para el género *Gorteria*) sugieren que los cambios de coloración floral entre poblaciones es resultado de mutaciones que ocurren en genes que regulan la síntesis de pigmentos florales. Además, es sugerido que el cambio de coloración floral aunado a diferencias en la composición de la comunidad de polinizadores entre poblaciones favorece el establecimiento distintos fenotipos de color floral. Sin embargo, en el estudio de Ellis y Johnson (2009) se describió que la especie *Gorteria diffusa* (Asteraceae) tiene una gran variación en fenotipos florales que no es atribuible a selección mediada por polinizadores. Debido a que todos los fenotipos florales fueron polinizados por las mismas especies de

mosca del género *Megapalpus*. Los autores sugieren que el cambio de color floral puede deberse a compromisos fisiológicos entre la expresión de genes de color floral y genes que regulan el uso fisiológico de agua. Esta suposición se basa en otro estudio en el género *Linanthus*, donde se sugiere que el estrés hídrico y el pH del suelo en distintas poblaciones promueven cambios en la expresión de genes que codifican para el color floral (Schemske and Bierzychudek 2007). Por otro lado, el estudio de Ellis y Johnson (2009), fue el único estudio en nuestra revisión que pone a prueba si el cambio de color floral se debe a plasticidad fenotípica, ya que cultivan ejemplares de cada fenotipo floral bajo las mismas condiciones ambientales. Sus resultados demuestran que los fenotipos florales observados en condiciones naturales son similares a los de jardín común y sugieren que los cambios fenotípicos son adaptativos y no resultado de plasticidad fenotípica.

Las flores de muchas especies de plantas poseen la cualidad de reflejar o absorber longitudes de onda de la luz que son invisibles para el ojo humano pero que son visibles para muchas especies de animales como abejas, mariposas, polillas y colibríes (Huth and Burkhardt 1972, Utech and Kawano 1975, Burkhardt and Finger 1991, Chittka et al. 1994, Dyer 1996, Bellingham et al. 1997, Altshuler 2003). La absorbancia o reflectancia de longitudes de onda ultravioleta (UV) es un rasgo que facilita la orientación visual de los polinizadores y generalmente señala el sitio donde se encuentra el néctar (Langanger et al. 2000, Rae and Vamosi 2013). Así, la reflectancia UV es un rasgo floral de suma importancia en la atracción de polinizadores. Resultado de nuestra búsqueda, tres estudios pusieron a prueba si la reflectancia/absorbancia UV varía entre poblaciones, y de estos estudios, dos pusieron a prueba si la variación de la reflectancia UV tiene efectos sobre la atracción de especies de polinizadores. En estos estudios se describe que la variación de

reflectancia/absorbancia UV en distintas poblaciones de *Mimulus guttatus* (Phrymaceae) afecta la preferencia de especies de abejorros considerados como sus polinizadores (Rae and Vamosi 2013, Peterson et al. 2015). Otro estudio en *Brassica rapa* (Brassicaceae) demuestra que la variación de patrones de reflectancia UV puede ser muy alta entre poblaciones y que además puede estar asociada a otros cambios fenotípicos como el tamaño floral (Yoshioka et al. 2005). Sin embargo, hay poca evidencia en la literatura en la que se pone a prueba si la reflectancia UV varía entre poblaciones, si esta variación tiene efecto sobre las preferencias de la comunidad de polinizadores y si la variación observada es resultado de selección natural. Por lo tanto, es necesario que estudios futuros consideren la importancia de rasgos florales no visibles como la reflectancia/absorbancia del UV como un rasgo floral de atracción importante en la dinámica evolutiva de las plantas con flores.

El tamaño floral es un rasgo que varía en función de las condiciones ambientales y tiene una relación muy estrecha con la coloración y la configuración de los órganos reproductivos de las plantas (Herrera 2005a, 2005b). Herrera (2005b) en su estudio sobre flores de *Rosmarinus officinalis* (Lamiaceae) describe que hay una relación entre la altitud y el tamaño floral. Herrera describe que las flores de *R. officinalis* tienen un mayor tamaño conforme la altitud se incrementa. Este resultado es atribuido a una respuesta fisiológica que las plantas utilizan para conservar recursos cuando se desarrollan en ambientes estresantes, particularmente al estrés hídrico. Por otro lado, algunos estudios sugieren que la intensidad de la pigmentación floral tiene una relación inversa con el tamaño o la producción de flores, debido al costo fisiológico que representa la producción de pigmentos (Wright 1943, Brown and Clegg 1984, Toleno et al. 2010). Nuestros resultados muestran que el estudio de la relación entre el tamaño y la coloración floral se limita a especies de la

familia Orchidaceae. En estos estudios se describe que poblaciones de orquídeas con flores grandes tienen coloraciones florales claras, mientras que aquellas poblaciones que tienen flores pequeñas ofrecen mayores concentraciones de azúcar en el néctar (Boberg et al. 2014), una mayor producción de aromas (Dormont et al. 2014) o una pigmentación más intensa (Newman et al. 2012). Los autores de estos estudios sugieren que los cambios de tamaño floral se deben a procesos de adaptación local a los polinizadores disponibles (Bergstrom et al. 1992, Ayasse et al. 2000, Fernández-Concha et al. 2009, Sun et al. 2014). Sin embargo, otros estudios concluyen que factores abióticos como la altitud y las condiciones de estrés hídrico son la causa principal de cambios en el tamaño floral, número de flores producidas y diferencias en recompensas florales entre poblaciones (Dupont and Skov 2004, Herrera 2005b, Dohzono and Suzuki 2010, Ferreiro et al. 2015). Sin embargo, en todos los estudios revisados no se puso a prueba si los cambios en el tamaño floral o la producción de recompensas florales son resultado de plasticidad fenotípica o de selección mediada por polinizadores.

La simetría floral es un rasgo que se ha sugerido afecta las preferencias de las especies de polinizadores (Gong and Huang 2009). Además, se considera que la simetría floral está vinculada con el tamaño y la expresión de color floral debido a vínculos genéticos o de desarrollo entre las estructuras florales (Armbruster et al. 2014). Se han descrito tres tipos de simetría floral: radial, bilateral o irregular. De estas tres opciones, se ha propuesto que la simetría radial es una forma ancestral y que las formas bilaterales e irregulares son formas derivadas (Lehrer et al. 1995, Giurfa et al. 1999). Algunos estudios han sugerido que la simetría bilateral tiene un mayor grado de especificidad que la simetría radial. Debido a que se considera que flores bilaterales tienen poca variación en la

disposición de órganos reproductivos que maximizan la polinización (Herrera et al. 2008b, Gong and Huang 2009, Preston et al. 2011). Esta condición promueve que las anteras de flores bilaterales depositen el polen en partes específicas de las especies de abejas. Sin embargo, también se ha descrito que algunas especies de plantas como *Ipomoea hederifolia* con flores de simetría radial, depositan el polen en partes específicas de la cabeza de especies de colibríes que representan sus polinizadores legítimos (Sentíes et al. 2014). A pesar de que la simetría floral es señalada ampliamente como un rasgo fundamental en la atracción de polinizadores, encontramos un solo estudio que evalúa la variación de la simetría floral y sus efectos sobre preferencias de los polinizadores entre distintas poblaciones de una especie de planta. En este estudio se describe que *Erysimum mediohipanicum* (Brassicaceae) tiene una gran variación en simetría floral que va de flores con simetría radial a flores con simetría bilateral (Gómez et al. 2006). Los resultados de este estudio sugieren que las especies de abejas prefieren individuos con flores con simetría bilateral y esta condición favorece su éxito reproductivo sobre individuos con flores de simetría radial. Estos resultados sugieren que en poblaciones naturales la evolución de rasgos florales como la simetría floral está en función de cambios morfológicos florales estocásticos que posteriormente son seleccionados por los polinizadores disponibles. Por lo tanto, los resultados de nuestra búsqueda indican que es necesario realizar estudios que analicen si la simetría floral de las especies de plantas varía dependiendo las condiciones ambientales, y si esta variación en la simetría floral afecta la preferencia y efectividad de los polinizadores disponibles en cada localidad.

El néctar representa un rasgo fundamental en la atracción de los polinizadores y permite establecer un sistema de intercambio de servicios entre plantas y animales

(Brandenburg et al. 2009). De tal manera que las plantas ofrecen néctar que aporta energía a los polinizadores y a cambio los polinizadores transportan el polen entre flores maximizando la reproducción sexual de las plantas. El néctar como recurso, ofrece una fuente importante de carbohidratos que también puede contener aminoácidos, proteínas, lípidos y vitaminas (Baker 1977, Baker and Baker 1986, Baker et al. 1998). La evidencia indica que la composición del néctar tiene una relación muy estrecha con el tipo de polinizador que lo consume. Por ejemplo, en especies con alto requerimiento energético como murciélagos y colibríes, se ha descrito que el néctar es abundante y diluido, mientras que el néctar aprovechado por abejas es rico en azúcares y se ofrece en pocas cantidades (Helvesen and Reyer 1984, del Rio 1990, Winter et al. 1993, Baker et al. 1998, Winter and Von Helversen 1998, Nicolson 2002, Harder and Barrett 2006, Johnson et al. 2006, Nicolson et al. 2007, Johnson and Nicolson 2007, van der Niet et al. 2014). Por otro lado, el néctar se ha descrito como un rasgo floral de atracción de polinizadores que tiene alta variación en tasa de secreción, volumen y concentración de azúcar. En algunos estudios se ha demostrado que el néctar puede variar entre especies de plantas, individuos de la misma especie e incluso entre flores de un mismo individuo (Nicolson 2007, Pozo et al. 2014, Lu et al. 2015). Esta variación en las características del néctar es atribuido a diferencias en condiciones ambientales, particularmente la disponibilidad de agua, recursos minerales y temperatura ambiental (Zimmerman 1988, Heil 2011). Otros estudios también han sugerido que las condiciones bióticas como el grado de herbivoría, robo de néctar y florivoría son factores que favorecen la alta variación de las características del néctar (Petanidou 2007).

Resultado de nuestra búsqueda encontramos estudios que demuestran que las características del néctar pueden variar en función de la altitud/latitud o condiciones bióticas. Por ejemplo, el estudio de Ferreiro et al. (2015) en *Monttea aphylla* (Plantaginaceae) en Brasil, muestra que hay diferencias significativas en la producción de néctar y aceites entre distintas poblaciones a diferentes latitudes; los autores sugieren que esta variación se debe principalmente a cambios en la abundancia de especies de abejas del género *Centris*. En otros estudios en especies de la familia Ranunculaceae *Helleborus foetidus* (Herrera et al. 2008a, Pozo et al. 2014), *Aquilegia vulgaris* y *Aquilegia pirenaica* (Herrera et al. 2008a) se ha descrito que las características del néctar pueden cambiar en función de la actividad metabólica de distintas comunidades microbianas presentes en el néctar a diferentes altitudes. Los autores sugieren que la actividad bioquímica de las levaduras promueve la disminución de sacarosa e incrementa la concentración de fructosa en el néctar; esta diferencia en la composición de azúcares puede afectar significativamente las preferencias de los polinizadores. Sin embargo, en estos estudios no se pone a prueba si la actividad bioquímica de las levaduras en el néctar es lo suficientemente intensa como para modificar las características del néctar y en consecuencia afectar las preferencias de los polinizadores. Por otro lado, las diferencias en la comunidad de levaduras entre flores de distintos individuos y entre flores de un mismo individuo, pueden explicarse por diferencias en la abundancia y frecuencia de los visitantes florales, ya que son los vectores de las especies de levaduras entre flores (Pozo et al. 2014). Finalmente, estos estudios sugieren que al no considerarse la actividad microbiológica en la composición química del néctar puede llevar a considerar erróneamente que las diferencias en concentración de azúcar entre poblaciones es resultado de selección natural.

El aroma floral es un rasgo fundamental en la orientación de polinizadores como escarabajos, abejas, esfingidos, mariposas y murciélagos. Desde un punto de vista de los polinizadores, el aroma floral facilita la búsqueda y reconocimiento de flores y desde la perspectiva de la planta el aroma floral puede incrementar la frecuencia de visita de sus polinizadores. El aroma floral es tan importante que se ha descrito que algunas especies de orquídeas utilizan el aroma como engaño para ser polinizadas (Schiestl and Johnson 2013). Por ejemplo, la orquídea *Ophrys sphegodes* no ofrece néctar como recompensa y es polinizada por individuos masculinos de la especie de abeja *Andrena nigroaenea* que son atraídos por flores que simulan ser individuos reproductivos femeninos de esta especie de abeja (Ayasse et al. 2000). No obstante, a pesar de que el aroma floral es una característica fundamental en el servicio de polinización de algunas especies de plantas, pocos estudios han evaluado la variación del aroma floral entre poblaciones. Algunos estudios, como el de Chartier et al. (2013) señalan que el aroma floral en dos especies de *Arum* (Araceae) puede variar significativamente en composición entre poblaciones y durante el tiempo de antesis. Sin embargo, esta variación desaparece cuando plantas con diferente composición química de aroma floral se cultivan juntas; sugiriendo que la variación del aroma es producto de plasticidad fenotípica. En otras especies como *Ficus racemosa* y *Ficus hispida* se ha demostrado que poblaciones separadas por barreras geográficas pueden ser causales de diferencias en la composición química de los aromas florales (Soler et al. 2011).

Otros estudios han sugerido que la combinación del aroma y color floral son señales clave usados por insectos para detectar y seleccionar aquellas flores que les proveen de recursos florales (Chittka and Raine 2006, Tremblay and Ackerman 2007, Raguso 2009, Suchet et al. 2010, Wang et al. 2013, Dormont et al. 2014). En la literatura se ha descrito

que el vínculo entre el aroma y el color floral obedece a efectos pleiotrópicos entre genes que se expresan para el color y el aroma floral; debido a que ambos rasgos comparten rutas biosintéticas para la producción de pigmentos y volátiles aromáticos (Majetic 2002, Zuker et al. 2002, Salzmann et al. 2007). Por ejemplo, en la especie de orquídea *Orchis simia* se ha descrito que flores con mayor coloración producen mayores cantidades de benzenoides que son compuestos asociados a la producción de antocianinas (Dormont et al. 2014). En los estudios de Bischoff et al. (2014, 2015) muestran que el cambio de la composición de aromas entre las especies *Ipomopsis aggregata*, *Ipomopsis tenuituba* (Polemoniaceae) e híbridos entre ambas especies combinado con cambios en la coloración floral, afectan la preferencia de las especies de polillas, favoreciendo el aislamiento reproductivo entre las especies de *Ipomopsis* y sus híbridos. En general, los resultados de estos estudios sugieren que la variación del aroma en combinación con cambios en la coloración floral favorece el cambio en la preferencia de los polinizadores favoreciendo aislamiento reproductivo entre fenotipos florales que difieren en color y aroma.

Rasgos reproductivos

Las características reproductivas de las especies de plantas como la longitud del estilo/estambres, la cantidad de granos de polen, la superficie estigmática, la posición y el orden que ocupa cada verticilo floral son determinantes en la reproducción de las especies de plantas (Armbruster 1990, Armbruster et al. 1993, 2000). Estas características florales aunadas a las características fenotípicas de los polinizadores permiten un acoplamiento específico que maximiza el servicio de polinización al favorecer la recolección y el depósito de granos de polen entre flores de la misma especie (Armbruster 1990). El vínculo entre el fenotipo floral y el fenotipo de los polinizadores ha sugerido que la

posición de los órganos reproductivos también obedece a selección mediada por aquellos polinizadores que son más frecuentes y efectivos (Stebbins 1970). Sin embargo, a pesar de que los órganos reproductivos son fundamentales en la selección mediada por polinizadores, son pocos estudios que consideran la variación de los órganos reproductivos florales y la efectividad de los polinizadores en la distribución geográfica. Por ejemplo, en el estudio de Herrera (2006) en *Lavandula latifolia* (Lamiaceae) evaluó la variación floral en un gradiente altitudinal y considero la variación de la comunidad de polinizadores. En este estudio demuestra que la variación del tamaño de las corolas entre poblaciones favorece diferencias de tamaño de las estructuras reproductivas entre poblaciones y en consecuencia modifica la efectividad de los polinizadores compartidos entre poblaciones localizadas a diferente altitud.

En nuestra revisión, encontramos otro conjunto de estudios que evalúan la variación de los órganos reproductivos en función del grado de hercogamia (4 estudios); variación temporal de las fases sexuales en plantas con dicogamia (3) y variación en las proporciones sexuales de especies dioicas (5) y ginodioicas (2). En estos estudios se considera que las diferencias en la disposición de los órganos reproductivos, proporciones sexuales o proporciones de morfos florales (tristilia) entre poblaciones se deben a aislamiento geográfico o pérdida estocástica de morfos florales. Además, consideran que la selección mediada por polinizadores juega un papel importante en la divergencia morfológica entre poblaciones. Por ejemplo, en la especie tristilica *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) la evidencia morfológica y genética ha demostrado que en 27 poblaciones de esta especie han ocurrido múltiples eventos selectivos que han favorecido cambios en la distancia estigma-antera entre poblaciones. Los autores señalan que en algunas poblaciones la distancia entre las anteras y el estigma se reduce lo suficiente para que las flores puedan autopolinizarse

(Barrett et al. 2009). En otro estudio en *Lythrum salicaria* (Lythraceae) se ha demostrado que la proporción de morfotipos florales entre poblaciones tiene una relación con la latitud: donde poblaciones que se encuentran distribuidas más al sur tienden a tener solo dos morfotipos florales y producen menos frutos y semillas que poblaciones con tres morfotipos que se distribuyen al norte de su distribución (Costa et al. 2015). Por otro lado, en la especie dioica *Wurmbea dioica* (Liliaceae) se ha descrito que diferentes poblaciones presentan diferencias en proporciones sexuales (Barrett 1992). El autor sugiere que estas diferencias obedecen a distintas condiciones ecológicas ligadas a un incremento en autopolinización y depresión por endogamia que promueven cambios del diocismo al hermafroditismo. Por lo tanto, la evidencia sugiere que las condiciones de polinización, la endogamia y pérdidas estocásticas de morfotipos florales juegan un papel muy importante en el establecimiento de distintos fenotipos florales y expresiones sexuales de las especies de plantas.

Nuestros resultados también indican que el sistema de apareamiento de las especies de plantas también presenta variación entre distintas poblaciones. En general estos estudios sugieren que la condición de autoincompatibilidad puede ser un continuo a través de la distribución geográfica de las especies de plantas; debido a que la variación en el grado de autoincompatibilidad depende de la eficiencia de los polinizadores disponibles (Zhao and Huang 2013, Santos-Gally et al. 2015, Zhao and Wang 2015). Sin embargo, en estos estudios no se pone a prueba si el grado de incompatibilidad está ligado a las especies de polinizadores, ya que no realizan pruebas experimentales para poner a prueba el efecto de los visitantes florales sobre la adecuación de las especies de plantas. Por lo tanto, es necesario que estudios futuros incluyan un análisis donde se considere al sistema de apareamiento, la variación de rasgos florales, y el efecto de los visitantes florales para

determinar adecuadamente si la variación en el grado de incompatibilidad es debido a condiciones ambientales o bióticas en la distribución de las especies de plantas.

Rasgos estructurales y ecológicos

Una de las características florales con mayor impacto en los sistemas de polinización es la antesis floral, ya que puede involucrar cambios radicales en el tiempo que las flores están disponibles para los polinizadores (Stebbins 1970, van der Niet et al. 2014). Sin embargo, en ningún estudio revisado se ha evaluado la existencia de cambios en el tiempo de antesis floral entre poblaciones de plantas.

Por otro lado, 105 estudios analizaron la variación de rasgos florales en especies de plantas con antesis diurna, y solo en cuatro estudios lo hicieron en especies con antesis nocturna.

En los pocos estudios que avaluaron la variación de rasgos en especies de plantas con antesis nocturna se examinaron especies polinizadas por esfíngidos *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) (Boberg et al. 2014); *Agave palmeri* (Agavaceae) (Alarcón et al. 2010); *Echinopsis ancistrophora* (Cactaceae) (Schlumpberger et al. 2009); y dos especies de la familia Campanulaceae (*Burmeistera cyclostigmata* y *B. tenuiflora*) polinizadas por murciélagos y colibríes (Muchhala 2003). Los estudios que analizaron especies de plantas polinizadas por polillas concluyen que las diferencias fenotípicas florales entre poblaciones son resultado de selección impuesta por la comunidad de polinizadores. Debido a que la variación significativa de rasgos como el aroma floral son determinantes en el cambio de polinizadores entre poblaciones. Por otro lado, el estudio de Muchhala (2003) indica que los rasgos florales como el color o producción de néctar no son barreras para la coexistencia de murciélagos y colibríes como polinizadores. Sus resultados sugieren que el tamaño floral aunado a una antesis floral que ocurre durante la noche y parte de la mañana

son requisitos suficientes para que coexista la polinización por los murciélagos y los colibríes. Además, otros estudios como el de Tripp & Manos (2008) y Van der Niet *et al.* (2014) han demostrado con evidencia filogenética que en algunos linajes de plantas han ocurrido múltiples transiciones de polinización diurna a nocturna y viceversa. Por otro lado, es posible que las dificultades metodológicas para analizar interacciones nocturnas entre plantas y sus polinizadores ha frenado el desarrollo del conocimiento de la variación de rasgos florales en plantas con antesis nocturna. Por lo tanto, el estudio de la variación de rasgos florales en sistemas de polinización nocturna se vuelve sumamente importante para entender la historia evolutiva en múltiples familias de plantas.

¿Dónde hay mayor esfuerzo de investigación?

Del total de los 117 estudios seleccionados, 103 se realizaron en zonas extra tropicales principalmente en Europa y Norteamérica. Mientras que 14 estudios fueron realizados en la zona tropical (Figura 3). Además, 113 estudios fueron realizados en condiciones naturales y cuatro estudios en condiciones controladas de invernadero o jardín común. La mayoría de los estudios se realizaron en sitios donde existe un gran contraste de altitud entre las poblaciones de muestreo o existe una gran área de distribución. Estas características geográficas permiten poner a prueba si las poblaciones difieren en rasgos florales por diferencias en la comunidad de polinizadores, aislamiento por distancia o por efecto de la altitud. Solo 13 de los estudios revisados pusieron a prueba si la variación de los rasgos florales observados en condiciones naturales son resultado de plasticidad fenotípica. Para el resto de los estudios (96), los autores coinciden al asumir que la distancia geográfica entre poblaciones, cambios en las condiciones ambientales, altitud o

plasticidad fenotípica son los responsables de la variación morfológica, sin incluir evidencia.

La plasticidad fenotípica se define como la expresión fenotípica de un genotipo que ocurre en respuesta a condiciones ambientales particulares y maximiza la capacidad para sobrevivir y reproducirse bajo estas condiciones (Schmalhausen 1949, Sultan 1987).

Mientras que la adaptación se refiere al beneficio obtenido a través de la selección natural en generaciones previas independientemente de la relación actual con el ambiente (Dobzhansky 1941, Harper 1982). Ambas condiciones en el estado de algún carácter resultan en un alto grado de importancia cuando de evolución se trata. Debido a que ambos fenómenos pueden ocurrir al mismo tiempo entre distintas poblaciones en la distribución geográfica de las especies de plantas. Por esta razón, es importante que los estudios hagan comparaciones entre rasgos medidos en condiciones naturales y rasgos de las distintas poblaciones cultivadas en condiciones controladas. Debido a que, si no hay evidencia experimental de la respuesta de los diferentes genotipos al ambiente, puede erróneamente considerarse que los cambios fenotípicos florales entre poblaciones son resultado de procesos de adaptación cuando se trata de una respuesta de plasticidad fenotípica al ambiente.

Nuestros resultados de búsqueda mostraron que solo en 13 estudios la evidencia sugiere que las diferencias en rasgos florales reproductivos y de atracción presentan diferencias significativas entre distintas poblaciones de estudio. En estos estudios se sugiere que la diferencia entre los rasgos florales es derivada de procesos de adaptación, ya que no hay diferencias significativas entre los rasgos florales medidos bajo condiciones naturales y una muestra cultivada en condiciones controladas. Por otro lado, 8 estudios consideraron que

cambios en la abundancia de las especies de polinizadores genera un ambiente de adaptación de los rasgos florales a los polinizadores más frecuentes disponibles, en particular en poblaciones de plantas con una distribución altitudinal amplia. Los resultados de estos estudios respaldan las observaciones realizadas por Müller en 1874 para comunidades alpinas donde sugiere que hay procesos adaptativos derivados de selección impuesta por los polinizadores disponibles. Además, el cambio de polinizadores y su efecto selectivo en diferentes altitudes respalda al principio de Stebbins (1970) ya que los polinizadores disponibles más efectivos y frecuentes, determinan la ruta evolutiva de los rasgos florales en las especies de angiospermas. Por ejemplo, *Gymnadenia odorantisima* (Orchidaceae) tiene alta variación en rasgos florales como: tamaño floral, aromas, coloración y en el tamaño de las estructuras reproductivas a diferentes altitudes. El cultivo de individuos provenientes de cada población de *G. odorantisima* bajo las mismas condiciones ambientales expresan los mismos rasgos florales observados en condiciones naturales. Esta condición es atribuida a efectos selectivos impuestos por diferentes especies de polinizadores que varían en disponibilidad en función de la altitud (Sun et al. 2014). Otro ejemplo es el estudio de Schlichting & Levin (1999), que describe que en la especie *Phlox drummondii* existen múltiples fenotipos de color floral en un amplio rango de distribución latitudinal y que estos fenotipos son producto de plasticidad fenotípica. Sin embargo, mantienen la expectativa de que en algunas de las poblaciones la modificación del color floral es resultado de procesos adaptativos producto de la selección mediada por los polinizadores o por algún efecto selectivo impuesto por el ambiente. Derivado de estudios que consideran que las diferencias en rasgos florales para una especie de planta es producto de selección impuesta por polinizadores; la mayoría de los estudios revisados consideran que encontrar diferencias significativas entre rasgos florales o en la

diversidad/abundancia de polinizadores entre poblaciones es suficiente evidencia para considerar que la variación de los rasgos florales es producto de procesos de adaptación local. Por lo tanto, es necesario impulsar estudios que incluyan la comparación de rasgos florales entre condiciones naturales y condiciones controladas que permita determinar con mayor precisión si las diferencias de rasgos florales entre poblaciones de plantas son resultado de procesos de selección o de plasticidad fenotípica.

Polinizadores

A pesar que los polinizadores se consideran el agente selectivo más importante en la historia evolutiva de las plantas con flores (Faegri and Van Der Pijl 1979). Los polinizadores apenas son considerados en 64 de 117 estudios. En la mayoría de estos estudios se evaluó la preferencia de los polinizadores para el color floral o concentración de azúcar en el néctar (26), abundancia de polinizadores (22), y solo 15 estudios realizan mediciones en caracteres como la probóscide para esfíngidos/lepidópteros, o la longitud del pico en colibríes (1). En 52 de los estudios revisados se describe que existe una relación muy estrecha entre los rasgos florales y los polinizadores disponibles en condiciones de campo. Otros estudios (12) realizaron la captura de polinizadores directamente del campo para hacer pruebas de selección en condiciones de laboratorio. Por otro lado, solo un estudio describe un efecto significativo de la diversidad florística disponible sobre el tamaño corporal de una especie de esfíngido *Macroglossum trochilium* y una especie de díptero *Moegistorhynchus longirostrus*, y es el único estudio que considera un efecto de la disponibilidad de recursos florales sobre la morfología de los polinizadores (Terblanche and Anderson 2010). Además, en 13 de 64 estudios se consideró algún factor geográfico o ambiental como responsable de la variación en la composición de la comunidad de

polinizadores; gradientes de altitud (7), temperatura/precipitación (2), latitud (3), recursos florísticos (1). Sin embargo, ninguno de los estudios resultado de nuestra búsqueda considera el acoplamiento entre los rasgos florales reproductivos a través de las diferentes poblaciones de estudio y la capacidad de los visitantes florales como polinizadores, ya que en la mayoría de los estudios se considera al principio del visitante más frecuente como sinónimo de polinizador.

Conclusiones

Nuestra revisión muestra que el estudio de la variación de rasgos florales entre poblaciones es un componente importante de la evolución floral que ha sido pobremente estudiado. Nuestra revisión también muestra que existe un sesgo al estudio de plantas con flores con antesis diurna, con distribución en zonas extra tropicales y un sistema reproductivo autocompatible. Además, pocos estudios han considerado características del medio ambiente como la temperatura o la precipitación derivadas de las condiciones geográficas. Entre las condiciones geográficas mejor representadas está la altitud, y se ha demostrado que la combinación de estrés hídrico, luminosidad y temperatura en función de la altitud tienen consecuencias en el tamaño, color y cantidad de flores que las plantas producen (Totland and Matthews 1998, Arista et al. 2013, Peterson et al. 2015, Ferreiro et al. 2015). Por otro lado, la composición de polinizadores en diferentes rangos de altitud es demostrado en pocos estudios, y se considera que los cambios en las condiciones climáticas y de recursos vegetales disponibles son los responsables de cambios en la composición de las comunidades de especies de polinizadores (Herrera 1983, Galen 1999, Harder and Aizen 2010). Las condiciones ambientales en diferentes altitudes también han sugerido que afectan el tamaño de algunas especies de polinizadores, particularmente especies de polillas

y dípteros (Terblanche and Anderson 2010). La mayoría de los estudios consideran que la altitud es un factor geográfico determinante en el establecimiento de diferencias fenotípicas florales, mientras que la distancia geográfica entre poblaciones no siempre tiene resultados significativos. Por otro lado, la influencia de las características florales como el tamaño o las recompensas florales sobre el fenotipo de los polinizadores es pobremente considerado, ya que solo un estudio demuestra que las diferencias en la diversidad floral, concentración de azúcar en el néctar y el tamaño floral tienen un efecto selectivo sobre el tamaño de las especies de polinizadores (Terblanche and Anderson 2010).

Las estrategias reproductivas en plantas son parte fundamental de la evolución de las plantas con flores, ya que permiten maximizar el exocruzamiento e incrementar la variación genética en las diferentes poblaciones de plantas (Epperson et al. 1986, Ferrer and Good-Avila 2007, Kubota and Ohara 2009). El hermafroditismo y la autocompatibilidad son las condiciones reproductivas más comunes en la naturaleza y es posible que sea la razón por la cual la mayoría de los estudios se realizan en plantas con flores hermafroditas autocompatibles. Los pocos estudios que analizan la variación de la autoincompatibilidad en diferentes especies de plantas sugieren que la variación de esta estrategia reproductiva puede ir desde poblaciones meramente autoincompatibles hasta poblaciones que se autopolinizan. Esta variación en la autoincompatibilidad es resultado eventos selectivos mediados por la disponibilidad y eficiencia en el transporte de polen de los polinizadores disponibles en cada población (Fishman and Wyatt 1999, Herlihy and Eckert 2005, Kubota and Ohara 2009, Suetsugu 2013, Millner et al. 2015). Por otro lado, pocos estudios consideran la variación de las proporciones sexuales en especies de plantas dioicas, ginodioicas o con heterostilia. En estos pocos estudios se considera que la selección

mediada por los polinizadores disponibles en cada población es la responsable de diferencias en las proporciones sexuales o la pérdida de morfotipos en plantas con heterostilia. Sin embargo en estos estudios no se analiza la abundancia de polinizadores, ni el efecto de las condiciones ambientales sobre los fenotipos florales (Hodgins and Barrett 2006, Barrett et al. 2009, Costa et al. 2015). Por otro lado, la mayoría de los estudios que evalúan la variación fenotípica floral entre poblaciones de plantas generalmente no comparan entre rasgos florales observados en condiciones naturales y condiciones controladas. Esto sugiere la posibilidad que muchas de las diferencias reportadas sean resultado de plasticidad fenotípica y no de procesos de adaptación. Esta falta de evidencia le resta valor al proceso de adaptación local como un mecanismo importante en la evolución de los rasgos florales y su relación con las especies de polinizadores (Fernández-Concha et al. 2009, Breitskopf et al. 2013, Sun et al. 2014, Chartier et al. 2014, Wanderley et al. 2016). Por lo tanto, es indispensable que en estudios futuros incluyan evidencia experimental que las diferencias fenotípicas florales o de los polinizadores se deben a procesos adaptativos.

