



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**“EVOLUCIÓN DE LOS CARACTERES FLORALES Y LOS SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN
EN DOS ESPECIES DEL GÉNERO *IPOMOEA* (CONVOLVULACEAE)”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EUGENIA MARÍA SENTÍES AGUILAR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR:
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FES IZTACALA UNAM
DRA. SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2014



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de octubre del 2013, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestra en Ciencias Biológicas de la alumna **Eugenia María Senties Aguilar** con número de cuenta **512012050** con la tesis titulada: "Evolución de los caracteres florales y los síndromes de polinización en dos especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae)" bajo la dirección del Dr. **Mauricio Ricardo Quesada Avendaño**

Presidente:	Dra. Ek del Val de Gortari
Vocal:	Dr. Juan Enrique Fomoni Agnelli
Secretario:	Dra. Silvana Martén Rodríguez
Suplente:	Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Suplente:	Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 15 de enero del 2014.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por aceptarme en su programa y brindarme la oportunidad de seguir creciendo profesionalmente.

Al CONACYT (Becario No. 261426) por otorgar una beca que permite la completa dedicación a los estudios de posgrado.

Al proyecto que financió el trabajo de campo: 2011 CONACYT (No. 155016). "Diversificación floral en *Ipomoea* subgen. *Quamoclit* (Convolvulaceae) y *Achimenes* (Gesneriaceae): filogenia, sistemas de polinización y evolución de mecanismos de aseguramiento reproductivo".

A mi tutor principal, Dr. Mauricio Quesada Avendaño.

A mi comité tutor, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y Dra. Silvana Martén Rodríguez.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A)

Centro de Investigaciones en Ecosistemas.

Al Dr. Mauricio Quesada, por brindarme la oportunidad de desarrollar un singular proyecto y su constante motivación a continuar en el fascinante mundo de la investigación.

A la Dra. Silvana Martén, por el tiempo y su agradable carácter para realizar valiosos comentarios.

A la Dra. María del Coro Arizmendi, por su apoyo y las enriquecedoras observaciones para optimizar este trabajo.

Al comité de jurado de titulación: Ek del Val de Gortari, Juan Enrique Fornoni Agnelli, Silvana Martén Rodríguez, Alberto Ken Oyama Nakagawa y Juan Francisco Ornelas Rodríguez por sus apreciables críticas en beneficio de este escrito.

Al Dr. Jorge Schondube, por su amable disposición para ayudar a una estudiante en apuros.

A Gumersindo Sánchez Montoya, por toda la ayuda logística para realizar el proyecto.

A la Mtra. Nidia Pérez Nasser, por el apoyo para comenzar las actividades de invernadero.

A Dolores, por la eficiencia y cortesía con que realizas la labor de nuestros trámites.

A Lilia Espinoza y Lilia Jiménez, por la agilidad y amabilidad para tratar los asuntos a distancia.

Al Dr. Adolfo Navarro, Mtra. Fanny Rebon y Dra. Patricia Escalante, por permitir de manera cordial y servicial, el acceso a las colecciones de aves.

Estación Biológica de Chamela.

Al Dr. Jorge Vega, por su amigable trato y el apoyo logístico para realizar el trabajo de campo.

A la Dra. Kathy Renton, por el socorro logístico y las tardes playeras que rompían con la rutina.

A Enrique, por su agradable disponibilidad para acceder a las colecciones de animales. A todo el personal de la Estación, por sus cálidas atenciones.

A Doña Chela, Enrique y Gustavo, por su apoyo y cuidados a mis plantitas.

Universidad de Portsmouth, Reino Unido.

Al Dr. Scott Armbruster, por su tiempo, su paciencia y la oportunidad de vivir una maravillosa experiencia.

A Rocío Pérez Barrales, por las atenciones, la dedicación y el afecto que hicieron mi estancia más especial.

A Aidán, por todo el apoyo y los buenos momentos.

ⓑ)

A mi má, por su extraordinaria e inigualable dulzura y su amor, alentándome a seguir siempre adelante.

A mi pá, por animarme a tener una visión diferente de la vida y luchar por ser uno mismo.

A Leo, por su apoyo sentimental e intelectual durante esta inolvidable fase.