Nuestra revisión de la literatura señala que es indispensable considerar la variación de las condiciones bióticas y abióticas en la distribución de las especies de plantas y sus polinizadores, ya que contribuyen de manera importante en la diversificación de las plantas con flores y la evolución de las interacciones planta-polinizador. Especialmente cuando la evidencia disponible en la literatura sugiere que los procesos de adaptación local son fundamentales en el aislamiento reproductivo, cambios en la expresión sexual de especies dioicas, y cambios en la disponibilidad de morfos florales en especies de plantas con heterostilia. Finalmente, nuestra revisión señala que la evidencia en la literatura apoya la

teoría del Mosaico geográfico de coevolución propuesta por Thompson (1994) donde las condiciones geográficas ofrecen un mosaico de posibilidades selectivas que favorecen la evolución de las especies. Por lo tanto, un mayor conocimiento de las causas de la variación de rasgos en flores y en polinizadores en la distribución natural de las especies de plantas y animales permitirá entender los procesos microevolutivos que promueven la diversificación de las plantas con flores en cortos periodos de tiempo.

Literatura citada

- Alarcón, R., J. A. Riffell, G. Davidowitz, J. G. Hildebrand, and J. L. Bronstein. 2010. Sex-dependent variation in the floral preferences of the hawkmoth *Manduca sexta*. *Animal Behaviour* 80:289–296.
- Altshuler, D. L. 2003. Flower Color, Hummingbird Pollination, and Habitat Irradiance in Four Neotropical Forests. *Biotropica* 35:344–355.
- Arista, M., M. Talavera, R. Berjano, and P. L. Ortiz. 2013. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology* 101:1613–1622.
- Armbruster, W. S. 1990. Estimating and testing the shapes of adaptive surfaces: The Morphology and pollination of *Dalechampia* Blossoms. *The American Naturalist* 135:14–31.
- Armbruster, W. S. 1991. Multilevel Analysis of Morphometric Data from Natural Plant Populations: Insights into Ontogenetic, Genetic, and Selective Correlations in *Dalechampia scandens*. *Society for the Study of Evolution* 45:1229–1244.
- Armbruster, W. S. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional Ecology* 31:88–100.
- Armbruster, W. S., D. Author, and W. S. Armbruster. 1993. Evolution of Plant Pollination Systems: Hypotheses and Tests with the Neotropical Vine *Dalechampia*. *Evolution* 47:1480.
- Armbruster, W. S., C. B. Fenster, and M. R. Dudash. 2000. Pollination “principles” revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *The Scandanavian Association for Pollination Ecology* 39:179–200.
- Armbruster, W. S., C. Pelabon, G. H. Bolstad, T. F. Hansen, C. Pélabon, G. H. Bolstad, and T. F. Hansen. 2014. Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:20130245–20130245.
- Ayasse, M., F. P. Schiestl, H. F. Paulus, C. Löfstedt, B. Hansson, F. Ibarra, and W. Francke. 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution* 54:1995.
- Baker, H. G. 1977. Non-Sugar Chemical Constituents of Nectar. *Apidologie* 8:349–356.
- Baker, H. G., and I. Baker. 1986. The occurrence and significance of amino acids in floral nectar. *Plant Systematic and Evolution* 151:175–186.
- Baker, H. G., I. Baker, and S. A. Hodges. 1998. Sugar Composition of Nectars and Fruits Consumed by Birds and Bats in the Tropics and Subtropics. *Biotropica* 30:559–586.
- Barrett, S. C. H. 1992. Gender variation and the evolution of dioecy in *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 5:423–444.
- Barrett, S. C. H., R. W. Ness, and M. Vallejo-Marin. 2009. Evolutionary pathways to self-fertilization in a tristylous plant species. *New Phytologist* 183:546–556.
- Beardsley, P. M., A. Yen, and R. G. Olmstead. 2003. AFLP phylogeny of *Mimulus* section *Erythranthe* and the evolution of hummingbird pollination. *Evolution* 57:1397–410.
- Bellingham, J., S. E. Wilkie, A. G. Morris, J. K. Bowmaker, D. M. Hunt, J. Bellingham, S. E. Wilkie, A. G. Morris, J. K. Bowmaker, and D. M. Hunt. 1997. Characterisation of the Ultraviolet-Sensitive Opsin Gene in the Honey Bee, *Apis Mellifera*. *European Journal of Biochemistry* 243:775–781.
- Bergstrom, G., G. G. Birgersson, I. Groth, and L. Anders Nilsson. 1992. Floral fragrance disparity between three taxa of lady’s slipper *Cypripedium calceolus* (orchidaceae). *Phytochemistry* 31:2315–2319.
- Bischoff, M., A. Jürgens, and D. R. Campbell. 2014. Floral scent in natural hybrids of *Ipomopsis* (Polemoniaceae) and their parental species. *Annals of Botany* 113:533–544.
- Bischoff, M., R. A. Raguso, A. Jürgens, and D. R. Campbell. 2015. Context-dependent reproductive isolation mediated by floral scent and color. *Evolution* 69:1–13.
- Boberg, E., R. Alexandersson, M. Jonsson, J. Maad, J. Agren, and L. A. Nilsson. 2014. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany* 113:267–275.
- Brandenburg, A., A. Dell’Olivo, R. Bshary, C. Kuhlemeier, A. Dell’Olivo, R. Bshary, and C. Kuhlemeier. 2009. The sweetest thing Advances in nectar research. *Current Opinion in Plant Biology* 12:486–490.
- Breitkopf, H., P. M. Schlueter, S. Xu, F. P. Schiestl, S. Cozzolino, G. Scopece, P. M. Schlüter, S. Xu, F. P. Schiestl, S. Cozzolino, and G. Scopece. 2013. Pollinator shifts between *Ophrys sphegodes* populations: might adaptation to different pollinators drive population divergence? *Journal of Evolutionary Biology*

- 26:2197–2208.
- Brown, B. A., and M. T. Clegg. 1984. Influence of Flower Color Polymorphism on Genetic Transmission in a Natural Population of the Common Morning Glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 38:796.
- Burkhardt, D., and E. Finger. 1991. Black, white and uv: How birds see birds. *Naturwissenschaften* 78:279–280.
- Chartier, M., F. Jabbour, S. Gerber, P. Mitteroecker, H. Sauquet, M. von Balthazar, Y. Staedler, P. R. Crane, and J. Schönenberger. 2014. The floral morphospace - a modern comparative approach to study angiosperm evolution. *New Phytologist* 204:841–853.
- Chartier, M., L. Pelozuelo, B. Buatois, J.-M. Bessiere, M. Gibernau, L. Pélozuelo, B. Buatois, J.-M. M. Bessière, M. Gibernau, L. Pelozuelo, B. Buatois, J.-M. Bessiere, and M. Gibernau. 2013. Geographical variations of odour and pollinators, and test for local adaptation by reciprocal transplant of two European Arum species. *Functional Ecology* 27:1367–1381.
- Chittka, L., and N. E. Raine. 2006, August. Recognition of flowers by pollinators.
- Chittka, L., A. Shmida, N. Troje, and R. Menzel. 1994. Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera. *Vision Research* 34:1489–1508.
- Clegg, M. T., and M. L. Durbin. 2000. Flower color variation: A model for the experimental study of evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 97:7016–7023.
- Clegg, M. T., and M. L. Durbin. 2003. Tracing floral adaptations from ecology to molecules. *Nature Reviews Genetics* 4:206–215.
- Costa, J., S. Castro, J. Loureiro, and S. C. H. Barrett. 2015. Variation in style morph frequencies in tristylous *Lythrum salicaria* in the Iberian Peninsula: the role of geographical and demographic factors. *Annals of Botany* 117:mcv173.
- Dobzhansky, T. 1941. *Genetics and the origin of species*. Page New York: Columbia University Press.
- Dohzono, I., and K. Suzuki. 2010. Morphological and genetic differentiation in *Isodon umbrosus* by altitudinal variation in bumblebee pollinator assemblages. *Plant Species Biology* 25:20–29.
- Dormont, L., R. Delle-Vedove, J. M. Bessière, B. Schatz, J.-M. Bessiere, B. Schatz, J. M. Bessière, and B. Schatz. 2014. Floral scent emitted by white and coloured morphs in orchids. *Phytochemistry* 100:51–59.
- Dupont, Y. L., and C. Skov. 2004. Influence of Geographical Distribution and Floral Traits on Species Richness of Bees (Hymenoptera: Apoidea) Visiting *Echium* Species (Boraginaceae) of the Canary Islands. *International Journal of Plant Sciences* 165:377–386.
- Durbin, M. L., K. E. Lundy, P. L. Morrell, C. L. Torres-Martinez, and M. T. Clegg. 2003. Genes that determine flower color: the role of regulatory changes in the evolution of phenotypic adaptations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29:507–518.
- Dyer, A. 1996. Reflection of Near-Ultraviolet Radiation From Flowers of Australian Native Plants. *Australian Journal of Botany* 44:473.
- Ellis, a. G., and S. D. Johnson. 1999. Do pollinators determine hybridization patterns in sympatric *Satyrium* (Orchidaceae) species? *Plant Systematics and Evolution* 219:137–150.
- Ellis, A. G., and S. D. Johnson. 2009. The evolution of floral variation without pollinator shifts in *Gorteria diffusa* (asteraceae). *American Journal of Botany* 96:793–801.
- Epperson, B. K., M. T. Clegg, and C. M. T. Epperson, Bryan K., B. K. Epperson, and M. T. Clegg. 1986. Spatial-Autocorrelation Analysis of Flower Color Polymorphisms within Substructured Populations of Morning Glory (*Ipomoea Purpurea*). *The American Naturalist* 128:840–858.
- Faegri, K., and L. Van Der Pijl. 1979. *Principles of Pollination Ecology*. Page The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, and J. D. Thomson. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375–403.
- Fenster, C. B., R. J. Reynolds, C. W. Williams, R. Makowsky, and M. R. Dudash. 2015. Quantifying hummingbird preference for floral trait combinations: The role of selection on trait interactions in the evolution of pollination syndromes. *Evolution* 69:1113–1127.
- Fernández-Concha, G. C., R. D. de Stefano, G. A. Romero-González, R. Balam, W. Cetzal, J. Tapia-Muñoz, and I. M. Ramírez. 2009. A reappraisal of the turtle-orchids, genus *Chelyorchis* (Oncidiinae: Orchidaceae): Molecular, phylogenetic, and morphometric approaches. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 136:164–185.
- Ferreiro, G., M. C. Baranzelli, A. N. Sérsic, and A. A. Cocucci. 2015. Clinal variability of oil and nectar rewards in *Monttea aphylla* (Plantaginaceae): relationships with pollinators and climatic factors in the

- Monte Desert. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178:314–328.
- Ferrer, M. M., and S. V. Good-Avila. 2007. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. *New Phytologist* 173:401–414.
- Fishman, L., and R. Wyatt. 1999. Pollinator-Mediated Competition, Reproductive Character Displacement, and the Evolution of Selfing in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). *Evolution* 53:1723.
- Galen, C. 1999. Why Do Flowers Vary? *BioScience* 49:631.
- Giurfa, M., A. Dafni, and P. R. Neal. 1999. Floral Symmetry and Its Role in Plant-Pollinator Systems. *International Journal of Plant Sciences* 160:S41–S50.
- Gómez, J. M. J., F. Perfectti, and J. P. Camacho. 2006. Natural Selection on *Erysimum mediohispanicum* Flower Shape: Insights into the Evolution of Zygomorphy. *The American naturalist* 168:531–545.
- Gong, Y.-B., and S.-Q. Huang. 2009. Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 276:4013–20.
- Grant, V. 1949. Pollination Systems as Isolating Mechanisms in Angiosperms. *Evolution* 3:82.
- Harder, L. D., and M. a Aizen. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365:529–43.
- Harder, L. D., and S. C. H. Barrett. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Page Oxford University Press. Oxford university press.
- Harper, D. M. 1982. After description. Pages 1–24 in E. I. Newman, editor. *The plant community as a working mechanism*. British Ecological Society.
- Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science* 16:191–200.
- Helversen, O. V., and H.-U. Reyer. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63:178–184.
- Herlihy, C. R., and C. G. Eckert. 2005. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 92:744–751.
- Herrera, C. M. 1983. The Case of Mutualistic Dispersal of Seeds by Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44:132.
- Herrera, C. M., M. C. Castellanos, and M. Medrano. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. Pages 278–294 in L. D. Harder and S. C. H. Barrett, editors. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford university press.
- Herrera, C. M., I. M. García, and R. Pérez. 2008a. Invisible floral lacernies: microbial communities degrade floral nectar of bumble bee-pollinated plants. *Ecology* 89:2369–2376.
- Herrera, J. 2005a. Phenotypic Correlations Among Plant Parts in Iberian Papilionoideae (Fabaceae). *Annals of Botany* 95:345–350.
- Herrera, J. 2005b. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: Individuals, populations and habitats. *Annals of Botany* 95:431–437.
- Herrera, J., M. Arista, and P. L. Ortiz. 2008b. Perianth organization and intra-specific floral variability. *Plant Biology* 10:704–710.
- Hodgins, K. A., and S. C. H. Barrett. 2006. Mating patterns and demography in the tristylous daffodil *Narcissus triandrus*. *Heredity* 96:262–270.
- Hopkins, R., and M. D. Rausher. 2012. Pollinator-Mediated Selection on Flower Color Allele Drives Reinforcement. *Science* 335:1090–1092.
- Huth, H. H., and D. Burkhardt. 1972. Der spektrale Sehbereich eines Violetttohr-Kolibris. *Die Naturwissenschaften* 59:650–650.
- Johnson, S. D. D., and S. Nicolson. 2007. A re-evaluation of floral nectar properties in bird-pollinated plants. *South African Journal of Botany* 73:293.
- Johnson, S. D., A. L. Hargreaves, and M. Brown. 2006. Dark, bitter-tasting nectar functions as a filter of flower visitors in a bird-pollinated plant. *Ecology* 87:2709–16.
- Kay, K. M., and D. W. Schemske. 2003. Pollinator Assemblages and Visitation Rates for 11 Species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* 35:198.
- Kubota, S., and M. Ohara. 2009. The evolution of self-compatible and self-incompatible populations in a hermaphroditic perennial, *Trillium camschatcense* (Melanthiaceae). *JOURNAL OF PLANT RESEARCH* 122:497–507.
- Langanger, M., S. Jokl, and M. Musso. 2000. UV-reflectance in flowers of *Nymphaea alba* L. and *Nuphar lutea* (L.) Sm. (Nymphaeaceae). *Aquatic Botany* 67:13–21.
- Lehrer, M., G. A. Horridge, S. W. Zhang, and R. Gadagkar. 1995. Shape Vision in Bees: Innate Preference

- for Flower-Like Patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 347:123–137.
- Levin, D. A. DA. 1970. The exploitation of pollinators by species and hybrids of Phlox. *Evolution* 24:367–377.
- Lu, N. N., X. H. Li, L. Li, and Z. G. Zhao. 2015. Variation of nectar production in relation to plant characteristics in protandrous *Aconitum gymnantrum*. *Journal of Plant Ecology* 8:122–129.
- Majetic, C. J. 2002. The evolutionary ecology of floral scent in *Hesperis matronalis*: assessing the potential for pollinator-mediated natural selection. University of Pittsburgh.
- Millner, H. J., A. R. McCrea, and T. C. Baldwin. 2015. An investigation of self-incompatibility within the genus *Restrepia*. *American Journal of Botany* 102:487–494.
- Muchhala, N. 2003. Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B-tenuiflora* (Campanulaceae). *OECOLOGIA* 134:373–380.
- Newman, E., B. Anderson, and S. D. Johnson. 2012. Flower colour adaptation in a mimetic orchid. *Proceeding of the Royal Society B* 279:2309–2313.
- Nicolson, S. W. 2002. Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute? *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 131:645–652.
- Nicolson, S. W. 2007. Nectar consumers. Pages 289–342 *Nectaries and Nectar*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Nicolson, S. W., M. Nepi, and E. Pacini. 2007. Nectaries and nectar. Page (S. W. Nicolson, M. Nepi, and E. Pacini, Eds.). Springer.
- van der Niet, T., R. Peakall, and S. D. Johnson. 2014. Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. *Annals of Botany* 113:199–212.
- Petanidou, T. 2007. Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in Mediterranean habitats. Pages 343–375 *in* S. W. Nicolson, M. Nepi, and E. Pacini, editors. *Nectaries and Nectar*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Peterson, M. L., T. J. Miller, and K. M. Kay. 2015. An ultraviolet floral polymorphism associated with life history drives pollinator discrimination in *Mimulus guttatus*. *American Journal of Botany* 102:396–406.
- Pozo, M. I., C. M. Herrera, and C. Alonso. 2014. Spatial and temporal distribution patterns of nectar-inhabiting yeasts: how different floral microenvironments arise in winter-blooming *Helleborus foetidus*. *Fungal Ecology* 11:173–180.
- Preston, J. C., C. C. Martinez, and L. C. Hileman. 2011. Gradual disintegration of the floral symmetry gene network is implicated in the evolution of a wind-pollination syndrome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:2343–2348.
- Rae, J. M., and J. C. Vamosi. 2013. Ultraviolet reflectance mediates pollinator visitation in *Mimulus guttatus*. *Plant Species Biology* 28:177–184.
- Raguso, R. A. 2009. Floral scent in a whole-plant context: Moving beyond pollinator attraction. *Functional Ecology* 23:837–840.
- del Rio, C. M. 1990. Sugar Preferences in Hummingbirds: The Influence of Subtle Chemical Differences on Food Choice. *The Condor* 92:1022.
- Ruane, L. G., and K. Donohue. 2007. Environmental effects on pollen-pistil compatibility between *Phlox cuspidata* and *P. drummondii* (Polemoniaceae): implications for hybridization dynamics. *American Journal of Botany* 94:219–227.
- Salzmann, C. C., S. Cozzolino, and F. P. Schiestl. 2007. Floral Scent in Food-Deceptive Orchids: Species Specificity and Sources of Variability. *Plant Biology* 9:720–729.
- Sánchez-Lafuente, A. M., J. Guitián, M. Medrano, C. M. Herrera, P. J. Rey, X. Cerdá, J. Guitián, M. Medrano, C. M. Herrera, P. J. Rey, and X. Cerdá. 2005. Plant traits, environmental factors, and pollinator visitation in winter-flowering *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 96:845–852.
- de Santiago-Hernández, M. H., S. Martén-Rodríguez, M. Lopezaraiza-Mikel, K. Oyama, A. González-Rodríguez, and M. Quesada. 2019. The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology* 0:1–15.
- Santos-Gally, R., A. de Castro, R. Pérez-Barrales, and J. Arroyo. 2015. Styler polymorphism on the edge: unusual flower traits in Moroccan *Narcissus broussonetii* (Amaryllidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 177:644–656.
- Sapir, Y., and W. Scott Armbruster. 2010. Pollinator-mediated selection and floral evolution: From

- pollination ecology to macroevolution. *New Phytologist* 188:303–306.
- Schemske, D. W., and P. Bierzychudek. 2007. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Was Wright right? *Evolution* 61:2528–2543.
- Schemske, D. W., and H. D. Bradshaw. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:11910–11915.
- Schiestl, F. P., and S. D. Johnson. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* 28:307–315.
- Schlumpberger, B. O., A. A. Cocucci, M. More, A. N. Sersic, and R. A. Raguso. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* 103:1489–1500.
- Senties, E. M., M. Quesada, and S. Martén-Rodríguez. 2014. Evolución de los caracteres florales y los síndromes de polinización en dos especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Soler, C., M. Hossaert-McKey, B. Buatois, J.-M. Bessière, B. Schatz, M. Proffit, J. M. Bessire, B. Schatz, and M. Proffit. 2011. Geographic variation of floral scent in a highly specialized pollination mutualism. *Phytochemistry* 72:74–81.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:307–326.
- Streisfeld, M. A., and J. R. Kohn. 2005. Contrasting patterns of floral and molecular variation across a cline in *Mimulus aurantiacus*. *Evolution* 59:2548–2559.
- Streisfeld, M. A., and J. R. Kohn. 2007. Environment and pollinator-mediated selection on parapatric floral races of *Mimulus aurantiacus*. *Journal of Evolutionary Biology* 20:122–132.
- Suchet, C., L. Dormont, B. Schatz, M. Giurfa, V. Simon, C. Raynaud, and J. Chave. 2010. Floral scent variation in two *Antirrhinum majus* subspecies influences the choice of naïve bumblebees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:1015–1027.
- Suetsugu, K. 2013. Delayed autonomous self-pollination in two Japanese varieties of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 173:733–743.
- Sultan, S. E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology*:127–178.
- Sun, M., K. Gross, and F. P. Schiestl. 2014. Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Annals of Botany* 113:289–300.
- Terblanche, J. S., and B. Anderson. 2010. Variation of foraging rate and wing loading, but not resting metabolic rate scaling, of insect pollinators. *Naturwissenschaften* 97:775–780.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. The university of chicago press.
- Toleno, D. M., M. L. Durbin, K. E. Lundy, and M. T. Clegg. 2010. Extensive evolutionary rate variation in floral color determining genes in the genus *Ipomoea*. *Plant Species Biology* 25:30–42.
- Totland, O., and I. Matthews. 1998. Determinants of pollinator activity and flower preference in the early spring blooming *Crocus vernus*. *Acta Oecologica* 19:155–165.
- Tremblay, R. L., and J. D. Ackerman. 2007. Floral color patterns in a tropical orchid: Are they associated with reproductive success? *Plant Species Biology* 22:95–105.
- Tripp, E. A., and P. S. Manos. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution; international journal of organic evolution* 62:1712–37.
- Utech, F. H., and S. Kawano. 1975. Spectral polymorphisms in angiosperm flowers determined by differential ultraviolet reflectance. *The Botanical Magazine Tokyo* 88:9–30.
- Vorobyev, M., and R. Brandt. 1997. How do insect pollinators discriminate colors. *Israel Journal of Plant Sciences* 45:103–113.
- Wanderley, A. M., L. Galetto, and I. C. S. Machado. 2016. Functional decoupling between flowers and leaves in the *Ameroglossum pernambucense* complex can facilitate local adaptation across a pollinator and climatic heterogeneous landscape. *Journal of Evolutionary Biology* 29:528–540.
- Wang, H., L. Conchou, J.-M. Bessière, G. Cazals, B. Schatz, and E. Imbert. 2013. Flower color polymorphism in *Iris lutescens* (Iridaceae): Biochemical analyses in light of plant–insect interactions. *Phytochemistry* 94:123–134.
- Winter, Y., and O. Von Helversen. 1998. The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 168:105–111.

- Winter, Y., O. Von Helversen, U. M. Norberg, T. H. Kunz, and J. F. Steffensen. 1993. Flight cost and economy of nectar-feeding in the bat *Glossophaga soricina* (Phyllostamidae: Glossophaginae). Pages 167–174 in W. Barthlott, editor. *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments*. Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, DE.
- Wright, S. 1943. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*. *Genetics* 28:139–156.
- Yoshioka, Y., A. Horisaki, K. Kobayashi, S. Niikura, S. Ninomiya, R. Ohsawa, Syafaruddin, S. Niikura, S. Ninomiya, and R. Ohsawa. 2005. Intraspecific variation in the ultraviolet colour proportion of flowers in *Brassica rapa* L. *Plant Breeding* 124:551–556.
- Zhao, Z.-G. G., and Y.-K. K. Wang. 2015. Selection by Pollinators on Floral Traits in Generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along Altitudinal Gradients. *PLoS ONE* 10:e0118299.
- Zhao, Z.-G., and S.-Q. Huang. 2013. Differentiation of Floral Traits Associated with Pollinator Preference in a Generalist-Pollinated Herb, *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae). *International Journal of Plant Sciences* 174:637–646.
- Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. Pages 157–178 *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford university press.
- Zuker, A., T. Tzfira, H. Ben-Meir, M. Ovadis, E. Shklarman, H. Itzhaki, G. Forkmann, S. Martens, I. Neta-Sharir, D. Weiss, and A. Vainstein. 2002. Modification of flower color and fragrance by antisense suppression of the flavanone 3-hydroxylase gene. *Molecular Breeding* 9:33–41.

Fig. 1. Total, de estudios resultado de la búsqueda en el ISI web of Knowledge. Se muestra el total de estudios. Estudios que no cubren las comparaciones establecidas para esta revisión. Se muestra el número de estudios que incluyen comparaciones entre una o múltiples poblaciones.

Fig 2. Se muestra el porcentaje de estudios realizados en diferentes regiones geográficas que incluyen comparaciones entre rasgos florales en la distribución de diferentes especies de estudio.

Fig 3. Se muestra el porcentaje de estudios dirigidos a rasgos florales particulares A/R (Atracción/Reproductivos), A/E (Atracción/Ecológicos), R/E (Reproductivos/Ecológicos).

Fig. 1.

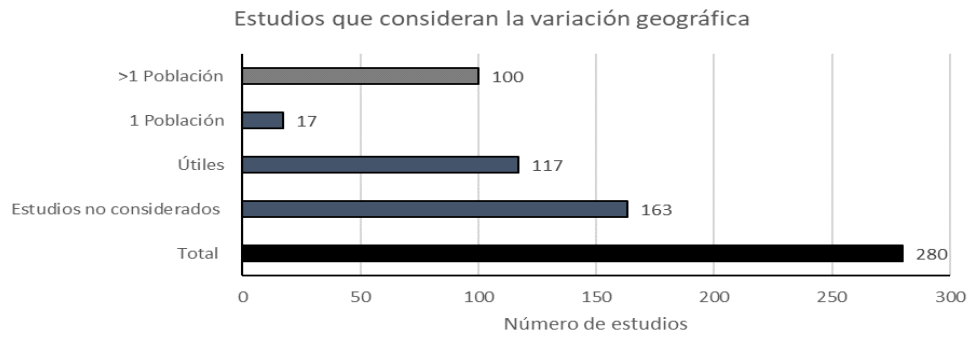


Fig 2.

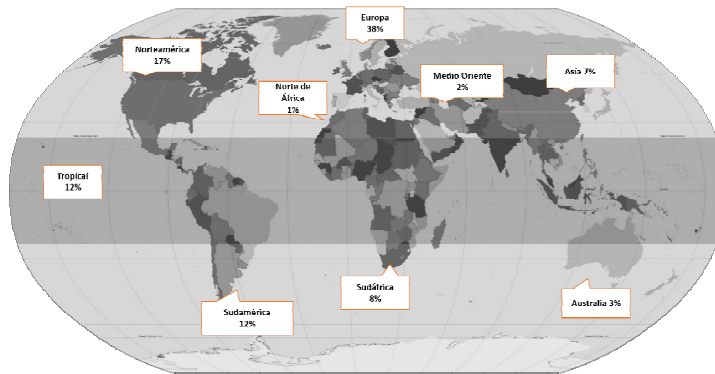
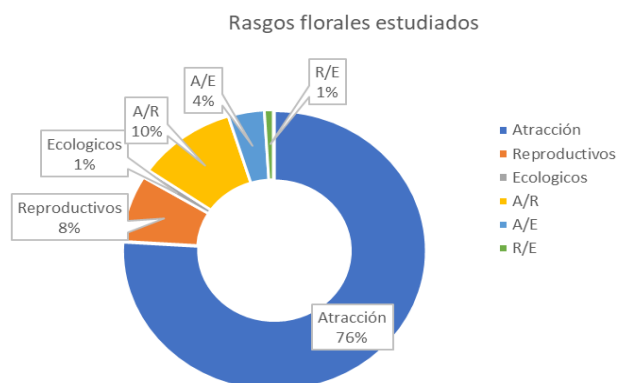


Fig 3.



CAPÍTULO III

**VARIACIÓN DE CARACTERES FLORALES EN LA DISTRIBUCION
GEOGRÁFICA DE SEIS ESPECIES DEL GENERO IPOMOEA SUBGENERO
QUAMOCLIT**

RESUMEN

Las interacciones entre plantas y animales han favorecido la diversidad de rasgos florales en las especies de angiospermas. La evidencia indica que los polinizadores más frecuentes y efectivos son la mayor fuerza selectiva que favorece distintos fenotipos florales, y se ha sugerido que la variación de los rasgos florales en la distribución geográfica de las angiospermas se debe principalmente a diferencias en la composición de la comunidad local de polinizadores. Por otro lado, las condiciones ambientales también pueden ser agentes selectivos que pueden favorecer la selección o la expresión de diferentes fenotipos florales dependiendo de las condiciones ambientales disponibles en la distribución geográfica de las especies de plantas. En este estudio, analizamos la variación de los rasgos florales de un conjunto de especies de plantas del género *Ipomoea* (Subgen. Quamoclit) que son cercanas filogenéticamente y que han divergido en sistema reproductivo, tipo de polinizador (abejas, polillas, colibríes y murciélagos) y tiempo de antesis (diurna/nocturna). Comparamos si los rasgos florales entre poblaciones difieren en tamaño, configuración de correlaciones entre rasgos, magnitud de integración fenotípica y color floral. Además, analizamos experimentalmente si las diferencias fenotípicas florales observadas en condiciones naturales son resultado de plasticidad fenotípica o selección natural y calculamos la heredabilidad de los rasgos florales para cada población. Nuestros resultados muestran que los rasgos florales de todas las especies de *Ipomoea* tienen poca variación dentro de las poblaciones y difieren significativamente de tamaño entre poblaciones. El tamaño de los rasgos y el color floral en especies como *I. hederifolia* e *I. neei* fue mayor en poblaciones localizadas a baja altitud y con menor precipitación; en el resto de las especies de estudio las correlaciones entre rasgos florales y variables geográficas o ambientales tuvieron magnitud pequeña o no fueron significativas. Por otro

lado, las especies de *Ipomoea* con antesis nocturna tuvieron flores menos integradas que especies con antesis diurna. Nuestros resultados también muestran que las flores de las especies de *Ipomoea* están formadas por módulos funcionales en eficiencia donación/transporte de polen y de atracción/restricción de polinizadores. En algunas poblaciones de especies autocompatibles la integración de rasgos de atracción/restricción de polinizadores fue mayor que los rasgos de eficiencia en la donación/recepción de polen. Finalmente, nuestros resultados muestran que las diferencias de tamaño, color floral, patrones de correlación entre rasgos y magnitudes de integración entre poblaciones son resultado de procesos de selección natural y no de plasticidad fenotípica. Ya que el estado de los caracteres florales en condiciones naturales fue conservado en plantas cultivadas en condiciones controladas y esta similitud entre fenotipos es resultado de altos valores de heredabilidad. Por lo tanto, nuestros resultados apoyan la teoría del mosaico geográfico de coevolución propuesto por John Thompson (1994), en la que se considera que la distribución geográfica de las especies de plantas ofrece un mosaico de condiciones selectivas que favorecen la evolución de las especies.

1. INTRODUCCION

La interacciones entre plantas y animales son mecanismos que han favorecido la diversificación de las angiospermas (van der Niet and Johnson 2012, van der Niet et al. 2014). Una de las interacciones planta-animal más importantes es la polinización que favorece la reproducción sexual de las plantas y beneficia a los polinizadores mediante recompensas como el néctar, polen o esencias (Fenster et al. 2004, Armbruster and Muchhala 2009, Mayer et al. 2011, Schiestl et al. 2011). Los polinizadores más frecuentes y efectivos son considerados los mayores agentes selectivos de los rasgos florales en angiospermas (Stebbins 1970). Esta estrecha relación entre plantas y polinizadores ha llevado a la postulación de hipótesis como los síndromes de polinización que sugiere que los polinizadores son los responsables de la diversidad de fenotipos florales y de la convergencia entre rasgos florales de plantas que comparten el tipo de polinizador (Síndromes de polinización) (Armbruster et al. 2000, Fenster et al. 2004, Martén-Rodríguez et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2014, Ashworth et al. 2015, de Santiago-Hernández et al. 2019). Por lo que cambios en la riqueza y abundancia en la comunidad de polinizadores efectivos entre poblaciones de una especie de planta pueden favorecer la divergencia del tamaño de los rasgos florales o la calidad y/o cantidad de recompensas como el néctar, polen o esencias (Herrera et al. 2006, 2008, 2015, Pérez-Barrales et al. 2007, Anderson and Johnson 2008, Medel et al. 2009, Schiestl et al. 2014). Sin embargo, la variación observada de los rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de plantas también puede ser resultado de plasticidad fenotípica o procesos adaptativos que ocurren como respuesta a condiciones ambientales de temperatura, humedad, luminosidad u otras interacciones bióticas como la herbivoría (Sánchez-Lafuente et al. 2005, Herrera et al. 2006, Medel et al.

2009, Sapir and Scott Armbruster 2010, Caruso et al. 2019, Sapir et al. 2019). Por lo tanto, la distribución geográfica de las especies de plantas ofrece un mosaico de condiciones selectivas tanto bióticas como abióticas que pueden estar favoreciendo la evolución de los rasgos florales en múltiples direcciones (Thompson 1994)

Las flores en angiospermas son unidades complejas compuestas por diferentes verticilos como la corola, el androceo y el gineceo que se desarrollan a corta distancia. El desarrollo cercano entre verticilos florales favorece correlaciones genéticas, limitaciones de desarrollo o relaciones funcionales como la recepción/donación de polen o la atracción de polinizadores (Berg 1960, Cheverud 1982, 1984, 1996, Herrera 2001, Armbruster et al. 2004, Pavlicev et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2011, Klingenberg 2014, Smith 2015). Estas relaciones favorecen diferentes magnitudes de correlación entre verticilos florales que son reguladas por procesos de selección natural o vínculos de desarrollo (Berg 1960). Para analizar la complejidad floral en un contexto evolutivo, se ha sugerido que estimar la magnitud de integración de los rasgos fenotípicos florales permite cuantificar el grado en el que los verticilos florales están relacionados (magnitud) y permite determinar el arreglo de las relaciones entre verticilos florales (patrones de correlación) (Berg 1960, Pigliucci 2003, Armbruster et al. 2004). Por lo tanto, estimar la magnitud de la integración fenotípica floral permite analizar el efecto de eventos históricos, fisiológicos, de desarrollo y fuentes adaptativas de variación ocurridos en la historia evolutiva de las especies de plantas (Rosas-Guerrero et al. 2011, Armbruster et al. 2014).

La magnitud de la integración fenotípica y los patrones de correlación entre rasgos florales dependen del nivel de especialización de la interacción entre las especies de plantas y sus polinizadores (Herrera 1988b, Herrera et al. 2002, Medel et al. 2009). Por ejemplo, especies de plantas con rasgos florales asociados a una polinización especializada (p. ej.,

flores con simetría bilateral o tubos florales largos) tienen menor variación de rasgos florales y una mayor magnitud de integración floral que aquellas especies de plantas con polinización más generalista (p.ej., flores con simetría radial o tubos florales cortos) (Herrera 1988a, Fenster 1991, Armbruster et al. 1999, Wolfe and Krstolic 1999, Herrera et al. 2002, Ushimaru et al. 2005, Meng et al. 2008, Armbruster and Muchhala 2009, Medel et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2011, Gomez et al. 2014). Otros estudios han sugerido que las especies de plantas con un sistema reproductivo autocompatible tienen mayor magnitud de integración floral que especies de plantas autoincompatibles (Berg 1960, Fenster 1991, Armbruster et al. 1999, Anderson and Busch 2006, Pérez et al. 2007a, Rosas-Guerrero et al. 2011, Fornoni et al. 2016). Esto se debe a que la autopolinización en plantas autocompatibles puede relajar el efecto selectivo de los polinizadores, manteniendo correlaciones entre rasgos poco relacionados (Pérez et al. 2007a, Rosas-Guerrero et al. 2011, Jiménez-Lobato and Núñez-Farfán 2012). En especies de plantas autoincompatibles la evidencia indica que la selección impuesta por los polinizadores minimiza la magnitud de integración fenotípica, ya que la selección ocurre principalmente sobre rasgos asociados a la donación/recepción de polen (Armbruster and Schwaegerle 1996, Rosas-Guerrero et al. 2011). Por otro lado, pocos estudios han incluido el análisis del color floral en la estimación de la integración fenotípica, a pesar de ser uno de los rasgos florales más importantes en la atracción de polinizadores (Smith 2015). La poca evidencia indica que el color floral puede estar correlacionado con el tamaño de la corola (Bradshaw et al. 1998, Hodges et al. 2002, Brothers et al. 2013, Wessinger et al. 2014) o la longitud de los rasgos reproductivos masculinos, femeninos o ambos (Bradshaw et al. 1998, Brothers et al. 2013, Wessinger et al. 2014); mientras que en otros estudios no se han encontrado correlaciones entre el color floral y otros rasgos florales (Galliot et al. 2006, Hall et al. 2006).

Otros estudios han analizado la variación de rasgos florales, la configuración de correlación entre rasgos y la magnitud de integración fenotípica floral en la distribución geográfica de las especies de plantas. La poca evidencia indica que las flores de distintas poblaciones pueden diferir en tamaño, color, forma y magnitud de integración fenotípica. Estas diferencias ocurren como resultado de procesos históricos (Maubecin et al. 2016), diferencias en la intensidad de interacciones bióticas como la polinización o la herbivoría (Gómez and Zamora 2006, Pérez-Barrales et al. 2007, Jiménez-Lobato and Núñez-Farfán 2012) o diferentes condiciones ambientales resultado de diferencias altitudinales (Totland 2001). Otros estudios han descrito que no hay correlaciones significativas entre la variación de los rasgos florales y condiciones bióticas o abióticas de las poblaciones analizadas (Ellis and Johnson 2009). En la mayoría de estos estudios el análisis de la variación de rasgos florales y la variación de la integración fenotípica floral se ha realizado principalmente en una especie de planta o especies de plantas con polinización diurna que son polinizadas por especies de abejas o colibríes. Además, muy pocos estudios han analizado de forma la relación del color floral con otros rasgos florales y su variación entre poblaciones de una especie de planta (p.ej. Ellis and Johnson 2009). A la fecha hay pocos estudios que hayan analizado en un contexto geográfico la variación de los rasgos florales y la magnitud de la integración fenotípica en especies de plantas relacionadas filogenéticamente que han divergido en sistema reproductivo y tipo de polinizador. Por lo tanto, es importante analizar la variación de rasgos florales y la magnitud de integración fenotípica en grupos de especies de plantas relacionadas filogenéticamente que han divergido en tipo de polinizador, sistema reproductivo y tiempo de antesis floral.

En este estudio seleccionamos especies de *Ipomoea* que son cercanas filogenéticamente que comparten sitios de distribución y que han divergido en tipo de polinizador y antesis floral. Analizamos si hay diferencias en la estructura de correlaciones entre rasgos, en la magnitud de integración fenotípica floral y si los rasgos florales difieren entre poblaciones de las especies de plantas. También analizamos si la variación de los rasgos florales está relacionada con el sistema reproductivo (autocompatible/autoincompatible), el momento de antesis (diurno/nocturno) y condiciones ambientales de las poblaciones de estudio. Además, pusimos a prueba si las diferencias observadas en condiciones naturales son resultado de plasticidad fenotípica o selección natural y analizamos la magnitud de heredabilidad de los rasgos florales entre poblaciones. Seleccionamos especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae) como nuestro sistema modelo. Este género de plantas es uno de los más diversos en México con 90 especies aproximadamente (McDonald 1991, Miller et al. 2004). Las especies seleccionadas incluyeron todos los síndromes de polinización descritos para el género *Ipomoea* (Rosas-Guerrero et al. 2011, 2014, de Santiago-Hernández et al. 2019) y pertenecen al subgénero monofilético *Quamoclit* cuyo centro de origen es México (McDonald 1991, Miller et al. 1999, 2002, Manos et al. 2001, Eserman et al. 2014). Por lo tanto, este es un sistema ideal para evaluar la variación de rasgos florales en un contexto geográfico en especies de plantas filogenéticamente relacionadas que han divergido en el tipo de polinización y sistema reproductivo. En este estudio también incluimos el análisis cuantitativo del color floral que es una variable poco considerada en la literatura y que es fundamental en la atracción de polinizadores. Cultivamos plantas de cada población de cada especie de *Ipomoea* en condiciones controladas de invernadero para determinar si las diferencias observadas en condiciones naturales se deben a plasticidad fenotípica o procesos de adaptación local.

Esperamos que los rasgos florales, la magnitud de integración y los patrones de correlación difieran significativamente entre poblaciones para cada especie de *Ipomoea*. Esperamos mayor integración fenotípica en rasgos florales reproductivos que en rasgos ligados a la atracción de polinizadores. También esperamos que las especies con polinización especializada o con un sistema reproductivo autoincompatible tengan una menor variación de rasgos florales y una menor magnitud de integración floral que especies con polinización más generalista o autocompatibles. También esperamos que las diferencias fenotípicas florales observadas en condiciones naturales se conserven entre flores de plantas de cada población cultivadas en condiciones controladas. Finalmente, esperamos mayor heredabilidad en rasgos florales asociados a la donación/recepción de polen que en rasgos asociados a la atracción de polinizadores.

2. Materiales y Métodos

2.1 Especies de estudio

Seleccionamos seis especies del género *Ipomoea* que pertenecen al subgénero monofilético *Quamoclit* (McDonald 1991, Miller et al. 1999). Las especies seleccionadas tienen diferentes síndromes florales (Tabla 1). Todas las especies de *Ipomoea* tienen amplia distribución en México a excepción de *I. chamelana* que es una especie endémica con distribución restringida a la costa de Jalisco, México (Fig. 1). Las especies fueron seleccionadas por su cercanía filogenética (Apéndice S1: Fig. S1) (Miller et al. 1999) y fenología floral (de Santiago-Hernández et al. 2019). Todas las especies seleccionadas tienen un sistema reproductivo autocompatible a excepción de *I. ampullacea* e *I. neei* que son autoincompatibles (McDonald et al. 2011) (Tabla 1).

Tabla 1. Rasgos florales de las especies de *Ipomoea* seleccionadas. Todas las especies tienen flores con simetría radial y ofrecen néctar como recompensa para atraer a los polinizadores. Forma: C-Campana, T-Tubular; Tamaño M- Medio (15-30 mm), G-Grande (30-60 mm), P-pequeño (>60 mm), Guías de néctar: A-Ausentes, P-Presentes, Órganos sexuales: E-Exertos, I-Insertos, Aroma: I- Imperceptible, F-Fuerte, D-Débil; Compatibilidad: C- Autocompatible, I-Autoincompatible. Polinizadores efectivos (de Santiago-Hernández et al. 2019).

Especie de <i>Ipomoea</i>	Color	Forma	Tamaño	Guías de néctar	Órganos sexuales	Aroma	Compatibilidad	Antesis	Polinizadores
<i>Ipomoea alba</i>	Blanco	T	P	A	E	D	C	Nocturna	Polilla
<i>Ipomoea ampullacea</i>	Blanco	C	P	A	E	F	I	Nocturna	Murciélago
<i>Ipomoea chamelana</i>	Amarillo	C	M	A	I	I	C	Diurna	Abeja
<i>Ipomoea coccinea</i>	Rojo, amarillo	T	G	P	E	I	C	Diurna	Colibrí
<i>Ipomoea hederifolia</i>	Rojo	T	G	A	E	I	C	Diurna	Colibrí/mariposa
<i>Ipomoea neei</i>	Rojo oscuro y amarillo	C/T	G	A	E	I	I	Nocturna	Murciélago/colibrí

2.2 Área de estudio

Para seleccionar las poblaciones de estudio, realizamos una búsqueda de la distribución geográfica de todas las especies seleccionadas en herbarios y bases de datos electrónicas como: The Plant List, Herbario Nacional de México “MEXU” (Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM), Herbario “XAL” (Instituto de Ecología A.C.), Tropicos, Global of biodiversity Heritage Library, JSTOR plant Science, The New York Botanical Garden Virtual Herbarium. También incluimos registros de observaciones de la plataforma “Naturalista” (Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, CONABIO). Seleccionamos las poblaciones en función de la accesibilidad a los sitios y los registros más recientes. Seleccionamos poblaciones cuya cobertura vegetal natural fuese amplia y que cubrieran la mayor parte de la distribución geográfica de las especies de *Ipomoea* en México (fig. 1) (Apéndice S1: Tabla S1). Con la información fenológica se determinó que todas las especies seleccionadas tienen un periodo de floración de agosto a mayo (Chemás-Jaramillo and Bullock 2002, Wolfe and Sowell 2006, Carranza 2008, de Santiago-Hernández et al. 2019). Durante agosto del 2014 a junio del 2015 realizamos salidas a campo para la recolección de datos. Para determinar si las condiciones ambientales de precipitación y temperatura de las poblaciones de estudio está relacionada con la variación de los rasgos florales, obtuvimos las normales climatológicas de temperatura y precipitación media anual disponibles en el Servicio Meteorológico Nacional (SMN) (“Servicio Meteorológico Nacional” 2020).

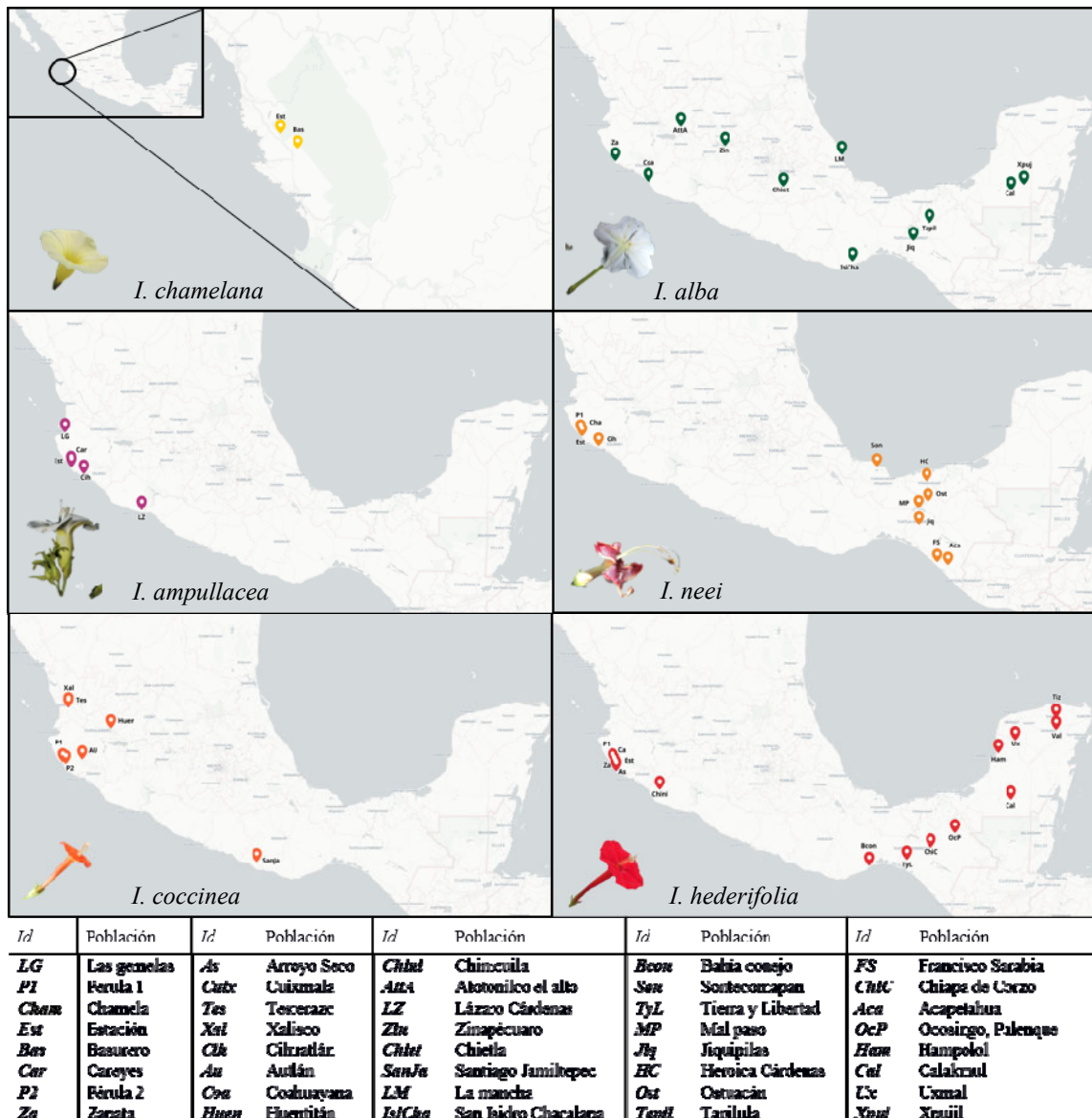


Fig. 1. Poblaciones seleccionadas para cada especie de *Ipomoea*. Cada mapa incluye nombre e imagen de la especie de *Ipomoea*. Abajo la lista de las poblaciones con su *Id* correspondiente.

2.3 Medición de rasgos florales

Para determinar si los rasgos florales de cada especie de *Ipomoea* difieren en tamaño y magnitud de integración floral entre poblaciones, seleccionamos 30 individuos al azar en cada población seleccionada. Seleccionamos 10 flores de cada individuo y

medimos los rasgos florales *in situ* (fig. 2). Cada rasgo floral fue medido utilizando un Vernier digital (Mitutoyo Corp., Kawasaki, Japan). Las medidas incluyeron: Diámetro de la Corola (DC), longitud de la corola (LC), Diámetro del tubo floral (DG), Longitud del tubo (LT), Longitud del pistilo (LP) y Estambres ordenados de mayor a menor tamaño (S1, S2, S3, S4 y S5) (fig. 2). Con el rasgo LP y el promedio de la longitud de los estambres (S1-S5) calculamos la distancia estigma-antera, ya que se ha sugerido que esta distancia tiene un vínculo muy estrecho con la eficiencia de polinización y determina el grado de autopolinización en especies de plantas con flores hermafroditas autocompatibles (Wilson 1995, Anderson and Johnson 2008). Para cuantificar la magnitud de variación de los rasgos florales dentro de las poblaciones calculamos el coeficiente de variación para cada rasgo floral mediante Proc means en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014). Para probar si los rasgos florales difieren en tamaño entre poblaciones, utilizamos un modelo lineal generalizado mixto (Proc Glimmix) (SAS Institute Inc 2014), uno para cada variable floral medida. Cada rasgo floral y la población se utilizaron como factores fijos y la flor por individuo como factor aleatorio. Para cada análisis se utilizó una distribución normal y la función asociada Identity. Para obtener los medios mínimos cuadrados en la escala original utilizamos la opción “Ilink” en el estado LSmeans.

Para determinar si el color floral difiere entre poblaciones, realizamos mediciones de color utilizando un Espectrofotómetro Unispec-SC (190-730 UV-VIS). Se utilizó una fuente lumínica de halógeno al 90% (sugerencia del fabricante) con un clip estándar con ángulo de incidencia de 45° y se excluyó la luz del ambiente. Las lecturas de color se tomaron en cada flor de la que se obtuvieron las medidas morfométricas. Obtuvimos mediciones de color en tres sitios de la corola: Pétalos (CC), Tubo Floral (CT) y guías de

néctar (NG) (fig. 1c). Para mejorar la precisión de las mediciones de color, el espectrofotómetro fue programado para obtener tres mediciones que fueron promediadas automáticamente. Cada medición de color fue transformada a la escala de valores triestimulares del sistema colorimétrico *CIELab* (Cie 2004). Este sistema define el color en tres coordenadas L , a y b , donde L mide la luminosidad y varía de 0 (negro) hasta 100 (blanco); a que va de -110 hasta 110, donde los valores negativos corresponden al color verde y los positivos al rojo; b tiene valores que van de -110 hasta 110, los valores negativos representan el color azul y los valores positivos representan al color amarillo. Estas variables en conjunto (L , a y b) son coordenadas que representan un espacio tridimensional donde los colores cambian cuantitativamente, facilita la interpretación de los datos y pueden ser representadas en una escala visual de color (Tzeng and Berns 2005, Schanda 2007). Para transformar el espectro electromagnético al sistema colorimétrico *CIELab* utilizamos el paquete “pavo” en R Project (Maia et al. 2013) (fig. 5). Utilizamos el promedio de los valores L , a y b de las flores de cada individuo como valor único. Con los valores promedio de los individuos se obtuvo la media poblacional de L , a y b . Con la media poblacional de las variables L , a y b calculamos un valor de disimilitud “ ΔE ”. Obtuvimos los valores de ΔE mediante la fórmula: $\Delta E = ((L_1 - L_2)^2 + (a_1 - a_2)^2 + (b_1 - b_2)^2)^{1/2}$; donde L_1 , a_1 , y b_1 representan valores *CIELab* de la población 1 y L_2 , a_2 , y b_2 representan los valores de la población 2. Valores ΔE menores a 2 son considerados iguales. Con los valores de ΔE construimos una matriz de disimilitud que fue analizada mediante un análisis MDS (Multidimensional scaling) (Proc MDS) (SAS Institute Inc 2014). Debido a que los valores ΔE son medidas de distancia euclidiana absoluta utilizamos la función “Absolute”. El análisis se realizó para todos los sitios donde se realizaron mediciones de color: Pétalos

(Lc, ac y bc), Tubo Floral (Lt, at y bt) y guías de néctar (LNG, aNG y bNG). Todos los análisis fueron realizados en el paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

Para determinar el grado de similitud del conjunto de todos los rasgos florales entre poblaciones de cada especie de *Ipomoea* utilizamos un análisis de escalamiento multidimensional (MDS). Construimos una matriz de datos donde indicamos al modelo mediante una variable ID que cada observación de cada variable corresponde a un único individuo dentro de cada población. Con esta matriz de datos construimos una matriz de distancia con el Proc Distance y la analizamos con el Proc MDS utilizando la función “absolute” en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

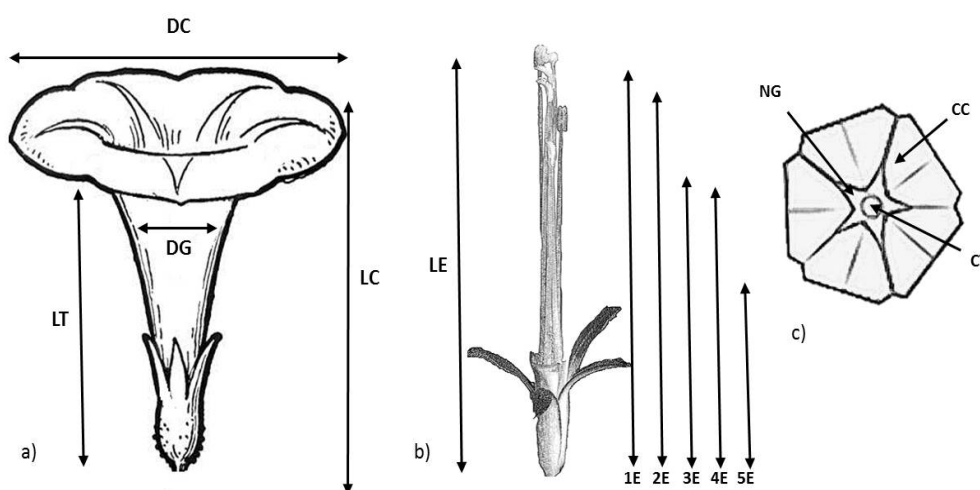


Fig. 2. a) Mediciones tomadas para cada flor en las especies de *Ipomoea* seleccionadas: Diámetro de la Corola (**DC**), longitud de la corola (**LC**), Diámetro del tubo floral (**DG**), Longitud del tubo floral (**LT**). b) Mediciones órganos reproductivos: Longitud del Estilo (**LE**), Estambres (**S1, S2, S3, S4, S5**). c) Mediciones del color floral: Color de la Corola (**CC**), Tubo Floral (**CT**) y guías de néctar (**NG**).

2.4 Integración floral

Para calcular el índice de integración floral utilizamos la varianza de los autovalores de una matriz de correlación obtenida mediante un análisis de componentes principales (Wagner 1984, Cheverud et al. 1989). Calculamos la magnitud de integración fenotípica para cada población de cada especie de *Ipomoea*. Calculamos un índice de integración total que incluyó todos los rasgos florales medidos (DC, LC, LT, DT, S1-S5, LP, Lc, ac, bc, Lt, at, bt, LNG, aNG y bNG). Para determinar si hay diferencias en la magnitud de integración entre rasgos asociados funcionalmente, calculamos un índice de integración para rasgos florales relacionados a la eficiencia en la recepción/donación de polen (LT, S1-S5 y LP) y un índice de integración para rasgos asociados con la atracción/restricción de polinizadores (DC, LC, LT, DT, Lc, ac, bc, Lt, at, bt, LNG, aNG y bNG). Debido a que las poblaciones de estudio difieren en tamaño de muestra, calculamos un índice de integración corregido que está expresado como el porcentaje del máximo valor posible (Wagner 1984, Pérez-Barrales et al. 2007). Para calcular los índices de integración utilizamos el paquete PHENIX v1.3.1 (Torices and Muñoz-Pajares 2015) en el paquete estadístico R-package (R Core Team 2016). Para determinar la similitud entre índices de integración de las poblaciones de *Ipomoea*, utilizamos un análisis de escalamiento multidimensional (MDS). Construimos una matriz de distancia con el índice de integración de atracción/restricción de polinizadores y el índice de eficiencia en la recepción/donación de polen. La matriz de distancia fue construida con el Proc Distance y fue analizada con el Proc MDS utilizando la función “absolute” ambos implementados en el paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

2.5 Correlación entre rasgos florales, índices de integración floral y variables geográficas y ambientales

Para determinar la magnitud de correlación entre rasgos florales; rasgos florales y variables geográficas longitud, latitud y altitud; rasgos florales y condiciones ambientales (precipitación media anual y temperatura media anual) y entre los índices de integración (total, rasgos de eficiencia en la recepción/donación de polen y de atracción/restricción de polinizadores) y variables geográficas y ambientales realizamos un análisis de correlación de Pearson (Proc Corr) utilizando el valor promedio de cada rasgo floral de cada individuo y el índice de integración para cada especie de *Ipomoea* en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

2.6 Analisis de igualdad de matrices de covarianza y correlación

Para probar si hay diferencias en la estructura de las matrices de correlación y covarianza de los rasgos florales entre poblaciones realizamos un análisis de igualdad de matrices de correlación y covarianza implementado en el Proc Glimmix en el paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014). Construimos una matriz de datos donde indicamos al modelo mediante una variable ID que cada observación de cada variable corresponde a un único individuo dentro de cada población. Utilizamos todos los rasgos florales medidos (DC, LC, LT, DT, S1-S5, LP, Lc, ac, bc, Lt, at, bt, LNG, aNG y bNG) y la población como efectos fijos y al individuo por población como efecto aleatorio.

2.7 Cultivo en invernadero y heredabilidad de rasgos florales

Para determinar si las diferencias de los rasgos florales observadas en condiciones naturales son producto de plasticidad fenotípica o selección natural, colectamos semillas de cada individuo en cada población de cada especie de *Ipomoea* y geminamos 20 semillas de cada individuo. Para *Ipomoea chamelana*, *I. hederifolia* e *I. coccinea* las semillas fueron

hidratadas por ocho horas y se colocaron en una germinadora a 30° C y 12 horas de luz. Posterior a la germinación de las semillas, las plántulas fueron trasplantadas a un invernadero. Para *I. ampullacea*, *I. neei* e *I. alba* las semillas fueron sembradas directamente en el sustrato. El sustrato fue una mezcla de 30% de arena y 70% de “peat moss” comercial “Premier”. Las plántulas se dejaron desarrollar hasta edad adulta y producción de flores. Se tomaron mediciones de los rasgos florales usando el mismo método para medir flores en condiciones naturales (véase morfometría y fig. 2). Para determinar si hay diferencias entre los rasgos florales medidos en condiciones naturales y rasgos medidos en condiciones de invernadero, utilizamos un modelo lineal generalizado mixto (Proc Glimmix) (SAS Institute Inc 2014), uno para cada variable floral medida. El modelo incluyó cada rasgo floral y a la población por tratamiento (Campo/Invernadero) como factores fijos y la flor por individuo como factor aleatorio. Para cada análisis se utilizó una distribución normal y la función asociada Identity. Para obtener los medios mínimos cuadrados en la escala original utilizamos la opción “Ilink” en el estado LSmeans. Todos los análisis fueron realizados en el paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

Para calcular la magnitud de heredabilidad (h^2) de los rasgos florales utilizamos el método de regresión padre-descendencia (Falconer and Mackay 1989). Calculamos el coeficiente de regresión (b_{op}) que es igual al valor de heredabilidad en sentido estricto (h^2) mediante la siguiente ecuación $b_{op} = \text{COV}^{\text{OP}} / \text{VAR}^{\text{P}} = h^2$, donde b_{op} es el coeficiente de regresión, COV^{OP} es la covarianza entre los hijos y padres, VAR^{P} es la varianza de los padres y h^2 es la magnitud de heredabilidad. En esta ecuación se considera que COV^{OP} es igual a la varianza genética aditiva y VAR^{P} es la varianza fenotípica (Falconer and

Mackay 1989, Roff 1997). Calculamos la heredabilidad de cada rasgo floral para cada población mediante un análisis de regresión lineal (Proc Mixed), utilizamos el valor del rasgo de la descendencia como variable dependiente y el valor del rasgo de los padres como variable independiente (Stroup et al. 2018). Todos los análisis se realizaron en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

3. RESULTADOS

Medimos un total de 13,501 flores en condiciones naturales: 2696 flores de *Ipomoea alba*, 465 *I. ampullacea*, 600 *I. chamelana*, 2100 *I. coccinea*, 4460 *I. hederifolia* y 3180 de *I. neei*. Nuestros resultados mostraron que los rasgos florales DC, LC, LT, DT, S1-S5 y LP tuvieron coeficientes de variación (CV) menores al 10% en todas las poblaciones de las especies *I. chamelana*, *I. alba*, *I. ampullacea* e *I. neei*, a excepción del rasgo DC en ocho poblaciones de *I. alba* (Apéndice S2: Tabla S1). En *I. hederifolia* todos los rasgos florales tuvieron CV mayores al 10% y esta magnitud varió para el mismo rasgo floral entre poblaciones. Los rasgos LC y LT tuvieron CV entre el 10 y el 18% entre poblaciones; DC, DT y S1-S5 entre el 10 y el 36% y el rasgo LP tuvo CV entre el 13 y el 36%. Por otro lado, los CV de las variables de color *L*, *a* y *b* fueron menores al 2% para la corola, tubo floral y guías de néctar en cada población de las especies con flores de tonos rojos *I. hederifolia*, *I. coccinea* e *I. neei*. En especies con flores blancas como *I. alba* e *I. ampullacea* la variable *L* tuvo CV menor al 1% en todas las poblaciones. Para ambas especies, la variable *a* tuvo CV menores al 12% en la corola, tubo floral y guías de néctar; para las mismas estructuras la variable *b* tuvo CV menores al 20% en *I. alba* y menores al 7% en *I. ampullacea* (Para más detalles véase Apéndice S2: Tabla S1).