A Alex, por su paciencia para leerme y echarme porras.

A Caro, por sus sensibles deseos hacia mi persona en todo momento.

A mi familia, por su extraordinario corazón y calidez humana.

A las mijas Stef, Sus y Janeta, por las complicidades, las sonrisas y los ánimos, a pesar del tiempo y la distancia.

A los oriundos Toño y Gina, por su energía positiva y sus ganas de luchar día con día.

A Ranaís, por tener siempre una linda palabra para mí.

A mi amiwo, por estar ahí después de tantos años.

A Ligia, por esa actitud alegre y valiente frente a la vida.

A Vic, por toda la paciencia, el tiempo, el apoyo y el compartir conocimientos y experiencias.

A mi divertido y ocurrente laboratorio: presentes Bambi y Gloria (por echar la mano en campo), José (por las constantes porras), Amandine, Jacob, Marichuy, Hesajim (por la asesoría informática), Diablillo, Erandi, Rogelio, Octavio y Karman; ausentes: Martita, Robert, Vic, Isa, Jesús, Lui y Mariana. Por el apoyo, el aprendizaje, y los agradables y especiales momentos juntos.

A la banda chamelera: Guandajón y Javier, por rescatarme de la soledad y todo el apoyo durante el muestreo. A Alejandro, Edith y Suatón, por su colaboración y asistencia. A Julieta por contribuir a que fuera posible la medición de los ejemplares de colecciones. A todo el grupo del curso de campo por los simpáticos días vividos. A los residentes de la Estación, por ser mi familia en campo.

A la banda moreliana: Liz, Dani, Angy, Kari, Miriam, Pachi, Alex, Rafa, Pao, Margarita, Memo, Gaby, Mariana, Pili, Aline, Salo, Susana, Ángela, Nicasio, Sofía, Dai, Romeo, Ale, Meke, Julio, Johnny, Dante, Lucy, Pauloc, Adriana, Oso, Emilia, Giovanni, Héctor, Elisa, Omar, Julio y María. Por el tiempo compartido, el polvo sacado a la pista y las entrañables vivencias.

Ya yiyo, por ser mi comelón guardián.



DEDICATORIA

A mis padres

Por no cortar mis las alas...

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	5
ANTECEDENTES.....	6
METODOLOGÍA.....	9
SITIO DE ESTUDIO.....	9
ESPECIES DE ESTUDIO.....	10
MUESTREO DE <i>IPOMOEA</i>	15
MUESTREO DE COLIBRÍES.....	16
EXPERIMENTOS.....	17
EXACTITUD ADAPTATIVA DE POLINIZACIÓN.....	18
CARACTERES FENOTÍPICOS.....	22
EFICIENCIA Y TRATAMIENTOS DE POLINIZACIÓN.....	22
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	23
RESULTADOS.....	28
MUESTREO DE <i>IPOMOEA</i>	28
MUESTREO DE COLIBRÍES.....	29
EXACTITUD ADAPTATIVA DE POLINIZACIÓN.....	31
CARACTERES FENOTÍPICOS.....	41
EFICIENCIA Y TRATAMIENTOS DE POLINIZACIÓN.....	43
DISCUSIÓN.....	46
CONCLUSIONES.....	54
LITERATURA CITADA.....	55
ANEXO I.....	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Componentes y categorías de la exactitud adaptativa de polinización.....	8
Figura 2. Estación Biológica Chamela-UNAM. Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.....	9
Figura 3. Filogenia de 45 especies de las 87 pertenecientes al subgénero <i>Quamoclit</i> dentro del género <i>Ipomoea</i> (Smith et al 2010).....	10
Figura 4. <i>Ipomoea hederifolia</i>	11
Figura 5. <i>Ipomoea quamoclit</i>	12
Figura 6. Esquema de la medición del contacto de las anteras y el estigma de la flor con el colibrí.....	20
Figura 7. Esquema de la medición de la carga de polen sobre el colibrí.....	21
Figura 8. Representación gráfica de los índices de inexactitud floral, desde la perspectiva de la flor, considerando sus caracteres morfológicos de las mismas y los colibríes.....	39
Figura 9. Representación gráfica de los índices de inexactitud del polinizador, desde la perspectiva de los colibríes, considerando sus caracteres morfológicos y los de las flores.....	40