El tamaño de los rasgos florales tuvo diferencias significativas de tamaño entre poblaciones de cada especie de *Ipomoea* (Apéndice S2: Tabla S2). En *I. chamelana* todos los rasgos florales de la población Est fueron de mayor tamaño que los rasgos florales de la población Bas y en todos los casos estas diferencias fueron significativas, a excepción de los rasgos LT y DC. En *I. alba* los rasgos florales LC, LT, DC, S1-S5 y LP tuvieron diferencias significativas de tamaño entre poblaciones, donde la población Tapil tuvo los rasgos florales de mayor tamaño; en segundo lugar, las poblaciones Cal, Chiet, IsiCha y Xpuj; en tercer lugar, las poblaciones Za y Zin; en cuarto lugar, las poblaciones AttA y Jiq y finalmente la población LM tuvo los rasgos florales más pequeños. El rasgo DT en *I. alba* fue de mayor tamaño en la población Zin; en segundo lugar, en las poblaciones LM y Za; en tercer lugar, las poblaciones AttA, Cl, IsiCha, Coa, Xpuj y Tapil y finalmente las poblaciones Chiet y Jiq tuvieron el DT más pequeño entre todas las poblaciones. Para *I. ampullacea* los rasgos florales LC, LT, DC y DT en las poblaciones Cihu, Cuix, LG y LZ tuvieron un tamaño significativamente mayor que las poblaciones Car y Est. Los rasgos reproductivos S1-S5 y LP de la población Est tuvieron el tamaño más pequeño entre todas las poblaciones de *I. ampullacea*. En *I. neei* todos los rasgos florales de la población HC tuvieron un tamaño significativamente mayor que en todas las poblaciones analizadas; en segundo lugar, la población FS; en tercero las poblaciones Est y Cihu y finalmente las poblaciones Aca, Ost, MP y Jiq tuvieron los rasgos florales de menor tamaño con diferencias significativas entre ellas y con el resto de las poblaciones. Para *I. coccinea* las poblaciones Huen y P2 tuvieron los rasgos florales de mayor tamaño, en segundo lugar, las poblaciones P1 y Au; en tercer lugar, las poblaciones Xal y SanJa y finalmente la población Tes la cual tuvo los rasgos florales más pequeños entre todas las poblaciones. En *I.*

hederifolia la población Za tuvo los rasgos florales de mayor tamaño; en segundo lugar, las poblaciones Tiz, P1 y Ham; en tercer lugar, Val y Bcon, finalmente, las poblaciones Ux Ca, OcP, As, Est, Cal TyL, ChiC y Chini tuvieron diferencias significativas entre ellas y con el resto de las poblaciones y tuvieron los rasgos florales de menor tamaño en ese orden de mayor a menor respectivamente.

La distancia estigma-antera (DAS) no tuvo diferencias significativas entre poblaciones de las especies *I. chamelana*, *I. alba*, *I. ampullacea* e *I. neei*. En *I. coccinea*, la distancia estigma-antera fue mayor en las poblaciones P1, Tes y Au (2 ± 0.2 milímetros) que en las poblaciones P2, SanJa, Xal y Huen (1.5 ± 0.15 mm), esta diferencia en la distancia estigma-antera fue significativa. En *I. hederifolia*, las poblaciones Ham, Za, Car, Tiz, Bcon Ux, P1 y Val tuvieron la mayor distancia estigma antera (3.3 ± 0.2 milímetros) entre todas las poblaciones, no tuvieron diferencias significativas entre ellas, pero si fueron diferentes con resto de las poblaciones. Así mismo, las poblaciones OcP, Cal, ChiC y Chini no tuvieron diferencias significativas entre ellas; tuvieron una distancia estigma-antera entre 2 y 1.5 mm y fueron significativamente distintas del resto de las poblaciones. Finalmente, las poblaciones Est y TyL fueron las poblaciones con la menor distancia estigma-antera (1 ± 0.2 mm), no tuvieron diferencias significativas entre ellas, pero si fueron significativamente distintas del resto de las poblaciones analizadas (Apéndice S2: Tabla S3 y Fig. S1).

El color de la corola, tubo y guías de néctar no tuvo diferencias entre poblaciones de *I. alba* e *I. ampullacea* con flores de color blanco, ni entre las poblaciones de *I. chamelana* con flores amarillas. En especies de *Ipomoea* con flores de tonos rojos *I. coccinea*, *I. hederifolia* e *I. neei* algunas poblaciones tuvieron diferencias de color floral. En *I. coccinea*, el color de la corola, tubo floral y guías de néctar fue más intenso en las

poblaciones SanJa, Tes y Xal que en las poblaciones P1, P2, Huen y Au. En *I. hederifolia* las poblaciones Cal, OcP, ChiC, TyL y Chini tuvieron coloraciones más claras que las poblaciones As, Bcon, Car, Est, Ham, P1, Ux, Val y Za que tuvieron una coloración roja muy intensa. El color del tubo floral tuvo mayor similitud entre la mayoría de las poblaciones de *I. hederifolia* a excepción de la población Cal que tuvo una coloración más clara. En *I. neei*, las poblaciones Aca, Jiq, P1, MP y Ost tuvieron una coloración muy similar entre ellas para la corola, tubo floral y guías de néctar y fueron muy distintas de las poblaciones Est, Cha, FS, HC y Son que tuvieron una coloración más intensa para las tres estructuras florales. Solamente la población Cihu fue diferente en color de corola, tubo floral y guías de néctar con todas las poblaciones de *I. neei* (Apéndice S2: Fig. 2).

El análisis de similitud de los rasgos florales entre poblaciones mostró que los individuos de la población Est de *I. chamelana* tuvieron mayor similitud entre ellos que con los rasgos florales de individuos de la población Est, aunque estas diferencias fueron pequeñas. En las especies *I. alba* e *I. ampullacea* los individuos de distintas poblaciones compartieron tamaño de rasgos y color florales, por lo que los individuos no formaron agrupaciones (fig. 3). En *I. neei* los individuos formaron tres grupos en función de su similitud; el primer grupo estuvo formado exclusivamente por individuos de la población Cihu; el segundo grupo por individuos de las poblaciones Aca, Jiq, P1, MP y Ost y el tercer grupo formado por individuos de las poblaciones Est, Cha, FS, HC y Son (fig. 3). En *I. coccinea* los individuos formaron dos grupos; el primer grupo estuvo formado por individuos de las poblaciones P1, P2, Huen y Au, y el segundo grupo por las poblaciones SanJa, Tes y Xal. Los individuos de *I. hederifolia* formaron cinco agrupaciones; el primer grupo estuvo formado por individuos de las poblaciones ChiC y Chini; el segundo grupo

por individuos de las poblaciones As, Bcon, Car, Est, Ham, P1, Ux, Val y Za; los tres últimos grupos estuvieron formados exclusivamente por individuos de una población particular Cal, OcP y TyL.

Las correlaciones entre rasgos florales y las variables geográficas de altitud, longitud y latitud de las poblaciones tuvieron diferentes magnitudes entre especies de *Ipomoea*. En la especie autocompatible *I. hederifolia* todos los rasgos florales (DC, LC, LT, DT, S1-S5 y LP) tuvieron correlaciones significativas negativas con la altitud, longitud ($r \leq -0.8$) y precipitación ($r < -0.3$). Así mismo, en la especie autoincompatible *I. neei* todos los rasgos florales a excepción de los rasgos LT y DC tuvieron correlaciones significativas negativas con la altitud y longitud de las poblaciones ($r \leq -0.4$). El tamaño de todos los rasgos florales de *I. hederifolia* e *I. neei* estuvo correlacionado con la temperatura media anual ($r \leq 0.3$). En el resto de las especies de *Ipomoea* las correlaciones significativas entre rasgos florales y la altitud de las poblaciones fueron de magnitud pequeña ($r \leq 0.1$). El tamaño de los rasgos florales de *I. coccinea* tuvo correlaciones negativas con la longitud geográfica ($r \leq -0.4$) y la precipitación media anual ($r < -0.3$). En *I. ampullacea* las correlaciones del tamaño de los rasgos florales fueron positivas con la longitud ($r \leq 0.3$) y la precipitación ($r < 0.4$) (Apéndice S3: fig. S1).

En las tres especies de *Ipomoea* con flores de tonos rojos *I. neei*, *I. coccinea* e *I. hederifolia* las variables de color *L*, *a* y *b* tuvieron diferentes magnitudes de correlación con variables geográficas o ambientales. En *I. hederifolia* las variables de color *L*, *a* y *b* de la corola y el tubo floral tuvieron correlaciones significativas negativas con las variables altitud, latitud y precipitación de las poblaciones, mientras que en las guías de néctar la correlación fue positiva. Por lo que las flores de *I. hederifolia* tuvieron flores rojas de

mayor intensidad en la corola y el tubo floral en poblaciones que se localizan a menor altitud, latitud y con mayor temperatura media anual; mientras que el color en las guías de néctar fue menos intenso en poblaciones a baja altitud, latitud y con menor temperatura media anual. En *I. coccinea* e *I. neei* las variables *L* y *b* tuvieron correlaciones positivas con la altitud, longitud, latitud y la precipitación media anual para la corola, tubo floral y guías de néctar, mientras *a* que indica la intensidad del color rojo tuvo correlaciones negativas con las tres variables geográficas y la precipitación media anual de las poblaciones. Este resultado indica que la intensidad del color de la corola, tubo floral y guías de néctar en flores de *I. coccinea* e *I. neei* decrece de rojo a naranja conforme la altitud de las poblaciones se incrementa. Las variables de color de *L*, *a* y *b* en *I. alba* e *I. ampullacea* con flores blancas no tuvieron correlaciones significativas con ninguna variable geográfica o ambiental.

3.1 Estructura de correlaciones de rasgos florales

La estructura de las matrices de correlación y covarianza de los rasgos florales entre poblaciones de cada especie de *Ipomoea* tuvieron diferencias significativas a excepción de las poblaciones de *I. chamelana*. La magnitud de las correlaciones entre rasgos florales varió dentro y entre las poblaciones de cada especie de *Ipomoea* (fig. 4). Los rasgos reproductivos masculinos (S1-S5) tuvieron correlaciones significativas entre ellos en todas las poblaciones de todas las especies de *Ipomoea*. La correlación entre rasgos reproductivos masculinos (S1-S5) y femeninos (LP) fue significativa en todas las especies a excepción de las poblaciones de la especie autoincompatible *I. ampullacea*. En las poblaciones de *I. alba*, *I. neei* e *I. chamelana* las correlaciones entre rasgos reproductivos masculinos y femeninos fueron positivas, mientras que en algunas poblaciones de *I.*

hederifolia e *I. coccinea* fueron negativas. Los rasgos de atracción de polinizadores (LC, DC, LT y DC) y las variables de color floral para el tubo, corola y guías de néctar (Lc, ac, bc, Lt, at, bt, LNG, aNG y bNG) variaron en magnitud, significancia y en dirección positiva o negativa dentro de cada población de las especies de *Ipomoea* (fig. 4).

Fig. 3. Resultado del análisis MDS con todos los rasgos florales. Nombre de las especies de *Ipomoea* en la parte superior de cada figura. Colores indican distintas poblaciones. Colores intensos indican regiones de mayor similitud entre poblaciones.

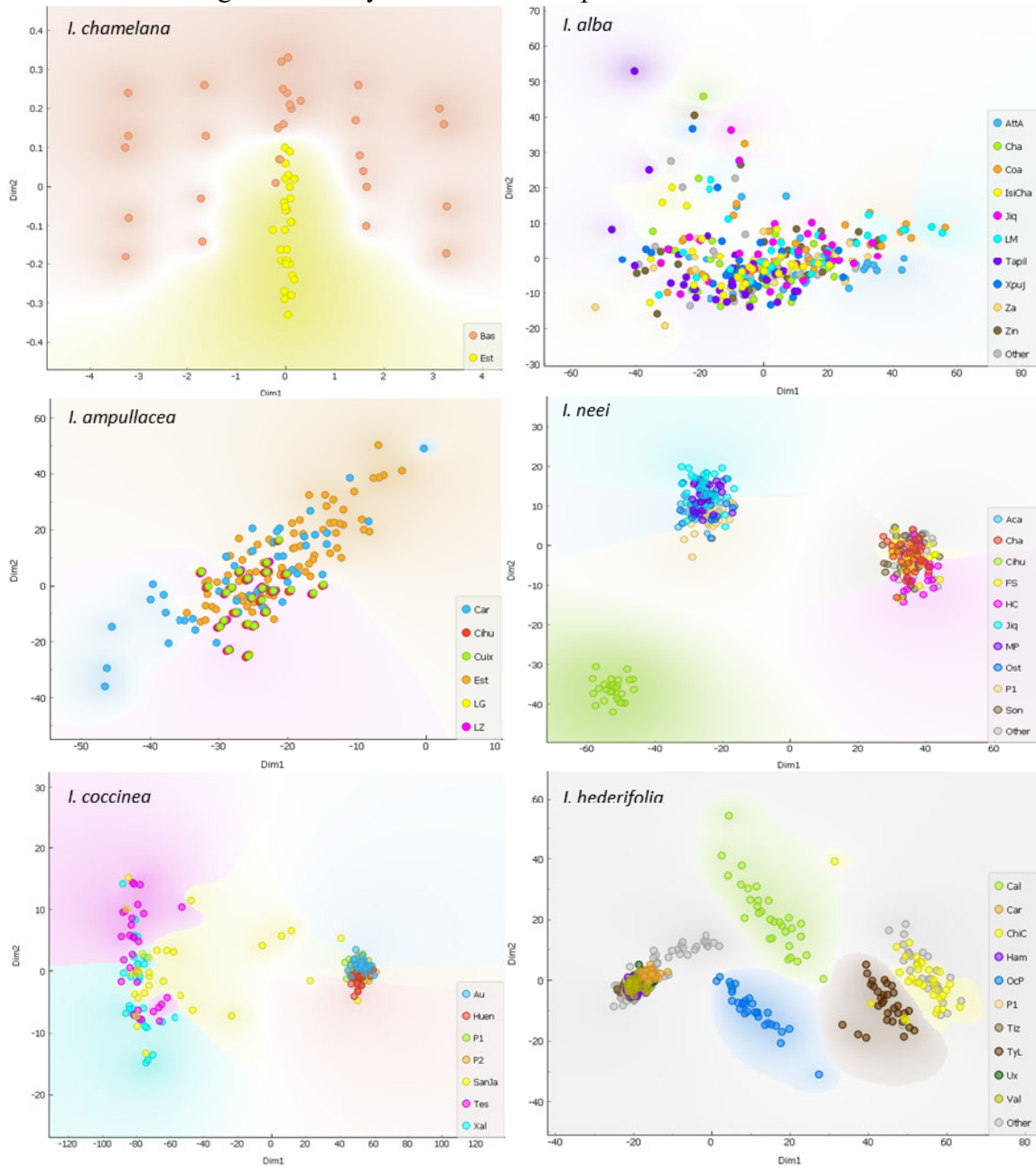
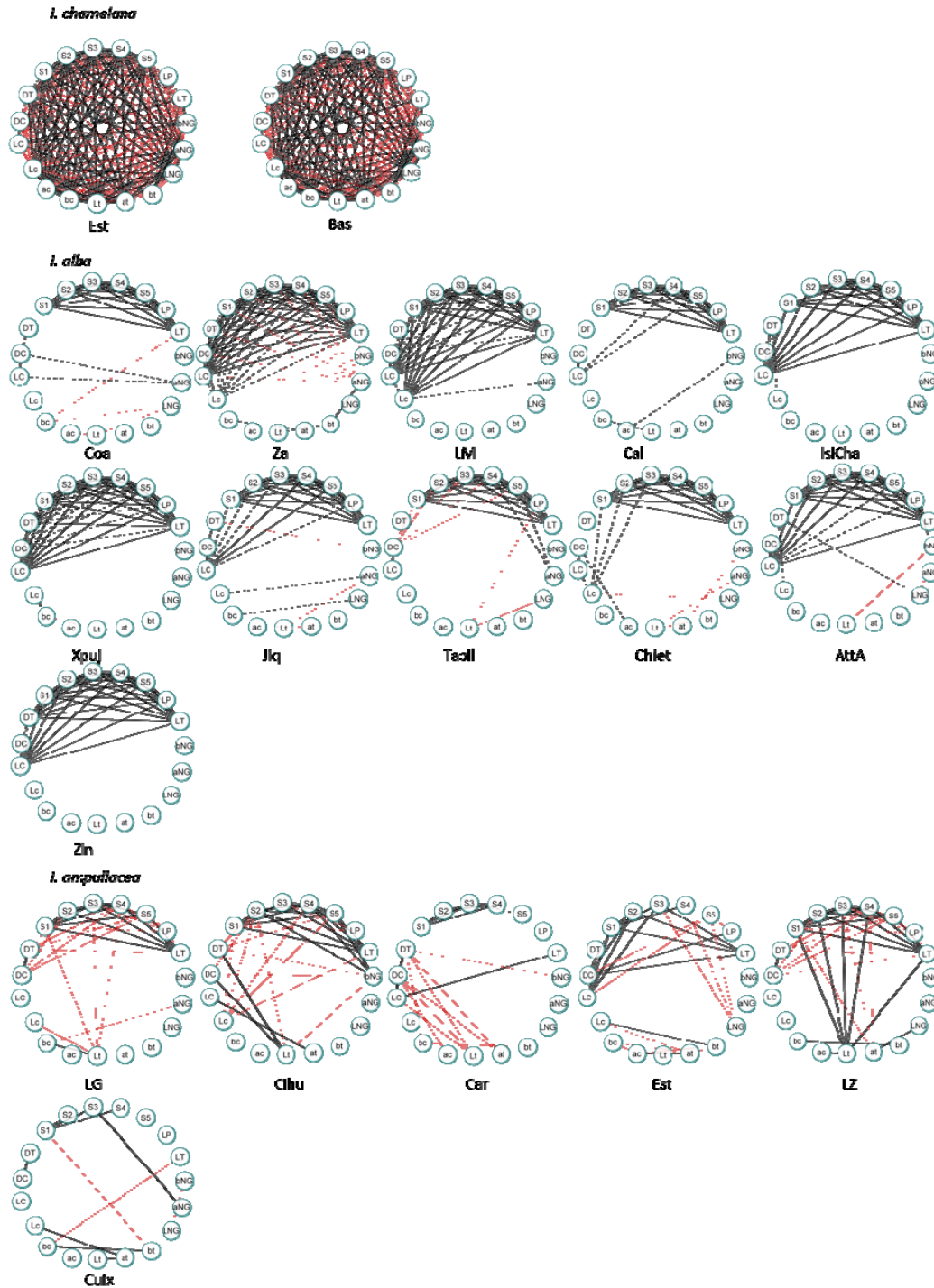
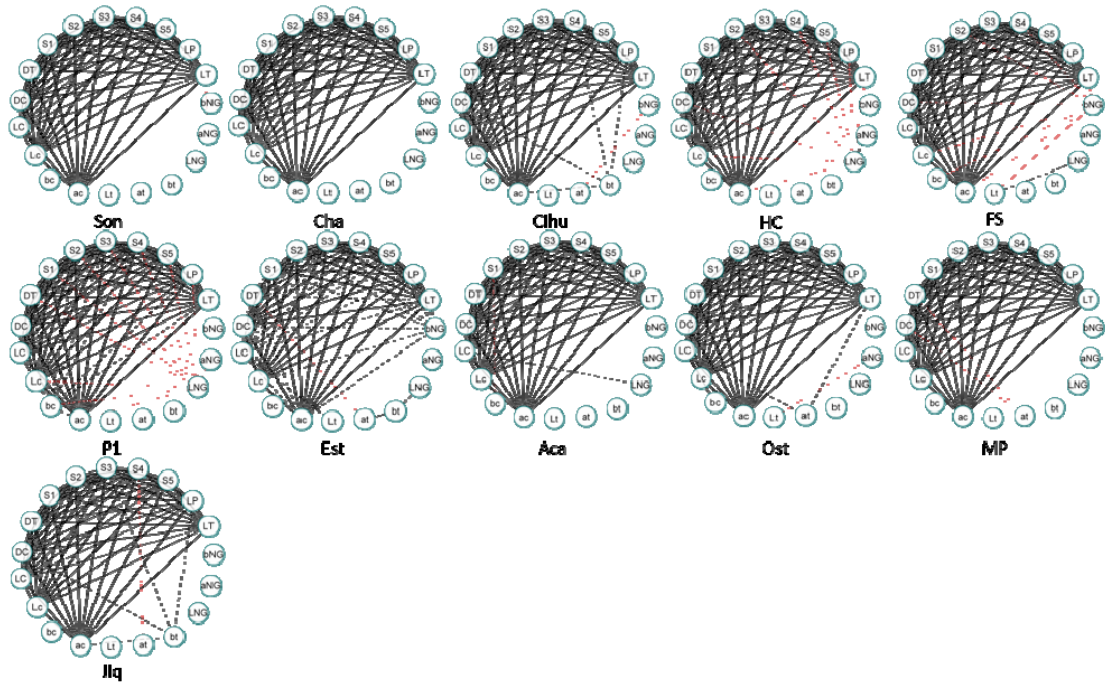


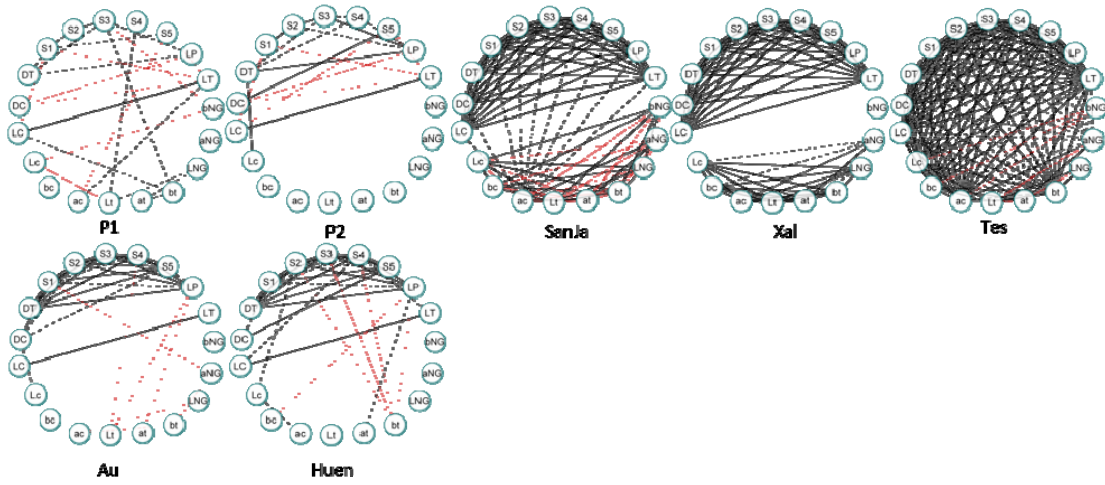
Fig. 4. Estructura de correlaciones entre rasgos florales de las poblaciones de *Ipomoea*. Poblaciones en orden altitudinal de - izquierda a + derecha. Líneas negras representan correlaciones positivas y líneas rojas representan correlaciones negativas. Líneas solidas $r > 0.5$; líneas punteadas $r < 0.5$. LP- Longitud del Estilo, S1, S2, S3, S4, S5 - Longitud de los Estambres, DC-Diámetro de la Corola, DT-Diámetro del tubo floral, LC- Longitud de la Corola y LT-Longitud del Tubo floral. Variables de color floral en corola (Lc, ac y bc), tubo floral (Lt, at y bt) y guías de néctar (LNG, aNG y bNG).



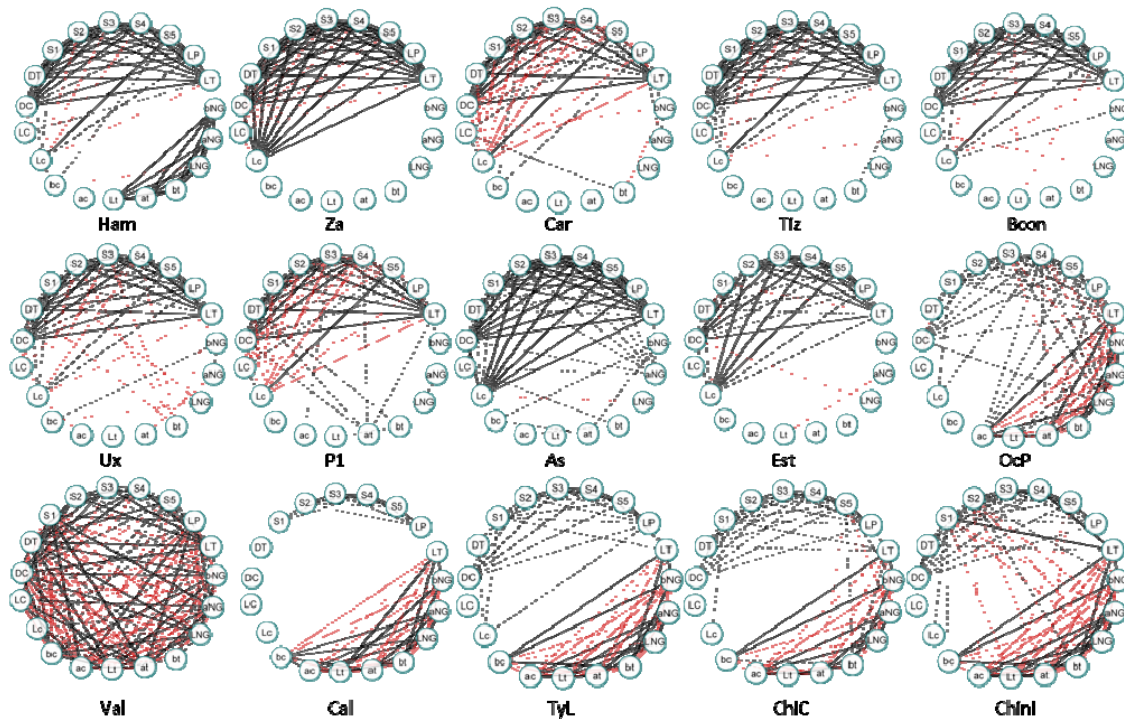
I. neel



I. cocctinea



I. hederifolia



3.2 Integración floral

Los resultados del análisis de integración fenotípica mostraron que, en todas las poblaciones de las especies con anthesis nocturna con síndrome floral por polillas (*I. alba*) y murciélagos (*I. ampullacea* e *I. neei*) los rasgos de eficiencia en la donación/recepción de polen (LP, LT y S1-S5) tuvieron mayor integración que los rasgos de atracción/restricción de polinizadores (DC, LC, LT y DT). En las poblaciones de *I. chamelana* con síndrome floral por abejas el índice de integración de los rasgos florales de atracción/restricción fue mayor que la integración de los rasgos florales de eficiencia. Para las especies de *Ipomoea* con síndrome floral por colibríes (*I. hederifolia* e *I. coccinea*) algunas poblaciones tuvieron mayor magnitud de integración en rasgos florales de eficiencia que en rasgos florales de

atracción/restricción de polinizadores, mientras que en el resto de las poblaciones el resultado fue opuesto (fig. 5).

Nuestros resultados también mostraron que los índices de integración entre las poblaciones de cada especie *I. chamelana*, *I. ampullacea* e *I. neei* fueron muy similares. En *I. alba* los índices de integración fueron similares en la mayoría de las poblaciones, sin embargo, la población Za tuvo valores de integración más altos y se diferenció en mayor medida del resto de las poblaciones. En *I. coccinea* los índices de integración de las poblaciones SanJa, Tes y Xal tuvieron mayor similitud entre ellas que con las poblaciones P1, P2, Huen y Au. Así mismo, las poblaciones Bcon, Ux, Val, Tiz y Est de *I. hederifolia* tuvieron mayor similitud entre ellas que con el resto de las poblaciones. Finalmente, las poblaciones Za y As de *I. hederifolia* tuvieron poca similitud con todas las poblaciones (fig. 6).

Nuestro análisis de correlación entre índices de integración y variables geográficas y ambientales, mostraron que en *I. alba* el índice de integración total y de rasgos reproductivos tuvieron correlaciones significativas negativas con la longitud y la latitud ($r \leq 0.2$). En *I. ampullacea* e *I. neei* ambas autoincompatibles y síndrome floral por murciélagos los tres índices de integración tuvieron correlaciones significativas negativas con la altitud ($r \leq -0.3$), precipitación media anual ($r \leq -0.4$) y correlaciones positivas con la longitud ($r \leq 0.3$). En *I. coccinea* los índices de integración estuvieron correlacionados con la precipitación media anual ($r \leq 0.5$) y longitud geográfica ($r \leq 0.3$). Finalmente, en *I. hederifolia* los tres índices de integración tuvieron correlaciones negativas con la longitud, latitud, altitud y la precipitación media anual ($r \leq -0.5$), mientras que las correlaciones con la temperatura media anual fueron positivas ($r \leq 0.5$) (Apéndice S3: Fig. S2).

Fig. 5. Índices de integración total, reproductivos y atracción/restricción de polinizadores expresados en porcentaje para cada población y especie de *Ipomoea*. Barras indican error estándar.

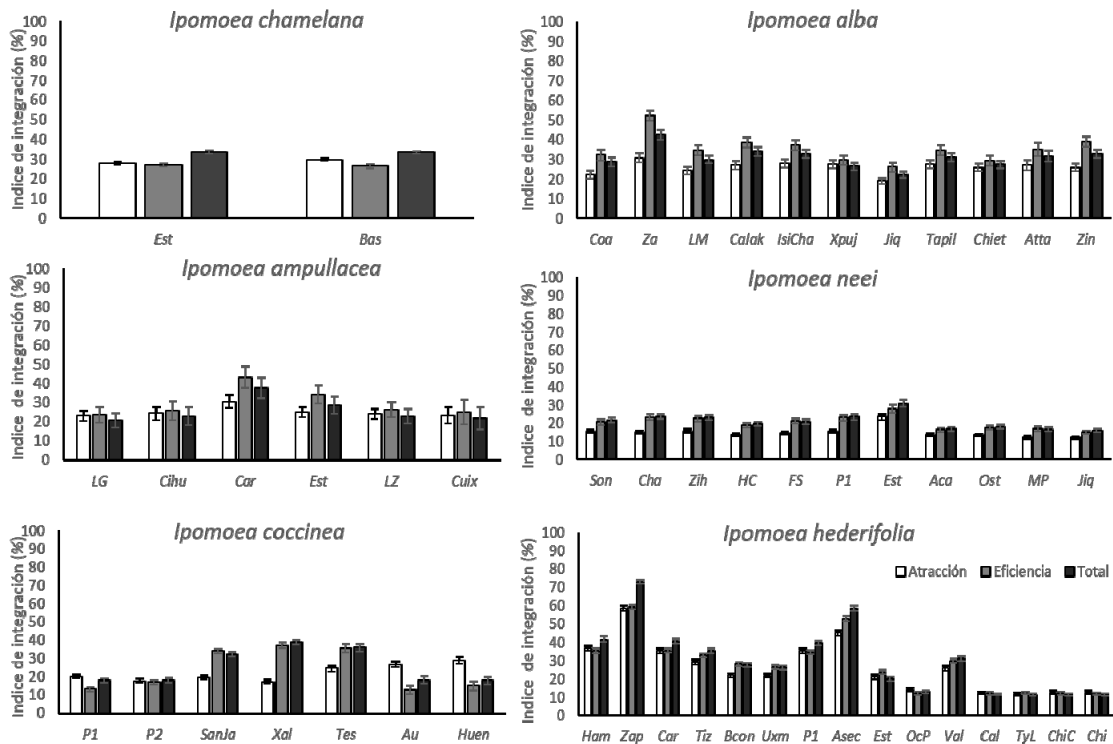
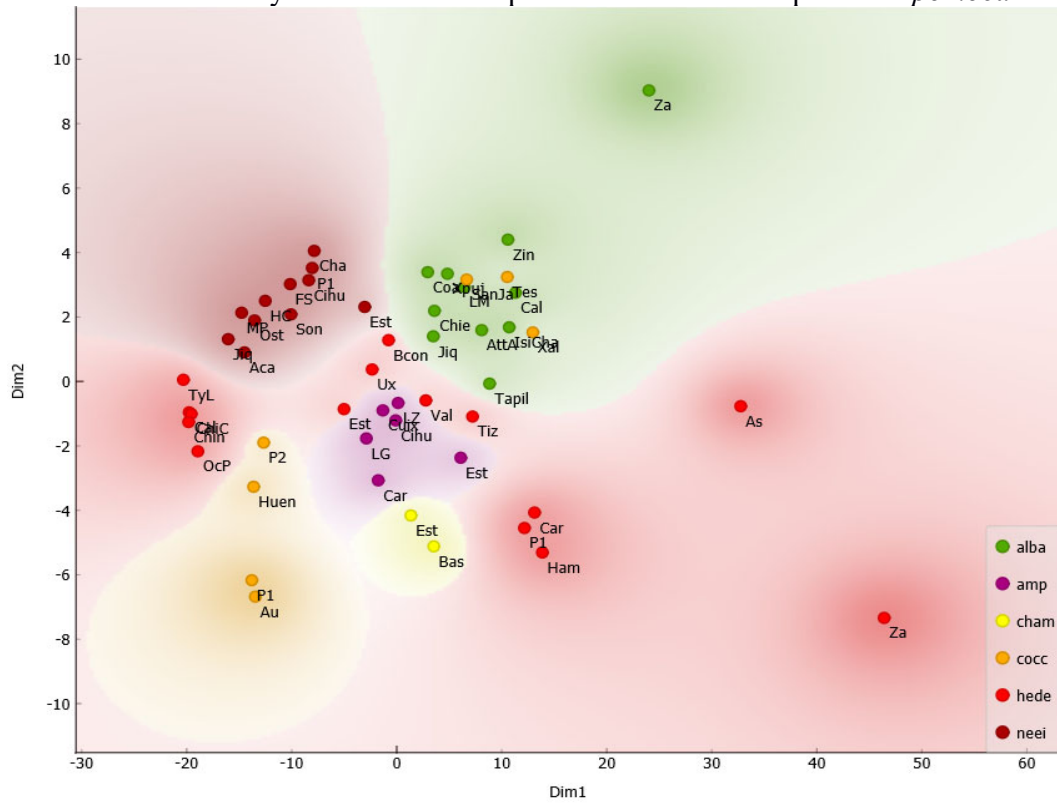


Fig. 6. Resultado del análisis de escalamiento multidimensional para los índices de integración de eficiencia y de atracción/restricción de polinizadores. Colores intensos indican áreas con mayor similitud entre poblaciones de cada especie de *Ipomoea*.



3.3 Plantas cultivadas en invernadero y heredabilidad de rasgos

Los resultados de la comparación entre el tamaño de rasgos florales, índices de integración y estructura de las matrices de correlación-covarianza entre rasgos florales de plantas en condiciones naturales y plantas cultivadas en Invernadero no mostraron diferencias significativas. *Ipomoea ampullacea* fue la única especie que no desarrollo flores en condiciones de invernadero, por lo que no se realizaron estas comparaciones estadísticas.

Nuestros resultados mostraron que los rasgos de eficiencia en el depósito/recepción de polen en *I. coccinea*, *I. hederifolia* e *I. neei* (S1-S5 y LP) tuvieron mayor heredabilidad ($h^2 \geq 0.88$) que los rasgos de atracción de polinizadores (LC, DC, LT y DT) ($h^2 \geq 0.68 < 0.88$). En la mayoría de las poblaciones de *I. alba* (AttA, Zin, Coa, Xpuj, Cal, Tapil y Jiq) y las dos poblaciones de *I. chamelana* los rasgos de atracción/restricción de polinizadores tuvieron mayor heredabilidad ($h^2 \geq 0.81$) que los rasgos reproductivos ($h^2 \geq 0.57 < 0.73$). En el resto de las poblaciones de *I. alba* los rasgos de atracción/restricción de polinizadores y de eficiencia en depósito/recepción de polen tuvieron valores similares de heredabilidad ($h^2 \geq 0.81$). En todas las poblaciones de todas las especies de *Ipomoea* las variables de color floral tuvo valores de heredabilidad altos ($h^2 \geq 0.80$).

DISCUSIÓN

La variación es una característica inherente de todas las especies y es el material fundamental sobre el que actúa la selección natural (Van Valen 1978). El análisis de la variación de los rasgos florales es fundamental para entender los patrones microevolutivos que han favorecido la diversificación y evolución de las angiospermas (Armbruster et al. 2009). En este estudio, analizamos la variación individual y en conjunto de los rasgos florales de seis especies de *Ipomoea* relacionadas filogenéticamente que han divergido en polinizadores, sistema reproductivo y tiempo de anthesis floral. Nuestros resultados indican que las diferencias de tamaño, patrones de correlación entre rasgos y magnitudes de integración entre poblaciones son resultado de procesos de selección natural y no de plasticidad fenotípica. Ya que el estado de los caracteres florales en condiciones naturales fue conservado en plantas cultivadas en condiciones controladas y esta similitud entre fenotipos es resultado de altos valores de heredabilidad. Por otro lado, nuestros resultados indican que la diferencia de color floral entre poblaciones puede ser resultado de compromisos fisiológicos o pleiotrópicos que limitan o favorecen la producción de pigmentos florales. Nuestros resultados también sugieren que cada población de cada especie de *Ipomoea* ha estado sujeta a procesos selectivos posiblemente mediados por la composición y disponibilidad de la comunidad local de polinizadores. Por lo tanto, nuestros resultados apoyan la teoría del mosaico geográfico de coevolución propuesto por John Thompson (1994), en la que se sugiere que la distribución geográfica de las especies de plantas ofrece un mosaico de condiciones selectivas que favorecen la evolución de las especies.

3.4 Variación de rasgos y correlaciones con variables ambientales y geográficas

Estudios como el de Rosas-Guerrero et al. (2011) han sugerido que las especies de *Ipomoea* polinizadas por un grupo taxonómico de polinizadores tienen en promedio CV de menor magnitud que especies polinizadas por más de un grupo taxonómico de polinizadores. Nuestros resultados concuerdan con esta evidencia, ya que en promedio los CV de las especies *I. alba*, *I. ampullacea* e *I. coccinea* que son polinizadas por un tipo de polinizador tuvieron CV de menor magnitud que especies como *I. chamelana*, *I. neei* e *I. hederifolia* en las que se han descrito polinizadores secundarios efectivos (de Santiago-Hernández et al. 2019). Nuestros resultados también apoyan la evidencia que indica que los CV de los rasgos de donación/recepción de polen son generalmente de menor magnitud que los CV de los rasgos de atracción/restricción de polinizadores, sin embargo, algunas poblaciones de la especie *I. hederifolia* no siguieron este patrón.

Ejemplos en la literatura sugieren que la selección mediada por polillas, mariposas o colibríes favorece fenotipos con tubos florales largos y estrechos que tienen poca variación entre poblaciones (Herrera 1988a, Fenster 1991, Armbruster et al. 1999, Wolfe and Krstolic 1999, Herrera et al. 2002, Ushimaru et al. 2005, Meng et al. 2008, Armbruster and Muchhala 2009, Medel et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2011, Gomez et al. 2014). Nuestros resultados apoyan esta evidencia ya que especies como *I. alba* e *I. coccinea* en las que se ha demostrado que sus polinizadores legítimos son polillas y colibríes respectivamente (de Santiago-Hernández et al. 2019), la longitud y el diámetro del tubo floral tuvieron CV menores al 5% en todas las poblaciones analizadas. Por otro lado, las variables de color floral tuvieron CV menores al 4% en todas las poblaciones de todas las especies de *Ipomoea*. La poca variación de color floral dentro de las poblaciones se ha sugerido como resultado de procesos intensos de selección mediados por polinizadores,

efectos pleiotrópicos o compromisos fisiológicos con otros rasgos florales que limitan la variación de color floral (Streisfeld et al. 2011, van der Kooi et al. 2016). La falta de correlaciones significativas entre los CV de los rasgos florales y las variables ambientales y geográficas sugiere que dentro de las poblaciones ocurren procesos de selección direccional o estabilizadora mediada posiblemente por diferentes comunidades de polinizadores que favorecen CV de magnitud pequeña.

La mayoría de los estudios que han analizado la variación de tamaño de los rasgos florales en un contexto geográfico, han descrito diferencias significativas entre poblaciones que difieren ampliamente en altitud, latitud o condiciones ambientales de precipitación o temperatura (Herrera et al. 2001, Arnold et al. 2009, Sun et al. 2014). Nuestros resultados apoyan parcialmente esta evidencia, ya que los rasgos florales de algunas poblaciones con proximidad geográfica y que comparten condiciones ambientales tuvieron diferencias significativas de tamaño. Por ejemplo, los rasgos florales de algunas poblaciones de las especies autocompatibles *I. hederifolia* (As, Est, Car, P1, Za, Val, Cal, TyL ChiC y Chini), *I. coccinea* (P1-P2) e *I. chamelana* (Bas y Est) estuvieron localizadas en la costa del pacífico mexicano en vegetación de bosque tropical seco y tuvieron diferencias significativas entre ellas en el tamaño de los rasgos florales. Las poblaciones Est, Car y P1 de *I. hederifolia* localizadas en la costa de Jalisco y las poblaciones Val, Cal, TyL ChiC y Chini en el sur de México, la población Bas en *I. chamelana* y la población P2 en *I. coccinea* tuvieron flores pequeñas y una distancia estigma-antera reducida respecto a otras poblaciones que se encontraban próximas geográficamente. La evidencia indica que la reducción de tamaño de la distancia estigma-antera y un menor tamaño floral se deben a mayores niveles de endogamia (Belaoussoff and Shore 1995, Chang and Rausher 1998,

Motten and Stone 2000, Worley and Barrett 2000, Armbruster et al. 2002, Schueller 2004, Goodwillie and Ness 2005, Takebayashi et al. 2006, Vallejo-Marín and Barrett 2009, Sicard and Lenhard 2011, Duncan and Rausher 2013, Delgado-Dávila et al. 2016). Este incremento en los niveles de endogamia de las poblaciones de plantas autocompatibles se debe principalmente a la pérdida total o parcial de polinizadores resultado de perturbaciones antropogénicas como la agricultura, ganadería o asentamientos humanos (Kremen et al. 2002, Jacquemyn et al. 2005, Winfree et al. 2009, 2011, Williams et al. 2011, Harrison and Winfree 2015, Zhao and Wang 2015, Aizen et al. 2019, Abdusalam and Li 2019). Aunque buscamos que todas las poblaciones de estudio se localizaran en sitios con una cobertura vegetal natural amplia, las poblaciones con flores de tamaño pequeño estuvieron rodeadas de actividad agrícola o ganadera intensa. Por lo que en estas poblaciones es posible que haya mayores niveles de autopolinización que favorece fenotipos florales de tamaño pequeño. Por otro lado, en especies autoincompatibles se ha sugerido que la endogamia no favorece la reducción del tamaño floral (Zhao et al. 2007), pero si afecta el número de flores, polen, frutos y semillas que pueden producirse (Charlesworth and Charlesworth 1987, Vogler et al. 1999). Debido a que nuestro estudio se limita al análisis métrico de los rasgos florales y no se consideró el análisis de la producción de flores, frutos o semillas, la selección mediada por polinizadores es la hipótesis más adecuada para explicar las diferencias de tamaño de los rasgos florales entre poblaciones de plantas autoincompatibles (Zhao et al. 2007).

El tamaño de los rasgos florales en la mayoría de las especies de *Ipomoea* tuvo correlaciones significativas con variables geográficas y/o ambientales. Por ejemplo, el tamaño de los rasgos y el color florales en la especie autocompatible *I. hederifolia* y la

autoincompatible *I. neei* tuvieron correlaciones negativas con la altitud y la precipitación; esto se traduce en rasgos florales de menor tamaño en poblaciones que se localizan a mayor altitud y con mayor precipitación. Estos resultados son contrarios a otros estudios que sugieren que el tamaño floral decrece conforme lo hace la altitud de las poblaciones, ya que en poblaciones a menor altitud hay un mayor estrés hídrico que compromete la producción de flores de mayor tamaño (Villarreal and Freeman 1990, Galen 1999, 2000, Malo and Baonza 2002, Fabbro and Körner 2004, Herrera 2005, Descamps et al. 2018). Sin embargo, es importante considerar que en la mayoría de los ejemplos disponibles en la literatura se han analizado especies de plantas asociadas a comunidades vegetales alpinas cuyas adaptaciones pueden diferir ampliamente de especies de plantas asociadas a climas secos como *I. hederifolia* e *I. neei* (McDonald 1991).

Otros estudios han sugerido que la riqueza y/o abundancia de polinizadores disminuye conforme la altitud se incrementa (Jacquemyn et al. 2005, Zhao and Wang 2015, Abdusalam and Li 2019). Esta disminución de polinizadores favorece que las especies de plantas autocompatibles se reproduzcan principalmente por autopolinización, favoreciendo rasgos florales de tamaño reducido (Lloyd 1979, Schoen and Brown 1991, Chang and Rausher 1998, Motten and Stone 2000, Schueller 2004, Takebayashi et al. 2006, Bodbyl Roels et al. 2011). Sin embargo, la variación en la disponibilidad de polinizadores también puede favorecer diferentes escenarios selectivos que pueden modificar el fenotipo floral. Por ejemplo, las poblaciones de *I. hederifolia* se localizaron en un gradiente altitudinal que va desde los 6 hasta los 1444 msnm, y se ha descrito que en este gradiente altitudinal las especies de colibríes varían ampliamente en abundancia y/o diversidad (Navarro-Sigüenza 1992), mientras que las especies de mariposas que son polinizadores secundarios efectivos

(de Santiago-Hernández et al. 2019) incrementan en riqueza y abundancia a mayor altitud (Leingärtner et al. 2014). Nuestros resultados también muestran que el tubo floral fue más estrecho en poblaciones localizadas a mayor altitud y esta reducción en el diámetro del tubo floral favorece la atracción de especies de mariposas (Schemske and Bradshaw 1999) Por lo que en poblaciones de *I. hederifolia* a mayor altitud las especies de mariposas pueden tener mayor importancia en el servicio de polinización, sustituyendo parcial o totalmente a las especies de colibríes como polinizadores principales (see Ashworth et al. 2015). Así mismo, los polinizadores principales (murciélagos) y secundarios (colibríes) de la especie autoincompatible *I. neei* pueden diferir en su importancia de polinización a lo largo de su distribución altitudinal. Debido a que las poblaciones de *I. neei* se encontraban distribuidas en un gradiente altitudinal que va desde los 10 hasta los 512 msnm y aunque este gradiente altitudinal puede considerarse pequeño, se ha descrito que en este gradiente la riqueza de especies de murciélagos nectarívoros (polinizadores principales) decrece conforme la altitud se incrementa, mientras que las especies de colibríes varían ampliamente en riqueza y abundancia (polinizadores secundarios) (Cisneros et al. 2014, Arizmendi et al. 2016, Barrios-Gómez et al. 2019). Además, la dependencia reproductiva de plantas autoincompatibles como *I. neei* al servicio de polinización provisto por animales, sugiere que los rasgos florales en especies de plantas autoincompatibles están sujetas a un mayor efecto selectivo por la comunidad local de polinizadores.

El color floral es un rasgo fundamental en la interacción planta-polinizador que favorece que los polinizadores localicen flores particulares con facilidad y al mismo tiempo las plantas reciban visitantes florales de grupos taxonómicos particulares (Faegri and Van Der Pijl 1979, Armbruster et al. 2000). A pesar de que el color floral es importante en el

establecimiento de las interacciones planta-polinizador, pocos estudios han analizado la variación de color floral en un contexto geográfico, y la poca evidencia indica que el color floral difiere por efectos del medio ambiente, selección de polinizadores o mutaciones en genes que codifican para la producción o regulación de la producción de pigmentos florales (Paulsen and Rausher 2000, Farzad et al. 2002, Stiles et al. 2007, Smith et al. 2010, Smith 2015). Nuestros resultados muestran que el color de la corola y el tubo floral en *I. hederifolia*, *I. coccinea* e *I. neei* con flores de tonos rojos estuvo correlacionado con variables ambientales y geográficas, ya que, en poblaciones localizadas a menor altitud, con mayor estrés hídrico y mayor temperatura ambiental el color floral fue más intenso, mientras que en poblaciones con mayor precipitación, menor temperatura y mayor altitud el color floral fue más claro. Este resultado concuerda con la evidencia en la literatura que sugiere que una mayor pigmentación floral ocurre en ambientes estresantes como una respuesta fisiológica de protección a un mayor estrés hídrico, altas temperaturas o mayor exposición lumínica (Campanella et al. 2014). Por otro lado, el color de las guías de néctar en *I. hederifolia* tuvo un comportamiento opuesto al color de la corola y el tubo floral, ya que en poblaciones a mayor altitud el color de las guías de néctar fue más intenso que en poblaciones a baja altitud. Esta relación negativa entre el color de la corola y las guías de néctar resulta de importancia ecológica, ya que los polinizadores dentro de las poblaciones pueden diferenciar con mayor facilidad flores de *I. hederifolia* de otras especies que tienen un fenotipo y coloración similar como las flores de *I. coccinea*. Por otro lado, en las especies *I. alba* e *I. ampullacea* con flores blancas y anthesis floral nocturna el color floral no tuvo diferencias entre poblaciones. La poca variación de color en flores blancas se ha sugerido que es resultado del silenciamiento o supresión de la expresión de genes que

codifican para la producción de pigmentos florales (Tiffin et al. 1998, Clegg and Durbin 2003, Smith and Rausher 2011). Además, considerando que las flores de *I. alba* (polinizadas por polillas) e *I. ampullacea* (murciélagos) abren exclusivamente por la noche, una coloración blanca refleja la poca luz ambiental disponible favoreciendo que las especies de polillas y murciélagos encuentren con mayor facilidad las flores de estas especies (Kelber et al. 2003, Balkenius and Kelber 2004, Balkenius et al. 2006, Johnsen et al. 2006). Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que las diferencias de color floral entre poblaciones de especies de *Ipomoea* con flores pigmentadas pueden ser resultado de efectos pleiotrópicos o compromisos fisiológicos con otros rasgos florales que limitan la variación de color floral, así como lo han sugerido algunos estudios (Streisfeld et al. 2011, van der Kooi et al. 2016).

3.5 Correlaciones e integración fenotípica floral

Las correlaciones entre rasgos florales y la integración fenotípica floral resultan del desarrollo cercano entre verticilos, selección natural o procesos de deriva génica (Berg 1960, Conner and Sterling 1995, Herrera et al. 2001, 2002). La evidencia indica que en especies autocompatibles hay mayor magnitud de correlación entre la longitud de los rasgos reproductivos masculinos y femeninos que en especies autoincompatibles (Ushimaru and Nakata 2002, Rosas-Guerrero et al. 2011, Jiménez-Lobato and Núñez-Farfán 2012). Nuestros resultados no concuerdan totalmente con esta evidencia, ya que algunas poblaciones de especies autocompatibles como *I. coccinea* e *I. hederifolia* tuvieron correlaciones pequeñas o no significativas entre la longitud de los rasgos masculinos y femeninos, estos resultados fueron similares a los encontrados en la especie autoincompatible *I. ampullacea*. Estas magnitudes pequeñas de correlación o la ausencia de

correlaciones significativas entre rasgos reproductivos masculinos y femeninos se ha sugerido que es característico de poblaciones que han sufrido un relajamiento en la intensidad de selección mediada por polinizadores (Zhao-Bang 1988, Armbruster et al. 2004, Anderson and Busch 2006), especialización en exocruzamiento o especialización en una función sexual particular (Mazer et al. 1999, Davis 2001).

Los rasgos florales de atracción y restricción de polinizadores permiten atraer polinizadores particulares y al mismo tiempo limitar el acceso a los recursos florales a visitantes que no cumplen con un fenotipo determinado (Faegri and Van Der Pijl 1979, Fenster et al. 2007, 2011, Armbruster and Muchhala 2009). Nuestros resultados mostraron que las correlaciones significativas entre órganos reproductivos y la longitud del tubo floral fueron comunes en especies polinizadas por polillas y colibríes. Este resultado apoya la evidencia en la literatura que sugiere que la longitud de la probóscide de las polillas y la longitud del pico de los colibríes ejercen presiones selectivas sobre los órganos reproductivos y debido que los órganos reproductivos están altamente correlación con el tubo floral se favorecen tubos florales largos (Miller 1981, Alexandersson and Johnson 2002, Johnson et al. 2017). Sin embargo, es importante destacar que en algunas poblaciones de *I. coccinea* (P1, P2, Au y Huen) e *I. hederifolia* (Cal, ChiC, Chini y TyL) la longitud y el diámetro del tubo floral estuvieron poco correlacionados con otros rasgos florales y en algunas poblaciones las correlaciones fueron negativas. Este resultado indica que en estas poblaciones ha habido un relajamiento de las presiones selectivas que favorecen tubos florales largos. Por otro lado, la especie autoincompatible *I. neei* polinizada principalmente por murciélagos y de forma secundaria por colibríes, los rasgos florales de atracción/restricción de polinizadores, eficiencia en la donación/recepción de polen y la

variable a que indica la intensidad de color rojo estuvieron muy correlacionados entre sí y fueron muy similares entre poblaciones. Estos resultados sugieren que las poblaciones de *I. neei* han estado bajo un proceso de selección similar y la diferencia en magnitud de las correlaciones indica que la selección ha ocurrido con diferente intensidad; no obstante, la constancia de los patrones de correlación entre poblaciones también puede ser resultado de limitaciones genéticas o de desarrollo que favorecen la conservación de un fenotipo funcional entre las poblaciones de estudio (Armbruster et al. 2009). Por otro lado, las variables de color floral tuvieron un mayor número de correlaciones significativas con otros rasgos florales en especies de *Ipomoea* con antesis diurna que en especies con antesis nocturna. Esto ocurre posiblemente porque durante el día hay un mayor número de especies de plantas con flores que durante la noche. Por lo que el color floral en especies con antesis diurna tiene un papel más importante que en especies con antesis nocturna; ya que mantener una coloración constante favorece el reconocimiento de los polinizadores legítimos y además permite mitigar los efectos negativos que la competencia por polinizadores puede ocasionar como la interferencia reproductiva en el transporte de polen o la saturación del estigma debido a cruces hetero específicos y la reducción en el éxito reproductivo de especies de plantas con despliegues florales pequeños (Thomson et al. 1982, Mitchell et al. 2009a, 2009b).

La integración fenotípica floral es considerada una adaptación que incrementa los beneficios de la polinización por animales, sin embargo, esta puede ser afectada por el sistema reproductivo y la especialización en el servicio de polinización (Fornoni et al. 2008, Ordano et al. 2008, Armbruster and Muchhala 2009, Rosas-Guerrero et al. 2011). Algunos estudios han sugerido que en plantas autocompatibles la autopolinización favorece

correlaciones más fuertes entre rasgos florales, por lo que se espera que plantas autocompatibles tengan mayor magnitud de integración floral que plantas autoincompatibles (Anderson and Busch 2006, Pérez et al. 2007b, Rosas-Guerrero et al. 2011). Recientemente otros estudios han descrito en algunas especies de plantas no hay relación entre la magnitud de integración floral y el sistema reproductivo (Delgado-Dávila et al. 2016, Reich et al. 2020). Nuestros resultados apoyan esta última evidencia, ya que, algunas poblaciones de especies autocompatibles como *I. coccinea* (P1, P2, Au y Huen) e *I. hederifolia* (Cal, TyL, ChiC y Chi) tuvieron magnitudes de integración total menores al 16% mientras que en todas poblaciones de especies autoincompatibles como *I. ampullacea* e *I. neei* la magnitud de integración total siempre fue mayor al 16% (fig. 5). Por otro lado, en el estudio de Rosas-Guerrero et al. (2011) se ha sugerido que en promedio las especies de *Ipomoea* con polinización especializada tienen índices de integración total mayores que especies con polinización más generalista. Con esta evidencia esperábamos que en especies como *I. chamelana*, *I. hederifolia* e *I. neei* en las que se han descrito polinizadores efectivos que pertenecen a dos grupos taxonómicos, el índice de integración total fuera menor que en especies como *I. alba*, *I. ampullacea* e *I. coccinea* que reciben polinizadores de un grupo taxonómico (Tabla 1) (de Santiago-Hernández et al. 2019). Sin embargo, nuestros resultados indican que los índices de integración de las poblaciones de *I. alba* (integración total >23%), *I. ampullacea* (>20%) e *I. coccinea* (>17%) polinizadas por polillas, murciélagos y colibríes respectivamente, tuvieron índices de integración mayores que en las poblaciones de *I. neei* polinizada por murciélagos y colibríes (>16%). Por lo tanto, la magnitud de integración floral puede variar ampliamente entre poblaciones de especies con polinización especializada o más generalista.

Otros estudios han sugerido que las flores están compuestas por módulos funcionales que se encargan de la recepción/donación de polen y de la atracción/restricción de polinizadores por lo que estos módulos pueden variar con cierta independencia dentro de las flores (Conner and Sterling 1995, Herrera et al. 2002, Armbruster et al. 2004, Pérez-Barrales et al. 2007, Rosas-Guerrero et al. 2011, Fornoni et al. 2016, Reich et al. 2020). En estos estudios la evidencia sugiere que los rasgos de eficiencia en el depósito/recepción de polen tienen mayor integración que los rasgos encargados de la atracción/restricción de polinizadores. Nuestros resultados no apoyan totalmente esta evidencia ya que en especies de *Ipomoea* con antesis nocturna los índices de integración de rasgos de eficiencia en todas las poblaciones fueron más integrados que los rasgos de atracción/restricción de polinizadores; mientras que en algunas poblaciones de especies con antesis diurna como *I. hederifolia* e *I. coccinea* los rasgos de atracción/restricción de polinizadores fueron más integrados que los rasgos de eficiencia en la recepción/donación de polen. Esta evidencia sugiere que las especies de *Ipomoea* están formadas por módulos intraflorales que pueden variar independientemente entre poblaciones.

Nuestros resultados también mostraron que las correlaciones entre los índices de integración y variables geográficas o ambientales variaron ampliamente en magnitud y significancia entre especies de *Ipomoea*. Sin embargo, la falta de diferencias significativas entre índices de integración de flores en condiciones naturales y flores en condiciones controladas, los altos valores de heredabilidad de los rasgos florales dentro de las poblaciones y la similitud de índices de integración entre poblaciones cercanas geográficamente sugieren que las condiciones ambientales no afectan la magnitud de integración floral; por lo que la selección mediada por polinizadores y las condiciones de

polinización son los factores que explican las diferentes magnitudes de integración entre poblaciones de las especies de *Ipomoea*. Por lo tanto, nuestros resultados apoyan que la variación de rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de *Ipomoea* es resultado de diferentes condiciones selectivas mediadas principalmente por los polinizadores así como lo sugiere la teoría del mosaico geográfico de evolución propuesto por Thompson (Thompson 1994).

4. Agradecimientos

Agradecemos a Francisco Parraguirre, Estrella Páramo, Francisco Balvino, Oliverio Delgado, Ivett García, Jacob Cristóbal Pérez, María de Jesús Aguilar, José Miguel Contreras, Erika Pérez Trujillo, Eliot Camacho, Guillermo Huerta, Erandi Ramírez, Miguel Guzmán, Erika Kuen, Ulises Olivares Pinto, Marco Villalda y Gumersindo Sánchez-Montoya por su apoyo con el trabajo de campo y la creación de bases de datos. Agradecemos también a la Estación Biológica Chamela (UNAM) y personas que nos abrieron las puertas de sus predios para el desarrollo de este estudio. Al Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM. Este estudio estuvo apoyado por los proyectos DGAPA-UNAM (PAPIIT IV200418 y IA207318), CONACyT (CB 241696 a M. Lopezaraiza-Mikel, Proyecto Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica 2015-250996, 2016-271449, 2017-280505, 2018-293701, and 2019-299033 a M. Quesada and S. Martín-Rodríguez, y la beca número 326281 otorgada a M. H. de Santiago-Hernández), SAGARPA-CONACYT 291333 y el Programa Iberoamericana de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo RED CYTED- SEPODI (417RT0527).