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tratamientos de polinización realizados con ambas especies de <i>Ipomoea</i>	23
Tabla 2. Elementos clave para obtener el índice de inexactitud adaptativa de polinización real aplicado al contacto de las anteras y el estigma por los colibríes.....	26
Tabla 3. Medidas morfológicas de las especies de <i>Ipomoea</i>	29
Tabla 4. Individuos por especie de colibrí capturados en Chamela con los que se llevaron a cabo los experimentos de exactitud adaptativa.....	29
Tabla 5. Número de ejemplares, por especie de colibrí, medidos en las Colecciones de Aves.....	30
Tabla 6. Medidas morfológicas del pico de las especies de colibríes encontradas en la región de Chamela, en base a las colecciones de aves.....	30
Tabla 7. Índices de inexactitud adaptativa fundamental.....	31
Tabla 8. Índices de inexactitud adaptativa real basado en el análisis de contacto de las anteras y el estigma sobre los colibríes.....	34
Tabla 9. Índice de inexactitud adaptativa real basado en las cargas de polen sobre la cabeza de los colibríes.....	38

Tabla 10. Modelo lineal generalizado (Modelo binomial, función logística) de caracteres fenotípicos que tienen influencia en el contacto de los colibríes con los órganos reproductivos de la flor.....	41
Tabla 11. Modelo lineal generalizado (Modelo binomial, función logística) de caracteres fenotípicos que tienen influencia en el contacto con los órganos reproductivos de la flor por especie de colibrí.....	42
Tabla 12. Eficiencia de polinización por diferentes especies de colibríes para ambas especies de <i>pomoea</i>	43
Tabla 13. Índices de autocompatibilidad (AIC) para las especies de <i>Ipomoea</i> estudiadas.....	45

ANEXO I.

Tabla 1. Índices de inexactitud adaptativa real con los caracteres morfológicos de las flores y los colibríes.....	60
---	----

RESUMEN

Un aspecto particularmente importante en la relación de flor-polinizador que forma parte de los síndromes florales, es el ajuste y el acoplamiento entre las flores y sus polinizadores, surgiendo el concepto de exactitud adaptativa de polinización, el cual está relacionado con la presión de selección que ejercen los polinizadores sobre las flores. Este concepto se define como la adaptación fenotípica de los rasgos florales a los rasgos fenotípicos de sus polinizadores. Está conformado por dos componentes, la optimización y la precisión, los cuales son influenciados por factores genéticos, de desarrollo y ambientales. La optimización se refiere a la distancia que hay de un rasgo fenotípico determinado a un óptimo adaptativo, (por ejemplo, la altura media del pistilo sería el valor óptimo de la altura media de los estambres y viceversa ó la longitud media de la corola se podría considerar como el valor óptimo de la longitud del pico del colibrí y viceversa). La precisión hace referencia a la variación que hay entre los individuos de una población respecto a la media poblacional de ese rasgo fenotípico (por ejemplo, la variación en la posición de contacto de las anteras o el estigma con los polinizadores). Son contados los trabajos que han hecho referencia a este particular enfoque de la polinización, y un grupo de plantas que son un objeto ideal de estudio para analizarlo son las especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). La presente investigación se ha enfocado en estudiar la exactitud adaptativa de polinización de dos especies de este género relacionadas filogenéticamente que presentan diferente sistema de polinización, *I. hederifolia* con polinización especialista por colibríes, e *I. quamoclit*, con un sistema generalista, polinizada por colibríes, mariposas y abejas. A pesar de estas diferencias, ambas especies presentan el fenotipo del síndrome ornitófilo, por lo que el estudio se enfocó en su ajuste adaptativo con los colibríes. Se pueden distinguir dos tipos de exactitud adaptativa, la fundamental, basada únicamente en los caracteres florales, y la real, considerando los rasgos morfológicos de las flores y los colibríes. Se comparó el grado de exactitud adaptativa fundamental y real de ambas especies de *Ipomoea*. Se encontró que la exactitud fundamental fue mayor que la exactitud real en ambas especies de *Ipomoea*. Esto se puede relacionar al hecho de que la integración de los rasgos del polinizador, tienden a aumentar la variación debido a las diferencias que se presentan entre las características de los polinizadores, y por tanto, disminuye la precisión en este ajuste. Tanto la exactitud fundamental como la exactitud real basada en el contacto con los órganos reproductivos con los polinizadores, fue menor en *I. hederifolia*. Esta diferencia podría estar relacionada con el hecho de que *I. hederifolia* tiene sus órganos reproductivos doblemente exertos en relación a *I. quamoclit*, por lo que presentan diferencias en el grado de movilidad y restricción de sus órganos al entrar en contacto con el polinizador, expresado sobre el grado de precisión en la colecta y deposición del polen. Las diferencias en la exactitud real entre las especies de colibríes, se pueden asociar a su morfología y su comportamiento, lo cual influencia la forma de interactuar con las flores. Aunque se encuentran considerables diferencias en el grado de exactitud en función de los rasgos de las flores y de los colibríes, estas aves parecen cumplir un importante papel como polinizadores en ambas especies de *Ipomoea*, donde la tendencia a presentar una baja precisión en la colecta y deposición del polen, puede ser compensada con una alta optimización, como aseguramiento de que el polinizador colecte y deposite polen en todas sus visitas. El estudio de la exactitud adaptativa de polinización nos permite analizar de manera más integral el acoplamiento morfológico de las flores y los polinizadores y la parte funcional de la polinización.

Palabras clave: Exactitud adaptativa, ajuste morfológico, polinización, colibríes.

ABSTRACT

An important aspect in the flower-pollinator relationship that conform the pollination syndrome is the fit and coupling between flowers and pollinators, emerging the concept of adaptive accuracy of pollination, which is related with the selective pressure that the pollinators exert on the flowers. This concept is defined as the phenotypic adaptation of floral traits in relation to the pollinators phenotypic traits and it's defined by optimality and precision, which are influenced by genetic, developmental and environmental factors. Optimality refers to the distance of certain phenotypic trait to the adaptive optimum (i. e., mean stigma height could be the selective optimum for individual anther levels and vice versa or the mean corolla length could be the optimum to the hummingbird bill length and vice versa). Precision is the variation between the individuals of one population in relation to the population mean of that phenotypic trait (i.e., the variation in the position of contact of anthers or stigma with the pollinators, or the variation in the corolla length or bill length). This concept has been the subject of few studies, and an ideal group of plants for analyze it is the species of the genera *Ipomoea* (Convolvulaceae). The present research is has focused to study the adaptive accuracy of pollination of two species of this genera related phylogenetically, which present a different pollination system, *I. hederifolia* with specialist pollination by hummingbirds, and *I. quamoclit*, with a generalist system, pollinated by hummingbirds, bees and butterflies. In spite of these differences, both species present the phenotype of ornithophilous syndrome, which is why this study focus on the fit with hummingbirds only. It can differentiate between two types of adaptive accuracy, the fundamental, based only in the floral traits, and the real, considering the morphological traits of flowers and pollinators. This work compared the degree of adaptive accuracy fundamental and real, of both species of *Ipomoea*. We found that the fundamental accuracy is greater than realized accuracy in both species of *Ipomoea*. This might be related with the integration of traits of pollinators, which increase the variation because the differences in the traits of the pollinators, reducing the precision in this fit. The fundamental and realized accuracy, based in the contact of reproductive organs with the pollinators, was lower in *I. hederifolia*. This difference could be related with the fact of *I. hederifolia* has twice exerted reproductive organs respect to *I. quamoclit*. This present differences in the degree of movement and restriction of this organs when interact with the pollinators, showed over the level of precision in the pollen collect and pollen deposition. Differences in the realized accuracy index between hummingbird species might be associated to the morphology and their behavior involved in the visitation of flowers. Although we can found considerable differences in the degree of accuracy related with the traits of the flowers and the pollinators, these birds seem carry out an important role as pollinators of both species of *Ipomoea*, where the tendency to present a low precision in the pollen collect and pollen deposition, can be compensate with a high optimality, as assurance that the visit of the pollinator collect and deposit pollen in every visit. The study of adaptive accuracy of pollination allow as analyze in an integral way the morphological coupling of flowers and pollinators and the functional part of the pollination.