5. Literatura citada

- Abdusalam, A., and Q. J. Li. 2019. Elevation-related variation in the population characteristics of distylous *Primula nivalis* affects female fitness and inbreeding depression. *Plant Diversity* 41:250–257.
- Aizen, M. A., S. Aguiar, J. C. Biesmeijer, L. A. Garibaldi, D. W. Inouye, C. Jung, D. J. Martins, R. Medel, C. L. Morales, H. Ngo, A. Pauw, R. J. Paxton, A. Sáez, and C. L. Seymour. 2019. Global agricultural productivity is threatened by increasing pollinator dependence without a parallel increase in crop diversification. *Global Change Biology*:3516–3527.
- Alexandersson, R., and S. D. Johnson. 2002. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:631–636.
- Anderson, B., and S. D. Johnson. 2008. The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism. *Evolution* 62:220–225.
- Anderson, I. A., and J. W. Busch. 2006. Relaxed pollinator-mediated selection weakens floral integration in self-compatible taxa of *Leavenworthia* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 93:860–867.
- Arizmendi, M. C., H. Berlanga, C. Rodríguez-Flores, V. Vargas-Canales, L. Montes-Leyva, and R. Lira. 2016. Hummingbird Conservation in Mexico: The Natural Protected Areas System. *Natural Areas Journal* 36:366–376.
- Armbruster, W., C. P. H. H. Mulder, B. G. Baldwin, S. Kalisz, B. Wessa, and H. Nute. 2002. Comparative analysis of late floral development and mating-system evolution in tribe Collinsieae (Scrophulariaceae S.L.). *American Journal of Botany* 89:37–49.
- Armbruster, W., C. Pélabon, T. Hansen, and C. Mulder. 2004. Floral integration, modularity, and accuracy. Pages 23–49 *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*.
- Armbruster, W. S., C. B. Fenster, and M. R. Dudash. 2000. Pollination “principles” revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *The Scandinavian Association for Pollination Ecology* 39:179–200.
- Armbruster, W. S., T. F. Hansen, C. Pelabon, R. Perez-Barrales, and J. Maad. 2009. The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Annals of Botany* 103:1529–1545.
- Armbruster, W. S., and N. Muchhala. 2009. Associations between floral specialization and species diversity: Cause, effect, or correlation? *Evolutionary Ecology* 23:159–179.
- Armbruster, W. S., C. Pelabon, G. H. Bolstad, T. F. Hansen, C. Pélabon, G. H. Bolstad, and T. F. Hansen. 2014. Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:20130245–20130245.
- Armbruster, W. S., and K. E. Schwaegerle. 1996. Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *Journal of Evolutionary Biology* 9:261–276.
- Armbruster, W. S., V. S. Di Stilio, J. D. Tuxill, T. C. Flores, and R. J. L. Velásquez. 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: A re-evaluation of Berg’s correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany* 86:39–55.
- Arnold, S. E. J., V. Savolainen, and L. Chittka. 2009. Flower colours along an alpine altitude gradient, seen through the eyes of fly and bee pollinators. *Arthropod-Plant Interactions* 3:27–43.
- Ashworth, L., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, M. Lopezaraiza-mikel, G. G. Avila-sakar, V. V. Rosas-guerrero, M. Quesada, S. Marten-Rodriguez, M. Quesada, M. Lopezaraiza-mikel, G. G. Avila-sakar, M. Lopezaraiza-Mikel, and V. V. Rosas-guerrero. 2015. Pollination Syndromes: A Global Pattern of Convergent Evolution Driven by the Most Effective Pollinator. Pages 203–224 *in* P. Pontarotti, editor. *Evolutionary Biology: Biodiversification from Genotype to Phenotype*. Springer International Publishing, Cham.
- Balkenius, A., and A. Kelber. 2004. Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Journal of Experimental Biology* 207:3307–3316.
- Balkenius, A., W. Rosén, and A. Kelber. 2006. The relative importance of olfaction and vision in a diurnal and a nocturnal hawkmoth. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 192:431–437.
- Barrios-Gómez, K. M., R. López-Wilchis, J. Díaz-Larrea, and L. M. Guevara-Chumacero. 2019. Spatial distribution of bat richness in Mexico at different taxonomic levels: Biogeographical and conservation implications. *Therya* 10:11–24.
- Belaoussoff, S., and J. S. Shore. 1995. Floral correlates and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution* 49:545–556.

- Berg, R. L. 1960. The Ecological Significance of Correlation Pleiades. *Evolution* 14:171.
- Bodbyl Roels, S. A., J. K. Kelly, S. A. Bodbyl, and J. K. Kelly. 2011. Rapid evolution caused by pollinator loss in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 65:2541–2552.
- Bradshaw, H. D., K. G. Otto, B. E. Frewen, J. K. McKay, and D. W. Schemske. 1998. Quantitative trait loci affecting differences in floral morphology between two species of monkeyflower (*Mimulus*). *Genetics* 149:367–382.
- Brody, A. K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78:1624–1631.
- Brody A, and M. R. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 110:86–93 ST-Effects on experimental manipulation o.
- Brothers, A. N., J. G. Barb, E. S. Ballerini, D. W. Drury, S. J. Knapp, and M. L. Arnold. 2013. Genetic Architecture of Floral Traits in *Iris hexagona* and *Iris fulva*. *Journal of Heredity* 104:853–861.
- Campanella, J. J., J. V. Smalley, and M. E. Dempsey. 2014. A phylogenetic examination of the primary anthocyanin production pathway of the Plantae. *Botanical Studies* 55:1–10.
- Carranza, E. 2008. Diversidad del género *Ipomoea* (Convolvulaceae) en el estado de Michoacán, México. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes XXIII*:125.
- Caruso, C. M., K. E. Eisen, R. A. Martin, and N. Sletvold. 2019. A meta-analysis of the agents of selection on floral traits. *Evolution* 73:4–14.
- Chang, S. M., and M. D. Rausher. 1998. Frequency-dependent pollen discounting contributes to maintenance of a mixed mating system in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *American Naturalist* 152:671–683.
- Charlesworth, D., and B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 18:237–268.
- Chemás-Jaramillo, A., and S. Bullock. 2002. Sistema reproductivo de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae). Pages 137–142 in F. A. Noguera, A. N. Vega Rivera, and M. Quesada Avendaño, editors. *Historia natural de Chamela*.
- Cheverud, J. M. 1982. Phenotypic, Genetic, and Environmental Morphological Integration in the Cranium. *Evolution* 36:499.
- Cheverud, J. M. 1984. Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology* 110:155–171.
- Cheverud, J. M. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist* 36:44–50.
- Cheverud, J. M., G. P. Wagner, and M. M. Dow. 1989. Methods for the Comparative Analysis of Variation Patterns. *Systematic Zoology* 38:201.
- Cie. 2004. *Colorimetry*. Vienna, Austria: CIE Central Bureau. Cie, P.
- Cisneros, L. M., K. R. Burgio, L. M. Dreiss, B. T. Klingbeil, B. D. Patterson, S. J. Presley, and M. R. Willig. 2014. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology* 83:1124–1136.
- Clegg, M. T., and M. L. Durbin. 2003. Tracing floral adaptations from ecology to molecules. *Nature Reviews Genetics* 4:206–215.
- Conner, J. K., and A. Sterling. 1995. Testing hypotheses of functional relationships: A comparative survey of correlation patterns among floral traits in five insect-pollinated plants. *American Journal of Botany* 82:1399–1406.
- Davis, S. L. 2001. Phenotypic and genetic correlations among floral traits in two species of *Thalictrum*. *Journal of Heredity* 92:361–366.
- Delgado-Dávila, R., S. Martén-Rodríguez, and G. Huerta-Ramos. 2016. Variation in floral morphology and plant reproductive success in four *Ipomoea* species (Convolvulaceae) with contrasting breeding systems. *Plant Biology* 18:903–912.
- Descamps, C., M. Quinet, A. Bajot, and A. L. Jacquemart. 2018. Temperature and water stress affect plant–pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Ecology and Evolution* 8:3443–3456.
- Duncan, T. M., and M. D. Rausher. 2013. Evolution of the selfing syndrome in *Ipomoea*. *Frontiers in Plant Science* 4:1–8.
- Ellis, A. G., and S. D. Johnson. 2009. The evolution of floral variation without pollinator shifts in *Gorteria diffusa* (asteraceae). *American Journal of Botany* 96:793–801.

- Eserman, L. A., G. P. Tiley, R. L. Jarret, J. H. Leebens-Mack, and R. E. Miller. 2014. Phylogenetics and diversification of morning glories (tribe Ipomoeae, Convolvulaceae) based on whole plastome sequences. *American Journal of Botany* 101:92–103.
- Fabbro, T., and C. Körner. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* 199:70–81.
- Faegri, K., and L. Van Der Pijl. 1979. Principles of Pollination Ecology. Page The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Falconer, D. S., and F. C. T. Mackay. 1989. Introduction to quantitative genetics. Page (D. S. Falconer and F. C. T. Mackay, Eds.). Fourth edition. Longman group.
- Farzad, M., R. Griesbach, and M. Weiss. 2002. Floral color change in *Viola cornuta* L. (Violaceae): a model system to study regulation of anthocyanin production. *Plant Science* 162:225–231.
- Fenster, C. B. 1991. Selection on Floral Morphology by Hummingbirds. *Biotropica* 23:98.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, J. D. B. Fenster, R. Dudash, and D. Thomson. 2011. Pollination and Floral Syndromes. Review Literature And Arts Of The Americas 35:375–403.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, and J. D. Thomson. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375–403.
- Fenster, C. B., S. Martén Rodríguez, S. Martén-Rodríguez, and S. Marten-Rodríguez. 2007. Reproductive Assurance and the Evolution of Pollination Specialization. *International Journal of Plant Sciences* 168:215–228.
- Fornoni, J., K. Boege, C. A. Domínguez, and M. Ordano. 2008. How little is too little? The adaptive value of floral integration. *Communicative & Integrative Biology* 11:1–3.
- Fornoni, J., M. Ordano, R. Pérez-Ishiwara, K. Boege, and C. A. Domínguez. 2016. A comparison of floral integration between selfing and outcrossing species: A meta-analysis. *Annals of Botany* 117:299–306.
- Galen, C. 1999. Why Do Flowers Vary? *BioScience* 49:631.
- Galen, C. 2000. High and dry: Drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *American Naturalist* 156:72–83.
- Galliot, C., M. E. Hoballah, C. Kuhlemeier, and J. Stuurman. 2006. Genetics of flower size and nectar volume in *Petunia* pollination syndromes. *Planta* 225:203–212.
- Gómez, J. M. 2003. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: Consequences for plant specialization. *American Naturalist* 162:242–256.
- Gomez, J. M., A. J. Muñoz-Pajares, M. Abdelaziz, J. Lorite, and F. Perfectti. 2014. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany* 113:237–249.
- Gómez, J. M., and R. Zamora. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. *Plant-pollinator interactions*, NM Waser, J. Ollerton (eds.). The University of Chicago Press, Chicago:145–166.
- Goodwillie, C., and J. M. Ness. 2005. Correlated evolution in floral morphology and the timing of self-compatibility in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 166:741–751.
- Hall, M. C., C. J. Basten, and J. H. Willis. 2006. Pleiotropic quantitative trait loci contribute to population divergence in traits associated with life-history variation in *Mimulus guttatus*. *Genetics* 172:1829–1844.
- Harrison, T., and R. Winfree. 2015. Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Functional Ecology* 29:879–888.
- Herrera, C. M. 1988a. Biología y Ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de Caracteres Florales. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 45:233–246.
- Herrera, C. M. 1988b. Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35:95–125.
- Herrera, C. M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: Do pollinators select for Corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14:574–584.
- Herrera, C. M., M. C. Castellanos, and M. Medrano. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. Pages 278–294 in L. D. Harder and S. C. H. Barrett, editors. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford university press.
- Herrera, C. M., X. Cerda, M. B. Garcia, J. Guitian, M. Medrano, P. J. Rey, and A. M. Sanchez-Lafuente. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15:108–121.

- Herrera, C. M., M. Medrano, and P. Bazaga. 2015. Continuous within-plant variation as a source of intraspecific functional diversity: Patterns, magnitude, and genetic correlates of leaf variability in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 102:225–232.
- Herrera, C. M., A. M. Sanchez-Lafuente, M. M. Medrano, J. Guitián, X. Cerda, P. Rey, A. M. Sánchez-Lafuente, M. M. Medrano, J. Guitián, X. Cerda, and P. Rey. 2001. Geographical Variation in Autonomous Self-Pollination Levels Unrelated to Pollinator Service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 88:1025.
- Herrera, J. 2005. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: Individuals, populations and habitats. *Annals of Botany* 95:431–437.
- Herrera, J., M. Arista, and P. L. Ortiz. 2008. Perianth organization and intra-specific floral variability. *Plant Biology* 10:704–710.
- Hodges, S. A., J. B. Whittall, M. Fulton, and J. Y. Yang. 2002. Genetics of floral traits influencing reproductive isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *American Naturalist* 159.
- Jacquemyn, H., C. Micheneau, D. L. Roberts, and T. Pailler. 2005. Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Réunion Island. *Journal of Biogeography* 32:1751–1761.
- Jiménez-Lobato, V., and J. Núñez-Farfán. 2012. Population differentiation in floral characters of *datura innoxia* mill. *Evolutionary Ecology Research* 14:1015–1038.
- Johnsen, S., A. Kelber, E. Warrant, A. M. Sweeney, E. A. Widder, R. L. Lee, and J. Hernández-Andrés. 2006. Crepuscular and nocturnal illumination and its effects on color perception by the nocturnal hawkmoth *Deilephila elpenor*. *The Journal of experimental biology* 209:789–800.
- Johnson, S. D., M. Moré, F. W. Amorim, W. A. Haber, G. W. Frankie, D. A. Stanley, A. A. Cocucci, and R. A. Raguso. 2017. The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Functional Ecology* 31:101–115.
- Kelber, A., A. Balkenius, and E. J. Warrant. 2003. Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integrative and comparative biology* 43:571–579.
- Klingenberg, C. P. 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:20130249–20130249.
- van der Kooi, C. J., J. T. M. Elzenga, M. Staal, and D. G. Stavenga. 2016. How to colour a flower: on the optical principles of flower coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20160429.
- Kremen, C., N. M. Williams, and R. W. Thorp. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:16812–16816.
- Leingärtner, A., J. Krauss, and I. Steffan-Dewenter. 2014. Species richness and trait composition of butterfly assemblages change along an altitudinal gradient. *Oecologia* 175:613–623.
- Lloyd, D. G. . 1979. Some Reproductive Factors Affecting the Selection of Self-Fertilization in Plants. *The American Naturalist* 113:67–79.
- Maia, R., C. M. Eliason, P.-P. P. Bitton, S. M. S. M. Doucet, M. D. Shawkey, C. M. Eliason, P.-P. P. Bitton, S. M. S. M. Doucet, and M. D. Shawkey. 2013. pavo: An R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:906–913.
- Malo, J. E., and J. Baonza. 2002. Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions* 8:365–371.
- Manos, P. S., R. E. Miller, and P. Wilkin. 2001. Phylogenetic analysis of *Ipomea*, *Argyrea*, *Stictocardia* and *Turbina* suggests a generalized model of morphological evolution in Morning glories. *Systematic Botany* 26:585–602.
- Martén-Rodríguez, S., A. Almarales-Castro, and C. B. Fenster. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology* 97:348–359.
- Maubecin, C. C., A. Cosacov, A. N. Sérsic, J. Fornoni, and S. Benitez-Vieyra. 2016. Drift effects on the multivariate floral phenotype of *Calceolaria polyrhiza* during a post-glacial expansion in Patagonia. *Journal of evolutionary biology* 29:1523–1534.
- Mayer, C., L. Adler, W. Armbruster, A. Dafni, C. Eardley, S. Huang, P. Kevan, J. Ollerton, L. Packer, A.

- Ssymank, J. A. Stout, and S. A. Potts. 2011. Pollination ecology in the 21st Century: key questions for future research. *Page Journal of Pollination Ecology*.
- Mazer, S. J., V. A. Delesalle, and P. R. Neal. 1999. Responses of floral traits to selection on primary sexual investment in *Spergularia marina*: The battle between the sexes. *Evolution* 53:717–731.
- McDonald, J. A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *Anales del Instituto de Biología* 62:65–82.
- McDonald, J. A., D. R. Hansen, J. R. McDill, and B. B. Simpson. 2011. A phylogenetic Assessment of Breeding Systems and Floral Morphology of North American *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 5:159–177.
- Medel, R., J. Nattero, and R. Medel Julieta nattero. 2009. Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. *Page Ecología y evolución de interacciones planta-animal*.
- Meng, J. L., X. H. Zhou, Z. G. Zhao, and G. Z. Du. 2008. Covariance of floral and vegetative traits in four species of ranunculaceae: A comparison between specialized and generalized pollination systems. *Journal of Integrative Plant Biology* 50:1161–1170.
- Miller, R. B. 1981. Hawkmoths and the Geographic Patterns of Floral Variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35:763.
- Miller, R. E., T. R. Buckley, and P. S. Manos. 2002. An examination of the monophyly of morning glory taxa using Bayesian phylogenetic inference. *Systematic biology* 51:740–753.
- Miller, R. E., J. A. McDonald, and P. S. Manos. 2004. Systematics of *Ipomoea* subgenus *Quamoclit* (Convolvulaceae) based on its sequence data and a Bayesian phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 91:1208–1218.
- Miller, R. E., M. D. Rausher, and P. S. Manos. 1999. Phylogenetic Systematics of *Ipomoea* (Convolvulaceae) Based on ITS and Waxy Sequences. *Systematic Botany* 24:209.
- Mitchell, R. J., R. J. Flanagan, B. J. Brown, N. M. Waser, and J. D. Karron. 2009a. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103:1403–1413.
- Mitchell, R. J., R. E. Irwin, R. J. Flanagan, and J. D. Karron. 2009b. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103:1355–1363.
- Motten, A. F., and J. C. Stone. 2000. Heritability of stigma position and the effect of stigma-anther separation on outcrossing in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 87:339–347.
- Navarro-Sigüenza, A. G. 1992. Altitudinal Distribution of Birds in the Sierra Madre Del Sur, Guerrero, Mexico. *The Condor* 94:29–39.
- van der Niet, T., and S. D. Johnson. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 27:353–361.
- van der Niet, T., R. Peakall, and S. D. Johnson. 2014. Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. *Annals of Botany* 113:199–212.
- Ordano, M., J. Fornoni, K. Boege, C. A. Domínguez, C. A. Domínguez, C. A. Domínguez, C. A. Domínguez, C. A. Domínguez, C. A. Domínguez, and C. A. Domínguez. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* 179:1183–1192.
- Paulsen, S., and M. D. Rausher. 2000. Floral-color polymorphism in *Ipomoea purpurea*: biased inheritance of the dark allele is not a general explanation for its maintenance. *The Journal of heredity* 91:491–5.
- Pavlicev, M., J. M. Cheverud, and G. P. Wagner. 2009. Measuring Morphological Integration Using Eigenvalue Variance. *Evolutionary Biology* 36:157–170.
- Pérez-Barrales, R., J. Arroyo, and W. Scott Armbruster. 2007. Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos* 116:1904–1918.
- Pérez, F., M. T. K. Arroyo, and R. Medel. 2007a. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): Does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20:1730–1738.
- Pérez, F., M. T. K. Arroyo, and R. Medel. 2007b. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): Does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20:1730–1738.
- Pigliucci, M. 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters* 6:265–272.

- R Core Team. 2016. R version 3.2.4 Revised (2016-03-16 r70336) -- "Very Secure Dishes." R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, D., A. Berger, M. von Balthazar, M. Chartier, M. Sherafati, J. Schönenberger, S. Manafzadeh, and Y. M. Staedler. 2020. Modularity and evolution of flower shape: the role of function, development, and spandrels in *Erica*. *New Phytologist* 226:267–280.
- Roff, D. A. 1997. Evolutionary Quantitative Genetics. Page Handbook of Statistical Genomics. Springer US, Boston, MA.
- Rosas-Guerrero, V., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, M. Lopezaraiza-Mikel, J. M. Bastida, and M. Quesada. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17:388–400.
- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada, W. S. Armbruster, R. Pérez-Barrales, and S. D. W. Smith. 2011. Influence of pollination specialization and breeding system of floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65:350–364.
- Sánchez-Lafuente, A. M., J. Guitián, M. Medrano, C. M. Herrera, P. J. Rey, X. Cerdá, J. Guitián, M. Medrano, C. M. Herrera, P. J. Rey, and X. Cerdá. 2005. Plant traits, environmental factors, and pollinator visitation in winter-flowering *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 96:845–852.
- de Santiago-Hernández, M. H., S. Martén-Rodríguez, M. Lopezaraiza-Mikel, K. Oyama, A. González-Rodríguez, and M. Quesada. 2019. The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology* 0:1–15.
- Sapir, Y., J. Brunet, D. L. Byers, E. Imbert, J. Schönenberger, and Y. Staedler. 2019. Floral evolution: Breeding systems, pollinators, and beyond. *International Journal of Plant Sciences* 180:929–933.
- Sapir, Y., and W. Scott Armbruster. 2010. Pollinator-mediated selection and floral evolution: From pollination ecology to macroevolution. *New Phytologist* 188:303–306.
- SAS Institute Inc. 2014. SAS software. SAS institute Inc., Cary, NC, USA.
- Schanda, J. 2007. Colorimetry: Understanding the CIE System. Page Colorimetry: Understanding the CIE System.
- Schemske, D. W., and H. D. Bradshaw. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:11910–11915.
- Schiestl, F. P., F. K. Huber, and J. M. Gomez. 2011. Phenotypic selection on floral scent: Trade-off between attraction and deterrence? *Evolutionary Ecology* 25:237–248.
- Schiestl, F. P., H. Kirk, L. Bigler, S. Cozzolino, and G. A. Desurmont. 2014. Herbivory and floral signaling: Phenotypic plasticity and tradeoffs between reproduction and indirect defense. *New Phytologist* 203:257–266.
- Schoen, D. J., and A. H. D. Brown. 1991. Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88:4494–4497.
- Schueller, S. K. 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 91:672–681.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2020. . <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=camp>.
- Sicard, A., and M. Lenhard. 2011. The selfing syndrome: A model for studying the genetic and evolutionary basis of morphological adaptation in plants. *Annals of Botany* 107:1433–1443.
- Smith, S. D. 2015. Pleiotropy and the evolution of floral integration. *New Phytologist* 209:80–85.
- Smith, S. D., R. E. ; Miller, S. P. ; Otto, R. G. Fitzjohn, and M. D. Rausher. 2010. The Effects of Flower Color Transitions on Diversification Rates in Morning Glories (*Ipomoea* subg. *Quamoclit*, Convolvulaceae). *Faculty Publications in the Biological Sciences*:202–226.
- Smith, S. D., and M. D. Rausher. 2011. Gene loss and parallel evolution contribute to species difference in flower color. *Molecular biology and evolution* 28:2799–810.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:307–326.
- Stiles, E. A., N. B. Cech, S. M. Dee, and E. P. Lacey. 2007. Temperature-sensitive anthocyanin production in flowers of *Plantago lanceolata*. *Physiologia Plantarum* 129:756–765.
- Streisfeld, M. A., D. Liu, and M. D. Rausher. 2011. Predictable patterns of constraint among anthocyanin-

- regulating transcription factors in *Ipomoea*. *New Phytologist* 191:264–274.
- Stroup, W. W., G. A. Milliken, E. A. Claassen, and R. D. Wolfinger. 2018. SAS for Mixed Models: Introduction and Basic Applications.
- Sun, M., K. Gross, and F. P. Schiestl. 2014. Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Annals of Botany* 113:289–300.
- Takebayashi, N., D. E. Wolf, and L. F. Delph. 2006. Effect of variation in herkogamy on outcrossing within a population of *Gilia achilleifolia*. *Heredity* 96:159–165.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. The university of chicago press.
- Thomson, J. D., B. J. Andrews, and R. C. Plowright. 1982. The effect of a foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). *New Phytologist* 90:777–783.
- Tiffin, P., R. E. Miller, and M. D. Rausher. 1998. Control of expression patterns of anthocyanin structural genes by two loci in the common morning glory. *Genes & Genetic Systems* 73:105–110.
- Torices, R., and A. J. Muñoz-Pajares. 2015. PHENIX: An R Package to Estimate a Size-Controlled Phenotypic Integration Index. *Applications in Plant Sciences* 3:1400104.
- Totland, Ø. 2001. Environment-Dependent Pollen Limitation and Selection on Floral Traits in an Alpine. Page Source: Ecology.
- Tzeng, D. Y., and R. S. Berns. 2005. A review of principal component analysis and its applications to color technology. *Color Research and Application* 30:84–98.
- Ushimaru, A., S. Kikuchi, R. Yonekura, A. Maruyama, N. Yanagisawa, M. Kagami, M. Nakagawa, S. Mahoro, Y. Kohmatsu, A. Hatada, S. Kitamura, and K. Nakata. 2005. The influence of floral symmetry and pollination systems on flower size variation. *Nordic Journal of Botany* 24:593–598.
- Ushimaru, A., and K. Nakata. 2002. The evolution of flower allometry in selfing species. *Evolutionary Ecology Research* 4:1217–1227.
- Van Valen, L. 1965. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *The American Naturalist* 99:377–390.
- Van Valen, L. 1978. The statistics of variation. Pages 33–43 in E. L. Bookstein and R. Lande, editors. *Evolutionary theory*.
- Vallejo-Marín, M., and S. C. H. Barrett. 2009. Modification of flower architecture during early stages in the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany* 103:951–962.
- Villarreal, A. G., and C. E. Freeman. 1990. Effects of Temperature and Water Stress on Some Floral Nectar Characteristics in *Ipomopsis longiflora* (Polemoniaceae) under Controlled Conditions. *Botanical Gazette* 151:5–9.
- Vogler, D. W., K. Filmore, and A. G. Stephenson. 1999. Inbreeding depression in *Campanula rapunculoides* L. I. A comparison of inbreeding depression in plants derived from strong and weak self-incompatibility phenotypes. *Journal of Evolutionary Biology* 12:483–494.
- Wagner, G. P. 1984. On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: Evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology* 21:77–95.
- Wessinger, C. A., L. C. Hileman, and M. D. Rausher. 2014. Identification of major quantitative trait loci underlying floral pollination syndrome divergence in *Penstemon*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:20130349–20130349.
- Williams, N. M., D. Cariveau, R. Winfree, and C. Kremen. 2011. Bees in disturbed habitats use, but do not prefer, alien plants. *Basic and Applied Ecology* 12:332–341.
- Wilson, P. 1995. Selection for pollination success and the mechanical fit of *Impatiens* flowers around bumblebee bodies. *Biological Journal of the Linnean Society* 55:355–383.
- Winfree, R., R. Aguilar, D. P. Vázquez, G. LeBuhn, and M. A. Aizen. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90:2068–76.
- Winfree, R., B. J. Gross, and C. Kremen. 2011. Valuing pollination services to agriculture. *Ecological Economics* 71:80–88.
- Wolfe, L. M., and J. L. Krstolic. 1999. Floral Symmetry and Its Influence on Variance in Flower Size. *The American Naturalist* 154:484–488.
- Wolfe, L. M., and D. R. Sowell. 2006. Do Pollination Syndromes Partition the Pollinator Community? A Test Using Four Sympatric Morning Glory Species. *International Journal of Plant Sciences* 167:1169–1175.
- Worley, A. C., and S. C. H. Barrett. 2000. Evolution of floral display in *eichhornia paniculata* (Pontederiaceae); direct and correlated responses to selection on flower size and number. *Evolution*

54:1533–1545.

Zhao-Bang, Z. 1988. Long-Term Correlated Response, Interpopulation Covariation, and Interspecific Allometry. *Evolution* 42:363.

Zhao, Z.-G., and Y.-K. Wang. 2015. Selection by Pollinators on Floral Traits in Generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along Altitudinal Gradients. *PLOS ONE* 10:e0118299.

Zhao, Z., Y. He, M. Wang, and G. Du. 2007. Variations of flower size and reproductive traits in self-incompatible *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) among local habitats at Alpine Meadow. *Plant Ecology* 193:241–251.

Apéndice S1. Filogenia del género *Ipomoea* subgénero Quamoclit y poblaciones seleccionadas para de cada especie de *Ipomoea*.

Figura S1 Árbol filogenético que muestra la relaciones entre las especies de *Ipomoea* seleccionadas (Smith *et al* 2010). Especies seleccionadas subrayadas en negro. Mapeo de color floral sobre la topología utilizando el software Mesquite Project. A la derecha se muestran los grupos funcionales de polinizadores para cada especie de *Ipomoea*.

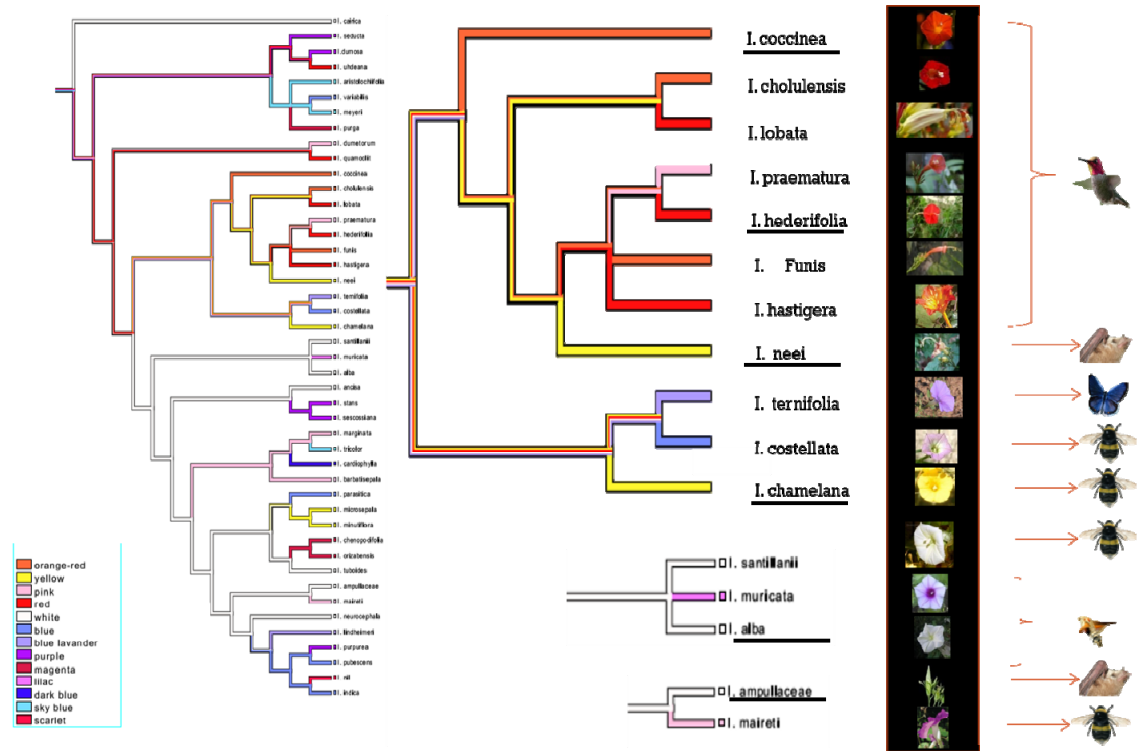


Tabla S1. Localización de las poblaciones de estudio. Coordenadas geográficas longitud y latitud en decimales, altitud (metros sobre el nivel del mar), nombre de la población y su respectivo identificador Id. Total de poblaciones para cada especie de *Ipomoea* al final de la tabla.