Key words: Adaptive accuracy, morphological fit, pollination, hummingbirds.

INTRODUCCIÓN

La ecología de la polinización es la disciplina que analiza la interacción biótica entre las flores y sus polinizadores (Darwin 1862; Faegri and van der Pijl 1979; Johnson & Steiner 1997; Fleming & Muchhala 2008). Los polinizadores han sido reconocidos como el principal agente selectivo en la evolución de la morfología floral (Darwin 1859), lo que ha dado como resultado el reconocimiento de los síndromes de polinización, asociados a determinadas características fenotípicas de las flores que suelen reflejar ciertas adaptaciones a grupos funcionales de animales (Fenster et al. 2004). Estas relaciones están asociadas al ajuste y el acoplamiento entre las flores y sus polinizadores, que pueden estar ligadas a procesos evolutivos en los que los polinizadores ejercen selección sobre las flores (Sprengel 1793; Darwin 1862; Armbruster et al. 2009a). Este fenómeno se conoce como exactitud adaptativa de polinización, que se define como la adaptación fenotípica de los rasgos florales con los rasgos fenotípicos de sus polinizadores (Armbruster et al. 2004; Armbruster et al. 2009a; 2009b; Armbruster et al. 2011). Este concepto está conformado por la optimización y la precisión, los cuales son influenciados por factores genéticos, de desarrollo y ambientales (Armbruster et al. 2004; 2009b). La optimización se refiere a la distancia que hay de un rasgo fenotípico determinado a un rasgo óptimo (por ejemplo, la altura media del pistilo es el selectivo óptimo de la altura media de los estambres y viceversa, mientras que la longitud media de la corola es el rasgo óptimo de la longitud del pico del colibrí y viceversa) (Hansen et al. 2006, Armbruster et al. 2004; 2009a; 2009b). La precisión hace referencia a la variación que hay entre los individuos de una población respecto a la media poblacional de ese rasgo fenotípico (por ejemplo, la variación en la posición de contacto de las anteras o el estigma con los polinizadores, la variación que existe en las longitudes de corolas o de los picos de los colibríes, respecto a la interacción entre ellos) (Hansen et al. 2006; Armbruster et al. 2004; 2009a; 2009b). Cabe mencionar que hay restricciones y características conflictivas sobre las estimaciones de la exactitud adaptativa, que pueden relacionarse a rasgos que previenen o promueven la autopolinización como lo es la dicogamia o la hercogamia, afectando la optimización y la precisión (Armbruster et al. 2009b). El ajuste entre flores y polinizadores es crítico para la transferencia exitosa del polen (Muchhala 2007), por lo que es importante tomar en cuenta tanto el ajuste morfológico de la flor y el polinizador, así como de las estructuras reproductivas de la flor, en relación a la colección y dispersión del polen, lo cual influye directamente sobre la adecuación de las plantas (Hansen et al. 2006; Armbruster et al. 2004; 2009a; 2009b). Para complementar los niveles de ajuste entre los rasgos florales y de los polinizadores, es indispensable tomar en cuenta