<i>Id</i>	Población	Longitud	Latitud	Altitud	<i>I. alba</i>	<i>I. ampullacea</i>	<i>I. chamelana</i>	<i>I. coccinea</i>	<i>I. hederifolia</i>	<i>I. neei</i>
<i>Son</i>	Sontecomapan	-95.0661	18.5282	6						X
<i>Coa</i>	Coahuayana	-103.7353	18.6847	7	X					
<i>Za</i>	Zapata	-104.9794	19.3815	10	X				X	
<i>Ham</i>	Hampolol	-90.3900	19.9258	10					X	
<i>Cha</i>	Chamela	-105.0641	19.5272	15						X
<i>Tiz</i>	Tizimín	-88.1616	21.0920	17					X	
<i>Cih</i>	Cihuatlán	-104.5054	19.1847	20		X				X
<i>HC</i>	Heroica Cárdenas	-93.3669	18.0432	21						X
<i>Ca</i>	Careyes	-105.0198	19.4454	22		X			X	
<i>FS</i>	Francisco Sarabia	-93.0056	15.4261	23						X
<i>Val</i>	Valladolid	-88.1579	20.6913	23					X	
<i>Bcon</i>	Bahía conejo	-95.3106	16.1381	36					X	
<i>PI</i>	Pérula 1	-105.0961	19.6167	48				X	X	X
<i>Ux</i>	Uxmal	-89.7219	20.3502	48					X	
<i>As</i>	Arroyo Seco	-104.9557	19.3297	62					X	
<i>Est</i>	Estación	-105.0461	19.4935	65		X	X		X	X
<i>LM</i>	La mancha	-96.3754	19.5989	65	X					
<i>LG</i>	Las gemelas	-105.2542	20.5597	68		X				
<i>Bas</i>	Basurero	-105.0282	19.4850	103			X			
<i>Aca</i>	Acapetahua	-92.6457	15.3276	130						X
<i>LZ</i>	Lázaro Cárdenas	-102.3250	18.0530	139		X				
<i>Ost</i>	Ostuacán	-93.3200	17.4039	163						X
<i>OcP</i>	Ocosingo, Palenque, Misol-Ha	-92.0425	17.2451	164					X	
<i>P2</i>	Pérula 2	-104.9908	19.5461	172				X		
<i>Cuix</i>	Cuixmala	-104.9435	19.4211	178		X				
<i>Cal</i>	Calakmul	-89.8922	18.3642	204	X				X	
<i>IsiCha</i>	San Isidro Chacalapa	-95.9333	15.9367	218	X					
<i>MP</i>	Mal paso	-93.6489	17.1881	257						X
<i>Xpuj</i>	Xpujil	-89.4167	18.5833	269	X					
<i>SanJa</i>	Santiago Jamiltepec	-97.8126	16.2612	293				X		
<i>Jiq</i>	Jiquipilas	-93.6410	16.6458	512	X					X
<i>Tapil</i>	Tapilula	-93.0167	17.2667	672	X					
<i>TyL</i>	Tierra y Libertad	-93.8731	16.3454	782					X	
<i>ChiC</i>	Chiapa de Corzo	-92.9599	16.7526	1024					X	
<i>Xal</i>	Xalisco	-104.8972	21.4656	1059				X		
<i>Tes</i>	Testerazo	-104.9001	21.4108	1130				X		
<i>Chiet</i>	Chietla	-98.5786	18.5183	1135	X					
<i>Au</i>	Autlán	-104.3914	19.6981	1440				X		
<i>Chini</i>	Chinicuila	-103.3000	18.7000	1444					X	
<i>Huen</i>	Huentitan	-103.3046	20.7328	1550				X		
<i>AttA</i>	Atotonilco el alto	-102.5083	20.5500	1606	X					
<i>Zin</i>	Zinapécuaro	-100.8182	19.9070	1864	X					
Total de poblaciones por especie					11	6	2	7	15	11

Apéndice S2. Tablas y figuras de los resultados de coeficientes de variación, análisis Glimmix del tamaño de los rasgos florales entre poblaciones y comparaciones de la distancia estigma-antera entre poblaciones de cada especie de *Ipomoea*.

Tabla S1. Coeficientes de variación expresados en porcentaje para cada rasgo floral, población y especie de *Ipomoea*. Longitud de la corola (**LC**); Longitud del tubo (**LT**); Diámetro de la Corola (**DC**), Diámetro del tubo (**DT**). **b)** Estructuras reproductivas: Longitud del Estilo (**LP**), Estambres (**S1, S2, S3, S4, S5**). Variables de color *Lab* para la corola **Lc, ac y bc**; tubo floral **Lt, bt y at**; guías de néctar **LNG, aNG y bNG**.

	LC	LT	DC	DT	S1	S2	S3	S4	S5	LP	Lc	ac	bc	Lt	at	bt	LNG	aNG	bNG
<i>I. chamelana</i>																			
Est	0.68	0.94	0.69	2.49	1.73	1.80	2.47	2.16	2.06	2.31	0.10	0.32	0.12	0.09	0.32	0.12	0.09	0.29	0.12
Bas	5.41	8.21	3.48	4.55	4.07	3.27	6.01	6.41	6.53	6.51	1.54	2.40	0.21	0.62	2.40	0.17	0.46	2.89	2.69
<i>I. alba</i>																			
Coa	6.43	4.76	11.38	13.10	7.18	7.18	7.18	6.37	6.56	6.45	0.12	7.81	18.55	0.12	10.28	21.77	0.12	5.75	20.15
Za	5.17	4.84	6.57	4.87	5.99	5.99	5.99	5.96	5.97	6.14	0.11	6.33	15.83	0.12	8.00	26.91	0.12	6.03	18.93
LM	5.72	4.68	9.49	2.24	6.31	6.31	6.31	6.25	6.34	5.67	0.09	6.28	15.98	0.10	6.68	18.06	0.10	7.59	23.06
Calak	6.98	5.10	12.95	4.20	7.25	7.25	7.25	6.28	6.74	6.53	0.08	8.68	27.49	0.09	8.92	25.73	0.11	7.81	18.86
IsiCha	6.19	4.44	11.91	5.11	5.93	5.93	5.93	5.51	6.12	6.46	0.11	9.86	20.31	0.13	11.06	20.08	0.11	8.41	19.93
Xpuj	6.81	4.17	13.33	4.58	6.11	6.11	6.11	6.04	6.89	5.62	0.11	12.03	26.22	0.07	7.08	19.72	0.11	10.86	19.31
Jiq	5.82	4.94	11.37	4.94	4.91	4.91	4.91	5.18	5.13	3.90	0.09	6.42	21.88	0.12	7.96	23.86	0.11	8.39	19.09
Tapil	9.55	3.05	18.30	2.93	5.95	5.95	5.95	4.93	5.31	5.01	0.20	5.05	32.62	0.08	7.25	27.62	0.11	11.37	20.00
Chiet	5.66	4.86	10.86	4.63	6.14	6.14	6.14	6.22	6.60	6.52	0.15	7.43	13.46	0.10	7.63	25.44	0.16	7.36	22.11
Atta	4.95	4.42	8.42	4.65	6.39	6.39	6.39	5.34	5.55	6.43	0.08	4.82	11.81	0.11	6.32	17.85	0.08	5.00	18.98
Zin	6.90	3.64	15.04	5.18	5.23	5.23	5.23	4.78	4.79	4.85	0.11	6.47	32.90	0.17	7.88	23.14	0.18	9.05	36.59
<i>I. ampullacea</i>																			
LG	2.51	5.00	8.43	5.49	1.13	0.99	1.07	1.21	7.29	6.90	0.09	12.14	2.84	0.08	2.14	0.81	0.10	3.92	0.34
Cihu	2.58	4.82	9.09	5.91	1.00	1.04	0.91	1.22	7.30	6.33	0.05	12.38	1.64	0.05	1.91	1.20	0.11	2.16	3.32
Car	4.59	4.50	5.72	9.56	4.37	4.60	5.12	5.16	3.18	3.52	0.13	13.25	2.33	0.15	2.27	1.01	0.09	3.92	3.16
Est	5.89	5.77	6.48	9.89	4.09	4.22	4.58	4.71	3.17	9.43	0.08	19.50	2.74	0.11	3.58	1.13	0.12	3.80	3.93
LZ	2.49	4.73	8.45	5.40	1.03	1.05	0.94	1.15	7.01	6.49	0.03	18.21	3.06	0.09	3.73	0.40	0.07	4.88	5.82
Cuix	3.07	5.74	9.14	5.79	1.23	1.12	1.17	1.36	8.05	7.90	0.15	16.98	4.14	0.05	3.84	0.79	0.08	6.48	3.80
<i>I. neei</i>																			
Son	3.36	4.97	3.58	10.33	2.31	2.40	2.38	2.47	2.73	1.98	0.19	0.11	0.12	0.19	0.11	0.16	0.27	0.13	0.15
Cha	3.34	5.04	3.62	11.01	2.12	2.36	2.37	2.43	2.52	1.99	0.31	0.12	0.14	0.32	0.16	0.13	0.27	0.10	0.13
Zih	3.24	4.97	3.67	11.08	2.26	2.34	2.50	2.46	2.68	2.05	0.25	0.17	0.18	0.11	0.73	0.17	0.24	0.17	0.20
HC	3.30	4.98	3.58	9.92	2.20	2.41	2.47	2.38	2.55	2.02	0.23	0.12	0.13	0.29	0.13	0.13	0.28	0.13	0.14

FS	3.52	4.92	3.40	11.05	2.18	2.31	2.39	2.61	2.69	2.10	0.26	0.10	0.15	0.28	0.14	0.16	0.27	0.10	0.13
P1	3.42	4.91	3.66	10.68	2.26	2.32	2.44	2.50	2.54	2.04	0.19	0.18	0.25	0.20	0.24	0.19	0.21	0.16	0.18
Est	4.50	7.44	3.63	12.67	2.53	3.00	2.52	3.25	3.26	2.61	0.42	0.23	0.26	0.48	0.25	0.27	0.51	0.22	0.24
Aca	3.27	5.52	4.14	11.70	2.40	2.35	2.52	2.37	2.83	2.20	0.22	0.16	0.17	0.18	0.21	0.18	0.23	0.16	0.20
Ost	3.88	5.36	4.23	14.07	2.34	2.50	2.86	2.78	2.75	2.05	0.19	0.16	0.27	0.18	0.26	0.28	0.20	0.13	0.18
MP	3.69	5.30	4.19	14.39	2.31	2.20	2.57	2.60	3.03	2.15	0.19	0.15	0.25	0.19	0.22	0.25	0.23	0.18	0.22
Jiq	3.66	5.00	3.84	15.20	2.83	2.47	2.55	2.82	2.90	2.26	0.23	0.16	0.21	0.17	0.24	0.20	0.19	0.18	0.24
<i>I. coccinea</i>																			
P1	2.44	3.35	4.12	13.68	2.61	2.57	2.67	2.63	2.74	2.67	0.24	0.19	0.26	0.27	0.29	0.24	0.28	0.12	0.22
P2	3.04	1.04	0.93	0.86	0.91	0.86	0.84	0.88	0.90	0.82	0.11	0.13	0.12	0.10	0.15	0.11	0.11	0.12	0.11
Car	7.51	2.38	2.26	1.32	2.35	2.36	2.32	2.33	2.34	2.30	1.07	1.68	0.75	5.31	1.82	3.49	9.45	37.55	4.34
Est	6.65	2.13	2.09	1.16	2.10	2.10	2.09	2.12	2.14	2.11	1.48	1.47	1.40	1.48	1.86	1.42	1.50	3.59	2.33
LZ	8.18	2.51	2.56	0.93	2.55	2.53	2.53	2.55	2.56	2.55	0.65	0.85	0.66	0.85	2.28	0.69	1.39	6.44	3.29
Cuix	2.82	0.96	0.79	0.74	0.72	0.74	0.74	0.75	0.72	0.70	0.13	0.14	0.13	0.10	0.11	0.11	0.13	0.12	0.14
<i>I. hederifolia</i>																			
Ham	11.62	15.17	13.98	29.38	24.49	24.74	27.80	31.97	36.53	14.51	0.40	0.33	0.35	0.47	0.36	0.29	0.53	0.28	0.34
Za	15.11	17.51	26.79	35.07	12.07	10.38	10.43	11.00	15.57	13.98	0.58	0.41	0.44	0.57	0.41	0.48	0.68	0.37	0.48
Car	15.45	15.87	19.29	11.54	15.61	12.94	13.65	14.70	15.87	13.78	0.62	0.41	0.51	0.67	0.46	0.51	0.71	0.41	0.53
Tiz	12.42	12.59	14.32	26.05	17.61	18.71	20.08	21.70	23.53	13.36	0.47	0.41	0.50	0.51	0.42	0.44	0.70	0.40	0.46
Bcon	14.26	18.41	18.12	23.45	17.07	17.07	17.07	17.08	17.08	17.06	0.71	0.41	0.40	0.48	0.44	0.40	0.70	0.39	0.55
Uxm	13.09	16.36	17.81	18.12	18.16	18.16	18.19	18.20	18.20	20.27	0.77	0.39	0.53	0.56	0.53	0.51	0.98	0.41	0.60
P1	16.63	19.03	11.52	14.08	18.91	18.84	18.87	19.04	11.17	19.72	0.51	0.38	0.44	0.54	0.44	0.40	0.73	0.35	0.39
As	12.77	17.11	10.74	10.22	18.32	17.85	17.17	16.49	16.02	18.23	0.65	0.35	0.44	0.54	0.45	0.43	0.71	0.38	0.49
Est	12.41	13.82	33.05	20.30	10.20	18.96	19.46	11.62	16.18	13.87	0.64	0.40	0.43	0.59	0.43	0.51	0.73	0.38	0.50
OcP	18.44	13.75	16.03	11.00	18.96	18.73	18.96	19.46	21.49	21.10	1.03	0.51	0.63	0.79	0.87	0.60	1.12	0.63	6.74
Val	13.64	14.40	16.47	26.55	15.25	15.10	15.18	15.10	15.11	15.75	0.52	0.38	0.33	0.35	0.40	0.38	0.57	0.34	0.47
Cal	11.21	12.77	19.85	14.34	16.60	16.89	17.22	18.73	18.90	24.30	0.95	0.17	0.38	0.36	1.08	0.16	0.08	0.12	1.22
TyL	10.44	13.77	15.36	11.98	19.78	19.69	10.57	11.15	12.11	13.16	1.02	0.98	0.03	0.15	0.12	0.53	0.26	0.15	0.38
ChiC	13.15	15.53	11.00	13.50	19.78	19.76	19.81	19.83	19.88	14.55	2.04	1.25	0.53	0.68	1.24	0.76	0.40	0.26	1.33
Chi	16.08	17.11	10.35	16.87	15.21	15.22	15.23	15.24	15.23	15.29	2.07	1.15	0.05	0.27	0.18	0.76	0.38	0.22	0.78

Tabla S2. que muestran la media de cada carácter floral medido en centímetros. **a)** Estructuras de atracción y restricción: longitud de la corola (**LC**); Longitud del tubo (**LT**); Diámetro de la Corola (**DC**), Diámetro del tubo (**DT**). **b)** Estructuras reproductivas: Longitud del Estilo (**LP**), Estambres (**S1, S2, S3, S4, S5**). Letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0.05$). En paréntesis desviación estándar.

<i>I.chamelana</i>	<i>LC</i>		<i>LT</i>		<i>DC</i>		<i>DT</i>		<i>S1</i>		<i>S2</i>		<i>S3</i>		<i>S4</i>		<i>S5</i>		<i>LP</i>	
<i>Poblaciones</i>	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif
<i>Bas</i>	24.67(±0.24)	A	14.49(±0.23)	A	20.24(±0.12)	A	4.21(±0.04)	A	7.19(±0.05)	A	6.24(±0.04)	A	5.37(±0.06)	A	4.95(±0.06)	A	4.51(±0.06)	A	6.69(±0.09)	A
<i>Est</i>	25.38(±0.24)	B	15.11(±0.23)	A	20.54(±0.12)	A	5.10(±0.04)	B	7.84(±0.05)	B	6.86(±0.04)	B	6.03(±0.06)	B	5.65(±0.06)	B	5.24(±0.06)	B	7.30(±0.09)	B
<i>F</i>		4.27		3.68		2.92		282.88		70.22		131.89		52.81		66.78		86.49		24.89
<i>gl</i>		1		1		1		1		1		1		1		1		1		1
Den. gl		299		299		299		299		299		299		299		299		299		299
<i>P</i>		0.0397		0.0561		0.0883		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001

<i>I. alba</i>	LC		LT		DC		DT		S1		S2		S3		S4		S5		LP	
Poblaciones	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif
Atta	153.34(±0.77)	D	113.50(±0.60)	D	89.37(±0.66)	D	9.31(±0.14)	BC	121.69(±0.72)	E	121.69(±0.72)	E	121.69(±0.73)	E	118.32(±0.7)	F	117.51(±0.71)	E	125.35(±0.74)	F
Cal	157.98(±0.80)	B	118.70(±0.63)	B	95.04(±0.69)	B	9.29(±0.15)	BCD	131.53(±0.75)	B	131.53(±0.75)	B	131.53(±0.75)	B	127.95(±0.73)	B	126.78(±0.74)	B	135.27(±0.77)	B
Chiet	157.07(±0.80)	B	119.32(±0.64)	B	95.27(±0.68)	B	8.88(±0.15)	ED	130.98(±0.75)	B	130.98(±0.75)	B	130.98(±0.75)	B	128.52(±0.73)	B	126.62(±0.74)	B	135.18(±0.77)	B
Coa	150.98(±0.0.77)	E	111.45(±0.0.60)	E	86.81(±0.62)	E	9.13(±0.14)	BECD	123.63(±0.72)	D	123.63(±0.72)	D	123.63(±0.73)	D	120.31(±0.7)	E	119.83(±0.71)	D	127.8(±0.74)	E
IsiCha	158.01(±0.80)	B	119.13(±0.65)	B	94.6(±0.72)	B	9.22(±0.15)	BCD	131.48(±0.74)	B	131.48(±0.74)	B	131.48(±0.75)	B	128.51(±0.72)	B	127.17(±0.73)	B	134.98(±0.76)	B
Jiq	152.86(±0.78)	D	113.99(±0.71)	D	90.17(±0.67)	D	8.8(±0.14)	EF	127.46(±0.73)	C	127.46(±0.73)	C	127.46(±0.73)	C	123.57(±0.71)	E	123.01(±0.71)	C	130.97(±0.75)	D
LM	150.85(±0.77)	E	111.60(±0.0.61)	E	90.17(±0.67)	E	9.75(±0.14)	A	124.03(±0.72)	D	124.01(±0.72)	D	124.00(±0.73)	D	120.58(±0.7)	E	119.87(±0.71)	D	127.76(±0.74)	E
Tapil	161.89(±0.0.85)	A	124.02(±0.68)	A	100.1(±0.72)	A	8.99(±0.17)	ECD	136.82(±0.79)	A	136.82(±0.79)	A	136.82(±0.79)	A	133.93(±0.77)	A	132.43(±0.78)	A	140.71(±0.81)	A
Xpuj	157.65(±0.0.80)	B	119.28(±0.64)	B	95.19(±0.69)	B	9.18(±0.15)	BECD	132.18(±0.75)	B	132.18(±0.75)	B	132.18(±0.75)	B	128.39(±0.73)	B	126.61(±0.74)	B	135.28(±0.77)	B
Za	154.74 (±0.75)	C	115.08(±0.58)	C	92.34(±0.64)	C	9.43(±0.13)	A	127.38(±0.70)	C	127.38(±0.70)	C	127.38(±0.70)	C	124.04(±0.68)	C	123.38(±0.68)	C	131.78(±0.72)	C
Zin	154.67(±0.0.80)	C	115.60(±0.62)	C	91.3(±0.67)	C	8.47(±0.15)	F	128.32(±0.74)	C	128.32(±0.74)	C	128.32(±0.75)	C	124.92(±0.72)	C	123.75(±0.73)	C	132.34(±0.76)	C
F		46.68		84.13		96.99		5.85		97.21		97.21		97.21		103.83		81.95		94.38
gl		10		10		10		10		10		10		10		10		10		10
Den. gl		2344		2344		2344		2344		2344		2344		2344		2344		2344		2344
P		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001

<i>I. ampullacea</i>	LC		LT		DC		DT		S1		S2		S3		S4		S5		LP	
	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif
Car	95.97(±0.70)	B	59.97(±0.53)	B	89.91(±0.85)	B	17.15(±0.22)	A	79.40(±0.45)	A	79.11(±0.68)	A	77.06(±0.49)	A	74.97(±0.50)	A	74.76(±0.61)	A	81.41(±0.42)	A
Cihu	102.71(±0.92)	A	62.70(±0.68)	A	95.03(±1.10)	A	14.72(±0.29)	C	80.15(±0.62)	A	79.41(±0.91)	A	78.05(±0.67)	A	75.99(±0.68)	A	74.60(±0.61)	A	81.94(±0.58)	A
Cuix	102.35(±1.14)	A	62.28(±0.84)	A	94.97(±1.35)	A	14.56(±0.35)	C	80.05(±0.78)	A	80.45(±1.13)	A	77.87(±0.85)	A	75.80(±0.86)	A	74.44(±0.75)	A	81.68(±0.75)	A
Est	95.46(±0.59)	B	58.58(±0.45)	C	90.17(±0.72)	B	16.62(±0.19)	B	76.99(±0.37)	A	79.07(±0.56)	B	74.83(±0.41)	B	72.67(±0.41)	B	71.57(±0.47)	B	78.89(±0.35)	B
LG	102.45(±0.80)	A	62.69(±0.60)	A	94.45(±0.96)	A	14.62(±0.25)	C	80.01(±0.52)	A	79.74(±0.78)	A	77.83(±0.57)	A	75.79(±0.58)	A	74.54(±0.54)	A	81.80(±0.49)	A
LZ	103.17(±0.76)	A	62.84(±0.56)	A	95.84(±0.91)	A	14.79(±0.24)	C	80.06(±0.49)	A	79.64(±0.73)	A	77.98(±0.53)	A	75.95(±0.54)	A	74.73(±0.51)	A	81.79(±0.46)	A
F		30.79		15.29		11.78		31.53		0.38		9.3		7.97		8.39		8.18		9.44
gl		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5
Den. gl		278		278		278		278		278		278		278		278		190		278
P		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		0.8624		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001

<i>I. neei</i>	LC		LT		DC		DT		S1		S2		S3		S4		S5		LP	
	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif
Aca	38.81(±0.17)	E	26.20(±0.19)	F	36.18(±0.49)	E	11.78(±0.15)	E	58.73(±0.13)	E	56.44(±0.22)	E	55.42(±0.17)	E	52.92(±0.22)	E	50.74(±0.18)	E	66.04(±0.18)	E
Cha	39.74(±0.16)	C	27.05(±0.26)	D	37.20(±0.57)	C	12.63(±0.19)	C	59.75(±0.13)	C	57.60(±0.21)	C	56.28(±0.19)	C	53.94(±0.17)	C	51.77(±0.16)	C	67.03(±0.21)	C
Est	39.13(±0.19)	D	26.45(±0.23)	E	36.59(±0.55)	D	12.04(±0.15)	D	59.12(±0.14)	D	56.97(±0.23)	D	55.63(±0.16)	D	53.36(±0.21)	D	51.14(±0.19)	D	66.42(±0.21)	D
FS	39.94(±0.19)	B	27.34(±0.18)	C	37.52(±0.49)	B	12.99(±0.15)	B	60.01(±0.13)	B	57.81(±0.18)	B	56.60(±0.15)	B	54.37(±0.17)	B	52.08(±0.17)	B	67.36(±0.17)	B
HC	40.63(±0.24)	A	28.05(±0.22)	A	38.19(±0.49)	A	13.59(±0.17)	A	60.79(±0.13)	A	58.68(±0.2)	A	57.22(±0.23)	A	54.92(±0.24)	A	52.70(±0.24)	A	68.06(±0.2)	A
Jiq	36.33(±0.15)	H	27.86(±0.23)	B	33.65(±0.5)	H	9.233(±0.22)	H	56.39(±0.13)	H	54.13(±0.24)	H	52.87(±0.2)	H	50.49(±0.22)	H	48.48(±0.16)	H	63.57(±0.23)	H
MP	37.01(±0.22)	G	26.18(±0.22)	F	34.60(±0.5)	G	9.889(±0.22)	G	57.08(±0.13)	G	55.04(±0.24)	G	53.65(±0.2)	G	51.27(±0.17)	G	49.16(±0.25)	G	64.46(±0.2)	G
Ost	37.81(±0.17)	F	25.19(±0.25)	G	35.51(±0.48)	F	10.71(±0.15)	F	57.99(±0.13)	F	55.62(±0.22)	F	54.41(±0.2)	F	52.14(±0.19)	F	49.88(±0.24)	F	65.27(±0.17)	F
P1	39.74(±0.17)	C	27.07(±0.25)	D	37.25(±0.56)	C	12.64(±0.2)	C	59.72(±0.13)	C	57.57(±0.18)	C	56.24(±0.17)	C	54.00(±0.22)	C	51.76(±0.21)	C	67.04(±0.26)	C
Son	39.73(±0.23)	C	27.05(±0.26)	D	37.23(±0.52)	C	12.62(±0.17)	C	59.74(±0.13)	C	57.57(±0.23)	C	56.26(±0.15)	C	53.97(±0.23)	C	51.76(±0.16)	C	67.10(±0.19)	C
Zih	39.07(±0.16)	D	26.47(±0.19)	E	36.63(±0.53)	D	12.03(±0.16)	D	59.12(±0.13)	D	56.98(±0.24)	D	55.62(±0.17)	D	53.33(±0.22)	D	51.15(±0.16)	D	66.41(±0.22)	D
F	578.87		209.88		608.16		593.92		581.82		586.74		591.42		603.02		564.65		580.28	
gl	10		10		10		10		10		10		10		10		10		10	
Den. gl	2870		2870		2870		2870		2870		2870		2870		2870		2870		2870	
P	<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001	

<i>I. hederifolia</i>	LC		LT		DC		DT		S1		S2		S3		S4		S5		LP	
Poblaciones	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif
As	41.47(±0.35)	H	30.73(±0.26)	G	30.72(±0.26)	J	3.82(±0.12)	C	41.81(±0.22)	DC	41.76(±0.15)	A	41.70(±0.19)	A	41.64(±0.17)	A	41.59(±0.2)	A	45.07(±0.3)	D
Bcon	51.37(±0.31)	DE	40.67(±0.22)	DC	40.67(±0.22)	C	3.76(±0.07)	DC	42.10(±0.19)	C	40.14(±0.15)	D	39.33(±0.22)	D	37.40(±0.17)	D	33.86(±0.18)	E	45.34(±0.23)	DC
Ca	50.24(±0.32)	F	39.19(±0.27)	E	39.19(±0.27)	F	3.58(±0.12)	FE	40.62(±0.19)	F	38.60(±0.15)	F	37.96(±0.25)	F	35.97(±0.17)	F	32.32(±0.19)	G	43.91(±0.25)	E
Cal	40.04(±0.3)	J	29.67(±0.24)	H	29.67(±0.24)	H	2.59(±0.09)	IH	33.24(±0.22)	H	30.08(±0.15)	H	27.66(±0.21)	H	24.88(±0.22)	H	21.25(±0.16)	I	34.39(±0.22)	H
ChiC	36.05(±0.3)	K	19.70(±0.22)	J	19.70(±0.22)	G	2.51(±0.06)	IJ	25.78(±0.2)	J	21.52(±0.15)	J	18.43(±0.16)	J	15.50(±0.17)	J	11.51(±0.25)	K	24.59(±0.29)	J
Chini	35.55(±0.36)	L	19.18(±0.22)	J	19.18(±0.22)	G	2.46(±0.1)	J	25.30(±0.23)	K	21.02(±0.15)	K	17.98(±0.2)	K	15.10(±0.22)	K	11.16(±0.23)	K	24.09(±0.3)	J
Est	40.65(±0.29)	I	30.70(±0.3)	G	30.70(±0.3)	E	3.28(±0.08)	G	41.12(±0.18)	E	40.26(±0.16)	DC	39.43(±0.2)	D	36.94(±0.21)	E	34.49(±0.2)	CD	40.10(±0.31)	F
Ham	51.91(±0.28)	BC	41.17(±0.29)	C	41.17(±0.29)	B	3.67(±0.11)	DE	42.59(±0.19)	B	40.56(±0.15)	C	39.90(±0.19)	C	37.95(±0.17)	C	34.31(±0.19)	D	45.89(±0.26)	BC
OcP	45.47(±0.32)	G	34.79(±0.24)	F	34.79(±0.24)	H	2.65(±0.07)	H	37.55(±0.21)	G	35.03(±0.15)	G	32.84(±0.2)	G	30.73(±0.2)	G	27.41(±0.17)	H	39.34(±0.3)	G
P1	51.93(±0.33)	BC	41.18(±0.24)	BC	41.18(±0.24)	B	3.55(±0.06)	F	42.60(±0.25)	B	40.57(±0.15)	C	39.91(±0.16)	C	37.95(±0.18)	C	34.32(±0.23)	D	45.88(±0.28)	BC
Tiz	52.38(±0.35)	BA	41.69(±0.28)	BA	41.69(±0.28)	A	4.15(±0.11)	B	43.09(±0.21)	A	41.09(±0.15)	B	40.34(±0.23)	B	38.44(±0.23)	B	34.82(±0.17)	CB	46.38(±0.22)	BA
TyL	36.10(±0.26)	K	25.01(±0.23)	I	25.01(±0.23)	I	2.56(±0.1)	IHJ	29.82(±0.22)	I	26.20(±0.15)	I	23.13(±0.18)	I	20.12(±0.19)	I	16.29(±0.24)	J	29.51(±0.26)	I
Ux	50.90(±0.31)	E	40.16(±0.28)	D	40.16(±0.28)	D	3.86(±0.08)	C	41.63(±0.22)	D	39.69(±0.15)	E	38.82(±0.2)	E	36.91(±0.21)	E	33.34(±0.21)	F	44.83(±0.28)	D
Val	51.86(±0.23)	DC	41.18(±0.23)	BC	41.18(±0.23)	B	3.81(±0.11)	C	42.61(±0.21)	B	40.64(±0.15)	C	39.84(±0.19)	C	37.93(±0.22)	C	34.33(±0.17)	D	45.88(±0.31)	BC
Za	52.66(±0.28)	A	41.92(±0.27)	A	41.92(±0.27)	A	5.31(±0.14)	A	43.35(±0.25)	A	41.33(±0.15)	B	40.69(±0.22)	B	38.70(±0.23)	B	35.05(±0.16)	B	46.64(±0.25)	A
F	1427.61		1900.77		597.41		361.15		1732.67		2580.36		3490.35		4042.97		4085.38		1555.78	
gl	14		14		14		14		14		14		14		14		14		14	
Den. gl	4146		4146		4146		4146		4146		4146		4146		4146		4146		4146	
P	<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001	

<i>I. coccinea</i>	LC		LT		DC		DT		S1		S2		S3		S4		S5		LP	
Poblaciones	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif	Media	Dif
Au	32.21(±0.25)	B	23.27(±0.19)	B	17.77(±0.21)	B	3.92(±0.13)	B	28.21(±0.19)	A	27.57(±0.21)	A	27.24(±0.18)	C	26.90(±0.21)	B	26.38(±0.19)	A	26.30(±0.19)	B
Huen	32.89(±0.24)	A	23.95(±0.26)	A	18.29(±0.23)	A	4.27(±0.14)	A	28.65(±0.19)	A	28.13(±0.20)	A	27.81(±0.16)	A	27.30(±0.21)	A	26.55(±0.17)	A	27.34(±0.14)	A
P1	32.30(±0.25)	B	23.37(±0.27)	B	17.87(±0.15)	B	4.01(±0.12)	B	28.31(±0.14)	B	27.67(±0.19)	B	27.34(±0.21)	BC	26.99(±0.20)	AB	26.47(±0.19)	A	26.40(±0.22)	B
P2	32.67(±0.20)	A	23.73(±0.28)	A	18.07(±0.18)	AB	4.05(±0.12)	B	28.43(±0.23)	AB	27.89(±0.14)	AB	27.60(±0.20)	AB	27.08(±0.13)	AB	26.33(±0.16)	A	27.12(±0.18)	A
SanJa	30.63(±0.24)	C	21.70(±0.27)	C	16.15(±0.17)	C	3.52(±0.09)	D	26.39(±0.20)	C	25.84(±0.15)	C	25.55(±0.19)	D	25.04(±0.18)	C	24.29(±0.19)	B	25.08(±0.18)	C
Tes	29.28(±0.27)	D	20.32(±0.20)	D	14.82(±0.21)	D	3.38(±0.10)	D	25.26(±0.16)	D	24.62(±0.20)	D	24.29(±0.17)	E	23.95(±0.16)	D	23.42(±0.18)	C	23.35(±0.15)	D
Xal	30.90(±0.20)	C	21.99(±0.27)	C	16.33(±0.23)	C	3.74(±0.12)	C	26.67(±0.14)	C	26.12(±0.17)	C	25.85(±0.22)	D	25.32(±0.15)	C	24.56(±0.21)	B	25.36(±0.14)	C
F	120.63		124.02		121.45		28.74		116.1		117.81		119.07		115.95		113.74		130.25	
gl	6		6		6		6		6		6		6		6		6		6	
Den. gl	1794		1794		1794		1794		1794		1794		1794		1794		1794		1794	
P	<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001		<.0001	

Tabla S3. Resultado del análisis de la distancia estigma antera entre las poblaciones de *Ipomoea*. En negritas resultados no significativos.

Especie Ipomoea	Distancia estigma-antera			
	Df	Den DF	F-value	p
<i>I. chamelana</i>	1	299	0.64	0.4254
<i>I. coccinea</i>	6	1794	1792	<.0001
<i>I. hederifolia</i>	14	4146	64.42	<.0001
<i>I. ampullacea</i>	5	278	0.39	0.5425
<i>I. alba</i>	10	2344	0.64	0.7774
<i>I. neei</i>	10	2870	0.5	0.8878

Figura S1. Distancia estigma antera entre poblaciones de *Ipomoea*. Letras diferentes indican diferencias significativas. Barras indican error estándar.

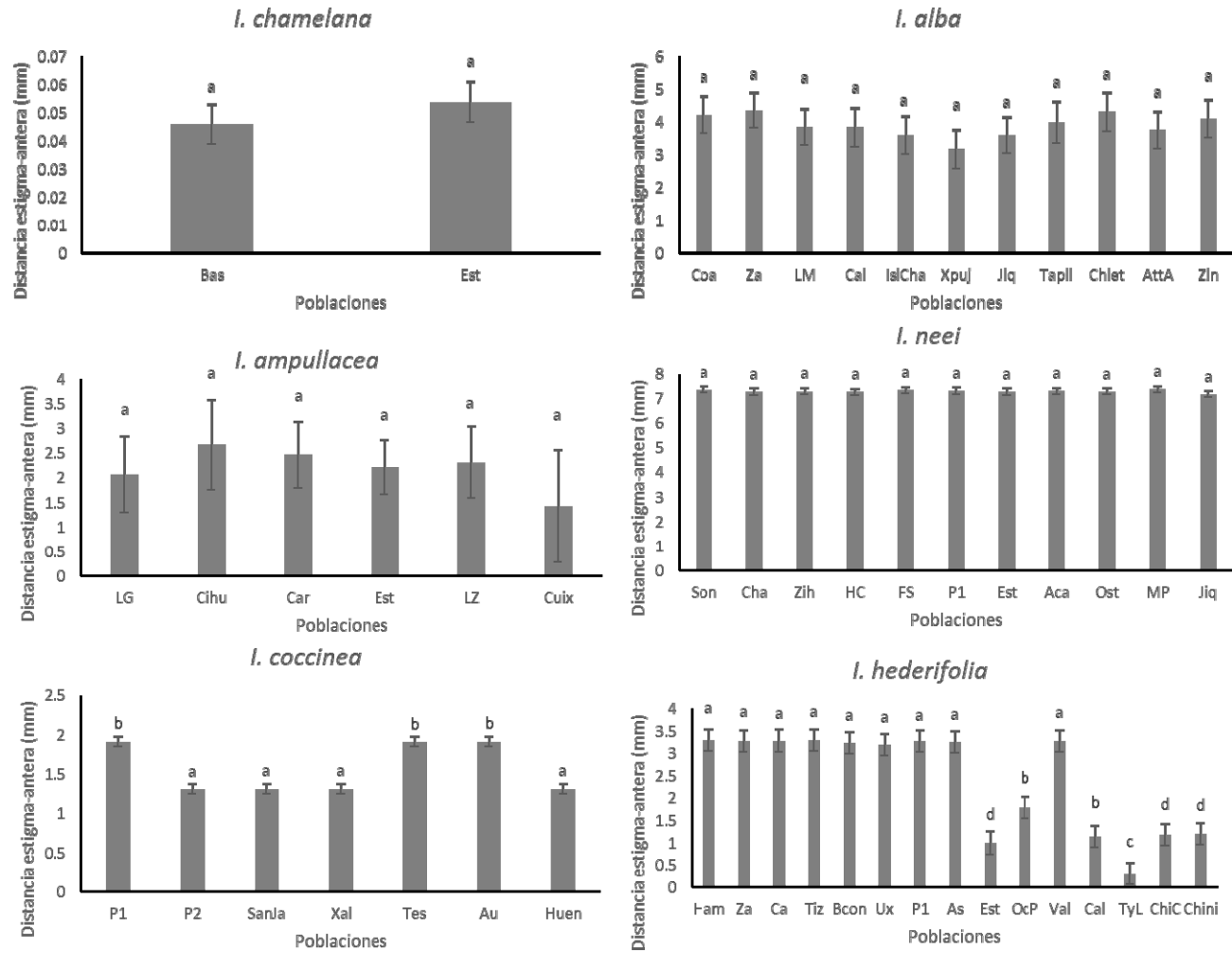
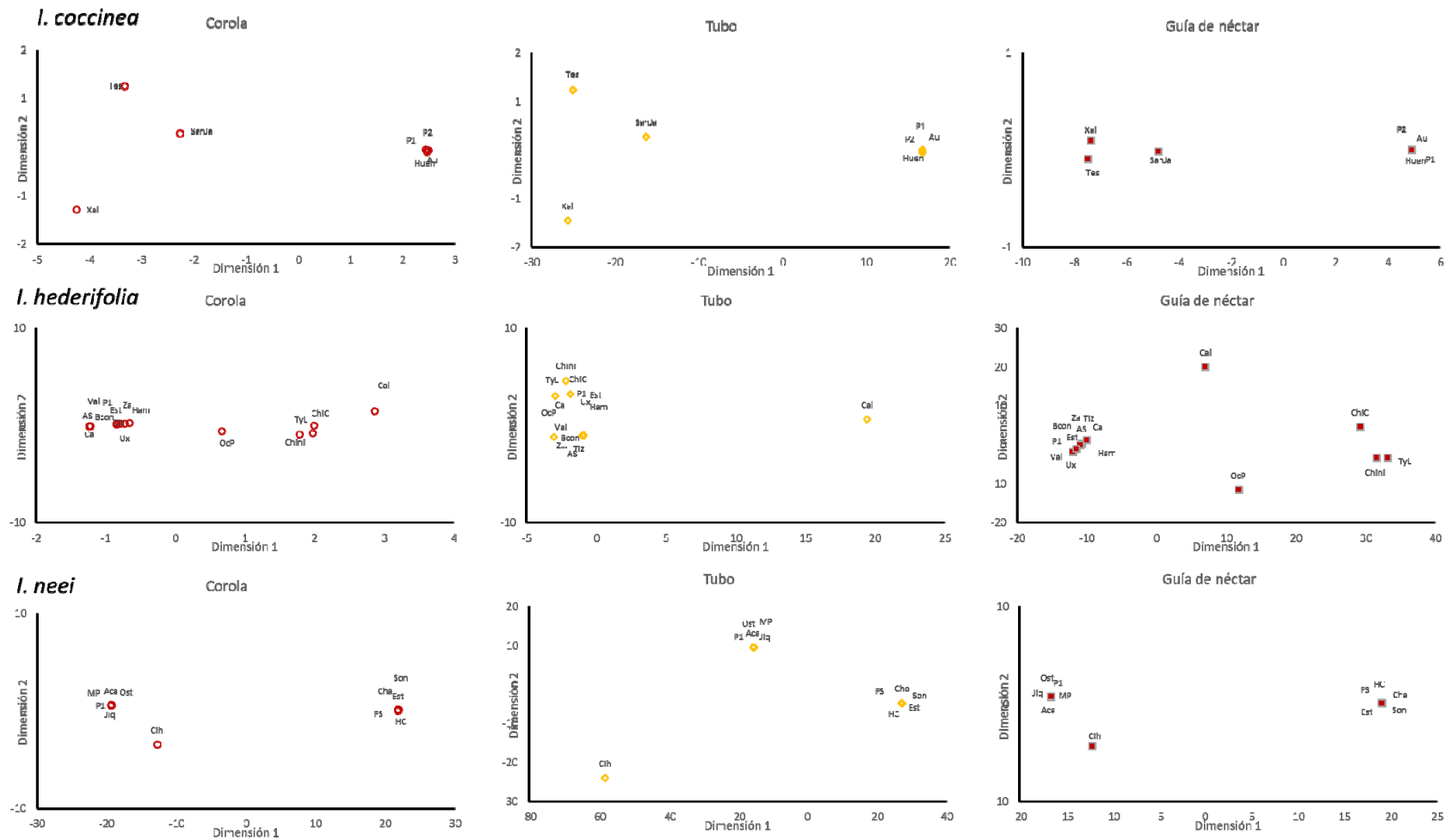


Figura S2. Resultados del análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de las variables de color *Lab* de las poblaciones de *I. coccinea*, *I. hederifolia* e *I. neei*. Color de la corola (círculos rojos), tubo floral (cuadros rojos) y guías de néctar (Rombos amarillos).



Apéndice S3. Figuras de los valores de correlación de Pearson (r) y significancia entre rasgos florales y variables geográficas latitud y altitud para cada especie de *Ipomoea*.

Fig. S1. Correlaciones entre rasgos florales de cada especie de *Ipomoea* y variables geográficas. LP- Longitud del Estilo, S1, S2, S3, S4, S5 - Longitud de los Estambres, DC-Diámetro de la Corola, DT-Diámetro del tubo floral, LC- Longitud de la Corola y LT-Longitud del Tubo floral. Variables geográficas: Long-Longitud, Lat-Latitud y Alt-Altitud. Variables ambientales: Prema- Precipitación media anual y Tema- Temperatura media anual. Variables ambientales disponibles en el Servicio Meteorológico Nacional (<https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=camp>).

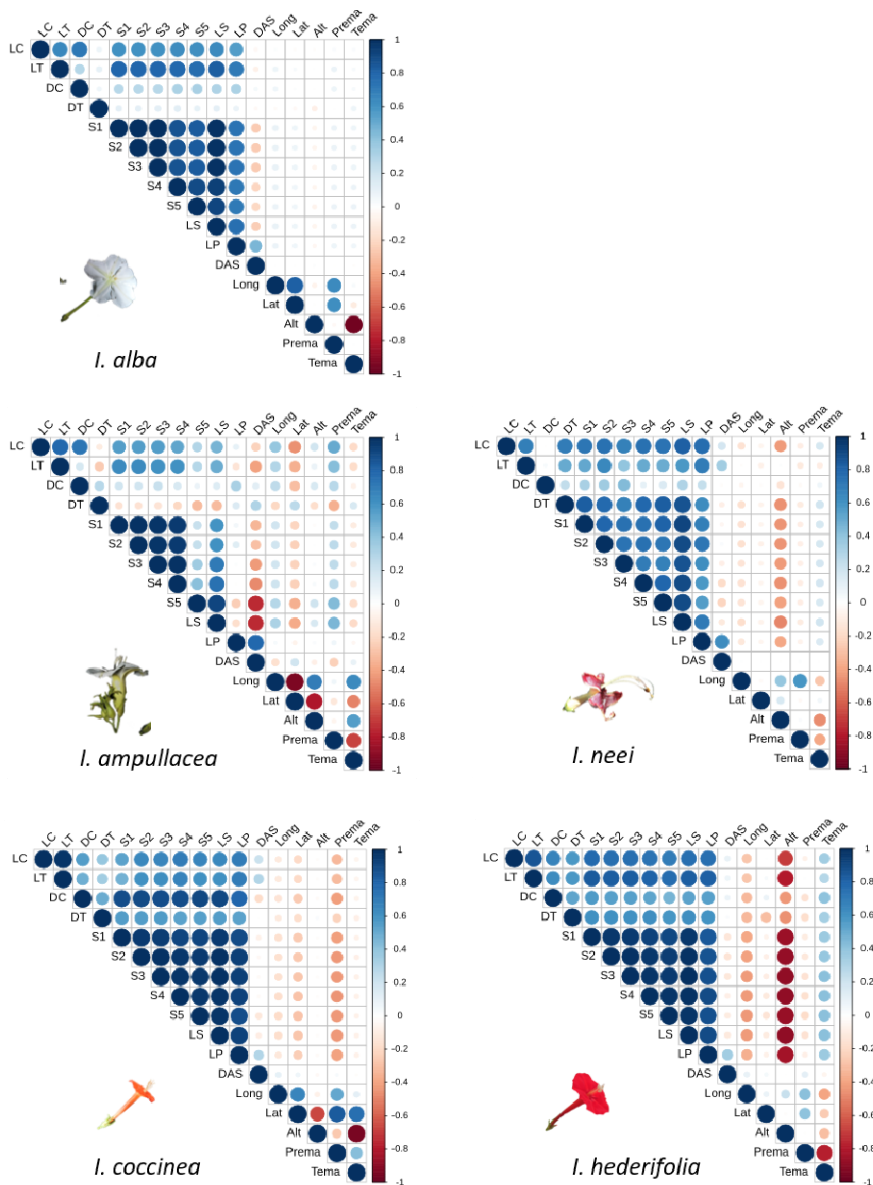
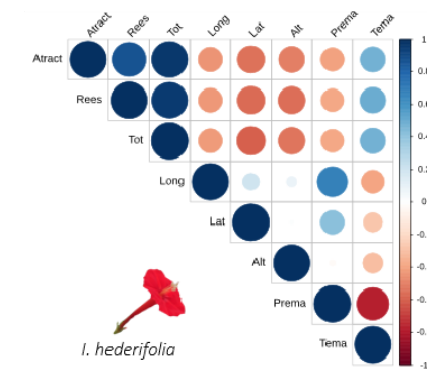
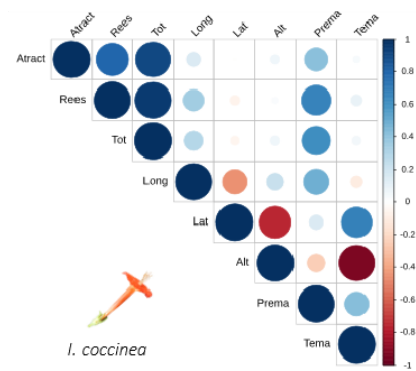
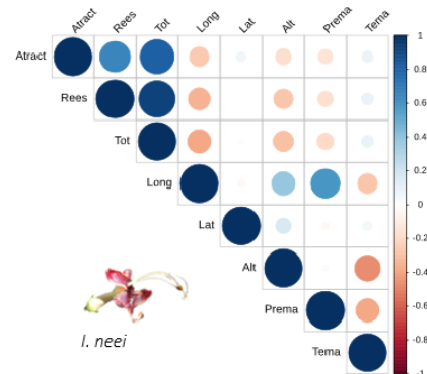
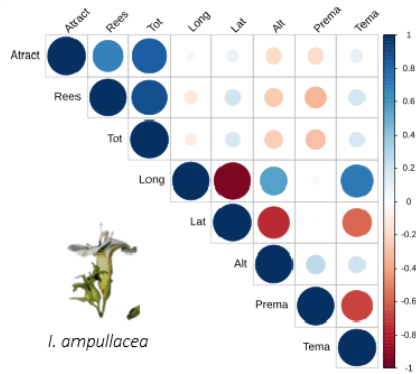
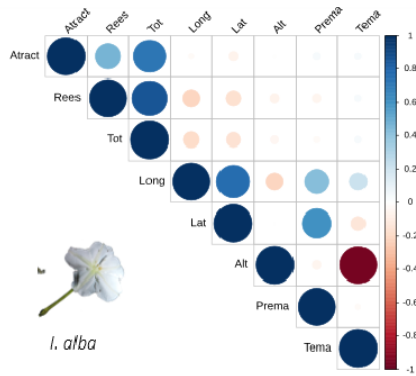


Fig. S2. Correlaciones entre índices de integración: Atract-Atracción/Restricción de polinizadores, Rees-Reproductivos y Tot-total. Variables geográficas: Long-Longitud, Lat-Latitud y Alt-Altitud. Variables ambientales: Prema- Precipitación media anual y Tema- Temperatura media anual. Variables ambientales disponibles en el Servicio Meteorológico Nacional (<https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=camp>).



Apéndice S4. Tabla de resultados del análisis de similitud de matrices de correlación- covariación entre poblaciones de cada especie de *Ipomoea*.

Tabla S1. Resultados del análisis de igualdad de matrices de covarianza-correlación.

Especie	DF	-2 Res Log Like	ChiSq	Pr > ChiSq
<i>I. chamelana</i>	55	6441.35	6.02	1
<i>I. alba</i>	150	91090	4322.67	<.0001
<i>I. ampullacea</i>	275	12810	1180.21	<.0001
<i>I. neei</i>	550	128478	5490.33	<.0001
<i>I. coccinea</i>	90	34803	7512.69	<.0001
<i>I. hederifolia</i>	294	14764	10533.2	<.0001

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

El estudio de la evolución de rasgos florales es de gran importancia para comprender los patrones microevolutivos que favorecen la diversificación de las especies de angiospermas (Armbruster et al. 2009). En esta tesis comenzamos con la organización, análisis y síntesis de información disponible en la literatura científica que tiene evidencia del efecto selectivo de las condiciones bióticas o abióticas sobre el fenotipo floral en una escala geográfica. Nuestros resultados indican que a pesar de la importancia de la variación de rasgos florales como el material fundamental sobre el cual opera la selección natural, este tema ha sido poco estudiado; ya que la mayoría de los estudios que han evaluado la variación de los rasgos florales no lo hacen en una escala geográfica o se enfocan en rasgos florales particulares de atracción de polinizadores o reproductivos. Además, muy pocos estudios han comparado la variación de los rasgos florales en una escala geográfica entre especies de plantas con diferente sistema reproductivo, anthesis floral o especialización en el servicio de polinización. La mayoría de los estudios se han realizado en la zona extra tropical donde se considera que las condiciones ambientales varían con mayor amplitud generando mayores condiciones de selección. Sin embargo, las zonas tropicales ofrecen una mayor riqueza de especies vegetales y animales que las zonas extra tropicales; esto puede favorecer que otras condiciones bióticas como la competencia por polinizadores o la herbivoría tengan un mayor efecto sobre los rasgos florales. Por lo que los nichos de polinización en zonas tropicales pueden ser más estrechos, favoreciendo mayor especialización en el servicio de polinización (Phillips et al. 2020).

Aunque la evidencia científica indica que los polinizadores son los agentes selectivos que conducen la evolución de los rasgos florales, son pocos estudios que han analizado la variación fenotípica de los polinizadores en conjunto con la variación de los

rasgos florales en la distribución geográfica de las especies de plantas. Algunos estudios han descrito que el fenotipo floral y el fenotipo de los polinizadores varía de manera coordinada entre poblaciones, siempre y cuando las especies de plantas y sus polinizadores compartan la misma distribución geográfica (Medel et al. 2009). Sin embargo, generalmente las especies de plantas tienen un mayor rango geográfico que sus polinizadores. Por otro lado, la mayoría de los estudios que han analizado el servicio de polinización en comunidades de plantas, han utilizado a los visitantes florales más frecuentes y a todos aquellos visitantes que tienen contacto con los órganos reproductivos florales como sinónimo de polinizador. Sin embargo, nuestros resultados en el capítulo dos, indican que ambas aproximaciones, la frecuencia de visitas y el contacto entre el cuerpo de los polinizadores con las estructuras reproductivas florales no son sinónimo de éxito reproductivo para las especies de plantas. Por lo que aquellos estudios que se han basado en estas aproximaciones para determinar la identidad de los polinizadores legítimos pueden estar subestimando la magnitud de especialización en el servicio de polinización de las especies de plantas. Este resultado apoya fuertemente al principio de Stebbins (1970) que sugiere que los visitantes florales más frecuentes y efectivos son los que conducen la evolución de las especies; ya que el síndrome floral expresado por las especies de *Ipomoea* predijo efectivamente el tipo de polinizador legítimo. Además, el análisis de la efectividad del servicio de polinización de los visitantes florales, permitió determinar que algunas especies de plantas tienen polinizadores secundarios efectivos que concuerdan con las transiciones más comunes de polinizadores reportadas en la literatura (van der Niet and Johnson 2012).

El análisis de la variación de los rasgos florales sugiere que dentro de las poblaciones de *Ipomoea* ocurren procesos de selección que favorecen magnitudes pequeñas

de coeficientes de variación de los rasgos florales y diferencias significativas de tamaño floral entre poblaciones. El sistema reproductivo de las especies de plantas tuvo un efecto significativo sobre el estado de los caracteres florales en la distribución geográfica de las especies de *Ipomoea*; ya que los rasgos florales tuvieron mayor variación en la magnitud de correlaciones e integración floral de rasgos florales en poblaciones de especies autocompatibles que en poblaciones de especies autoincompatibles. Las especies autocompatibles tuvieron poblaciones con una distancia estigma-antera reducida y un tamaño floral pequeño, características que se han sugerido son resultado del relajamiento de la intensidad de la selección mediada por polinizadores que llevan a mayores niveles de endogamia (Belaoussoff and Shore 1995, Chang and Rausher 1998, Motten and Stone 2000, Worley and Barrett 2000, Armbruster et al. 2002, Schueller 2004, Goodwillie and Ness 2005, Takebayashi et al. 2006, Vallejo-Marín and Barrett 2009, Sicard and Lenhard 2011, Duncan and Rausher 2013, Delgado-Dávila et al. 2016). Por otro lado, el tamaño de los rasgos florales de dos especies de *Ipomoea* una autocompatible y otra autoincompatible tuvieron correlaciones significativas con variables geográficas como la altitud y ambientales como la precipitación y la temperatura. Las flores de estas especies fueron pequeñas y de colores claros en poblaciones localizadas a mayor altitud con mayor precipitación, mientras que las flores de plantas que se desarrollan en poblaciones a menor altitud y menor precipitación fueron de mayor tamaño y tuvieron colores más intensos. Por otro lado, en especies de *Ipomoea* con flores blancas la variación de color floral fue muy pequeña dentro de las poblaciones y fue similar entre poblaciones. Solamente en especies de *Ipomoea* con flores pigmentadas el color floral varió ampliamente entre poblaciones. En la literatura se ha sugerido que el color floral tiene una relación muy estrecha con las condiciones ambientales, donde flores de plantas en ambientes con mayor estrés hídrico o

de luminosidad son más pigmentadas como estrategia para protegerse de las condiciones estresantes (Campanella et al. 2014). La alta heredabilidad y la falta de diferencias significativas entre rasgos de flores de plantas en condiciones naturales y flores de plantas en condiciones controladas confirma que las diferencias fenotípicas florales entre poblaciones son resultado de procesos adaptativos locales mediados por las condiciones de polinización y no por plasticidad fenotípica. Estos resultados apoyan fuertemente que las condiciones de polinización en la distribución geográfica de las especies de plantas ofrecen un mosaico de escenarios selectivos como lo sugiere la teoría evolutiva del mosaico geográfico propuesto por John Thompson (1994).

Finalmente, la evidencia acumulada en esta tesis sugiere que los estudios de evolución de rasgos florales deben incluir el análisis integral de los rasgos florales en un contexto geográfico considerando la variación de rasgos florales, los patrones de correlación entre rasgos y la integración fenotípica floral. Además de analizar la relación entre el fenotipo floral y variables ambientales y geográficas de las poblaciones y probar experimentalmente si las diferencias fenotípicas florales observadas se deben a procesos de selección o plasticidad fenotípica. La suma de esta información con el análisis de la variación de rasgos florales considerando el momento de anthesis floral, el sistema reproductivo, la especialización en el servicio de polinización y la efectividad de los polinizadores para contribuir a la adecuación de las especies de plantas es fundamental para entender el alcance y las limitaciones de la selección mediada por los polinizadores y el efecto de las condiciones ambientales sobre los fenotipos florales de las angiospermas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arista, M., M. Talavera, R. Berjano, and P. L. Ortiz. 2013. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology* 101:1613–1622.
- Armbruster, W., C. P. H. H. Mulder, B. G. Baldwin, S. Kalisz, B. Wessa, and H. Nute. 2002. Comparative analysis of late floral development and mating-system evolution in tribe Collinsieae (Scrophulariaceae S.L.). *American Journal of Botany* 89:37–49.
- Armbruster, W., C. Pélabon, T. Hansen, and C. Mulder. 2004. Floral integration, modularity, and accuracy. Pages 23–49 *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*.
- Armbruster, W. S., T. F. Hansen, C. Pelabon, R. Perez-Barrales, and J. Maad. 2009. The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Annals of Botany* 103:1529–1545.
- Belaoussoff, S., and J. S. Shore. 1995. Floral correlates and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution* 49:545–556.
- Berg, R. L. 1960. The Ecological Significance of Correlation Pleiades. *Evolution* 14:171.
- Campanella, J. J., J. V. Smalley, and M. E. Dempsey. 2014. A phylogenetic examination of the primary anthocyanin production pathway of the Plantae. *Botanical Studies* 55:1–10.
- Chang, S. M., and M. D. Rausher. 1998. Frequency-dependent pollen discounting contributes to maintenance of a mixed mating system in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *American Naturalist* 152:671–683.
- Cheverud, J. M. 1982. Phenotypic, Genetic, and Environmental Morphological Integration in the Cranium. *Evolution* 36:499.
- Cheverud, J. M. 1984. Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology* 110:155–171.
- Cheverud, J. M. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist* 36:44–50.
- Darwin, C. 1871. *On the origin of species*. D. Appleton and Co., New York :
- Delgado-Dávila, R., S. Martín-Rodríguez, and G. Huerta-Ramos. 2016. Variation in floral morphology and plant reproductive success in four *Ipomoea* species (Convolvulaceae) with contrasting breeding systems. *Plant Biology* 18:903–912.
- Duncan, T. M., and M. D. Rausher. 2013. Evolution of the selfing syndrome in *Ipomoea*. *Frontiers in Plant Science* 4:1–8.
- Eserman, L. A., G. P. Tiley, R. L. Jarret, J. H. Leebens-Mack, and R. E. Miller. 2014. Phylogenetics and diversification of morning glories (tribe Ipomoeae, Convolvulaceae) based on whole plastome sequences. *American Journal of Botany* 101:92–103.
- Ferreiro, G., M. C. Baranzelli, A. N. Sérsic, and A. A. Cocucci. 2015. Clinal variability of oil and nectar rewards in *Monttea aphylla* (Plantaginaceae): relationships with pollinators and climatic factors in the Monte Desert. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178:314–328.
- Friedman, W. E. 2009. The meaning of Darwin’s “abominable mystery.” *American Journal of Botany* 96:5–21.
- Galen, C. 1999. Why Do Flowers Vary? *BioScience* 49:631.
- Goodwillie, C., and J. M. Ness. 2005. Correlated evolution in floral morphology and the timing of self-compatibility in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 166:741–751.
- Grant, V. 1949. Pollination Systems as Isolating Mechanisms in Angiosperms. *Evolution* 3:82.
- Harder, L. D., and M. a Aizen. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365:529–43.
- Harder, L. D., and S. D. Johnson. 2009. Darwin’s beautiful contrivances: Evolutionary and functional evidence for floral adaptation.
- Herrera, C. M. 1983. The Case of Mutualistic Dispersal of Seeds by Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44:132.
- Herrera, C. M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: Do pollinators select for Corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14:574–584.
- Herrera, C. M., M. C. Castellanos, and M. Medrano. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. Pages 278–294 *in* L. D. Harder and S. C. H. Barrett, editors. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford university press.
- Klingenberg, C. P. 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and

- analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:20130249–20130249.
- Lande, R., and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210–1226.
- Manos, P. S., R. E. Miller, and P. Wilkin. 2001. Phylogenetic analysis of *Ipomea*, *Argyrea*, *Stictocardia* and *Turbina* suggests a generalized model of morphological evolution in Morning glories. *Systematic Botany* 26:585–602.
- McDonald, J. A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *Anales del Instituto de Biología* 62:65–82.
- Medel, R., J. Nattero, and R. Medel Julieta nateRo. 2009. Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. Page *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*.
- Miller, R. E., T. R. Buckley, and P. S. Manos. 2002. An examination of the monophyly of morning glory taxa using Bayesian phylogenetic inference. *Systematic biology* 51:740–753.
- Miller, R. E., J. A. McDonald, and P. S. Manos. 2004. Systematics of *Ipomoea* subgenus *Quamoclit* (Convolvulaceae) based on its sequence data and a Bayesian phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 91:1208–1218.
- Miller, R. E., M. D. Rausher, and P. S. Manos. 1999. Phylogenetic Systematics of *Ipomoea* (Convolvulaceae) Based on ITS and Waxy Sequences. *Systematic Botany* 24:209.
- Motten, A. F., and J. C. Stone. 2000. Heritability of stigma position and the effect of stigma-anther separation on outcrossing in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 87:339–347.
- van der Niet, T., and S. D. Johnson. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 27:353–361.
- Pavlicev, M., J. M. Cheverud, and G. P. Wagner. 2009. Measuring Morphological Integration Using Eigenvalue Variance. *Evolutionary Biology* 36:157–170.
- Peterson, M. L., T. J. Miller, and K. M. Kay. 2015. An ultraviolet floral polymorphism associated with life history drives pollinator discrimination in *Mimulus guttatus*. *American Journal of Botany* 102:396–406.
- Phillips, R. D., R. Peakall, T. van der Niet, and S. D. Johnson. 2020. Niche Perspectives on Plant–Pollinator Interactions. *Trends in Plant Science* xx:1–15.
- Rosas-Guerrero, V., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, M. Lopezaraiza-Mikel, J. M. Bastida, and M. Quesada. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17:388–400.
- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada, W. S. Armbruster, R. Pérez-Barrales, and S. D. W. Smith. 2011. Influence of pollination specialization and breeding system of floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65:350–364.
- Schueller, S. K. 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 91:672–681.
- Sicard, A., and M. Lenhard. 2011. The selfing syndrome: A model for studying the genetic and evolutionary basis of morphological adaptation in plants. *Annals of Botany* 107:1433–1443.
- Smith, S. D. 2015. Pleiotropy and the evolution of floral integration. *New Phytologist* 209:80–85.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:307–326.
- Sultan, S. E. 2009. Darwinism renewed: contemporary studies of plant adaptation. *The New phytologist* 183:497–501.
- Takebayashi, N., D. E. Wolf, and L. F. Delph. 2006. Effect of variation in herkogamy on outcrossing within a population of *Gilia achilleifolia*. *Heredity* 96:159–165.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. The university of chicago press.
- Totland, O., and I. Matthews. 1998. Determinants of pollinator activity and flower preference in the early spring blooming *Crocus vernus*. *Acta Oecologica* 19:155–165.
- Vallejo-Marín, M., and S. C. H. Barrett. 2009. Modification of flower architecture during early stages in the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany* 103:951–962.
- Worley, A. C., and S. C. H. Barrett. 2000. Evolution of floral display in *eichhornia paniculata* (Pontederiaceae); direct and correlated responses to selection on flower size and number. *Evolution* 54:1533–1545.