la influencia del sistema de apareamiento de las plantas, ya que las plantas autocompatibles podrían tener polinización autónoma en la que el polinizador pierde importancia y así recurrir a mecanismos de aseguramiento reproductivo (Lemus-Jiménez & Ramírez 2005; Fenster & Martén-Rodríguez 2007; Rosas-Guerrero et al. 2011). Sin embargo, la autopolinización podría también estar asociada a fenómenos de endogamia que pueden terminar en depresión por endogamia afectando negativamente la adecuación de las plantas (Charlesworth & Charlesworth 1987; Barret 1998). Por lo tanto, aún en plantas con sistemas de apareamiento autónomo, existe una relación importante entre las flores y sus polinizadores que mantienen el exocruzamiento y la variabilidad genética, evitando los efectos perjudiciales de la endogamia (Barret 1998; Galetto et al. 2002). Un grupo de plantas que presenta gran variación en su biología floral como reflejo de su diversidad de polinizadores son las especies del género *Ipomoea* (Bullock 1987; Chemás-Jaramillo 1995; Rosas-Guerrero et al. 2011), perteneciente a la familia Convolvulaceae, siendo un objeto ideal de estudio para analizar el ajuste de las características de la morfología floral y la de sus polinizadores. Este estudio se ha enfocado en analizar la exactitud adaptativa de polinización de dos especies de este género relacionadas filogenéticamente que presentan diferente sistema de polinización, *I. hederifolia*, polinizada por colibríes e *I. quamoclit*, polinizada por colibríes, abejas y mariposas (Machado & Sazima 1987). A pesar de estas diferencias, ambas especies presentan un fenotipo de síndrome ornitófilico, por lo que el estudio se enfocó en el ajuste de estas especies con los colibríes. Se pueden distinguir dos tipos de exactitud adaptativa de polinización, una denominada como exactitud adaptativa fundamental, basada únicamente en los caracteres florales, y la exactitud adaptativa real, considerando tanto los rasgos morfológicos de las flores como de los polinizadores. Este trabajo pretende comparar el grado de exactitud adaptativa fundamental y real de ambas especies de *Ipomoea*, con la finalidad de estudiar el fenotipo floral óptimo en un sistema polinizado por colibríes. Se hipotetizó que las especies con sistemas de polinización especializados y generalizados presentarían diferencias en sus niveles de exactitud adaptativa de polinización, esperando un mayor ajuste de la especie con un sistema especialista, que en la especie con un sistema generalista de polinización. Son pocos los trabajos que han hecho referencia a este particular enfoque de la polinización, siendo éste el primero en examinarlo mediante datos empíricos en campo, buscando contribuir a un conocimiento y entendimiento más completo de lo que sucede en la naturaleza en las complejas interacciones de polinización.

OBJETIVOS

GENERAL

Comparar el grado de exactitud adaptativa de polinización de las dos especies de *Ipomoea* que presentan diferente sistema de polinización, basado en los caracteres florales solamente (exactitud fundamental), y considerando los rasgos morfológicos de sus polinizadores (exactitud real)

PARTICULARES

- a) Determinar y comparar el índice de exactitud adaptativa fundamental y real de polinización de *I. hederifolia* e *I. quamoclit*
- b) Analizar y comparar los índices de exactitud adaptativa real de polinización entre las diferentes especies de colibríes para ambas especies de *Ipomoea*
- c) Realizar tratamientos de polinización para determinar la relación entre la exactitud adaptativa de polinización y el sistema de apareamiento de las plantas

ANTECEDENTES

El concepto de síndromes de polinización se considera como un indicativo de la polinización especializada (Grant and Grant 1965; Stebbins 1970; Waser et al. 1996; Tripp & Manos 2008), entendida como la polinización exitosa de una planta por un conjunto de polinizadores funcionalmente agrupados, por lo que se espera que el fenotipo floral evolucione en respuesta al polinizador más frecuente y efectivo en su hábitat (Stebbins 1970; Fenster et al. 2004). Por ejemplo, se ha sugerido que los colibríes ejercen una fuerte presión selectiva sobre la morfología de la corola en varias especies de plantas neotropicales (Stiles 1975) las cuales presentan flores caracterizadas por tener corolas rojas, ocasionalmente amarillas, que contienen néctar en estructuras tubulares para ser extraído, casi de forma exclusiva, por su polinizador específico; además de presentar partes reproductivas exertas que aseguran el contacto con los colibríes y que impiden que otros visitantes hagan contacto con ellos (Tripp & Manos 2008; Martén-Rodríguez et al. 2009). Por otro lado, existe otro grupo de flores que son visitadas o polinizadas por diferentes grupos funcionales de animales, a las que se les ha asignado dentro de un sistema generalizado de polinización (Waser et al. 1996). La selección mediada por el polinizador puede ser un importante factor que moldea los patrones de variación y covariación de rasgos florales (Armbruster et al. 2004). Por ejemplo, polinizadores de lengua o pico largo seleccionan especies de plantas con corolas de tubos florales largos (Darwin 1862; Grant & Grant 1965; Muchhala & Thomson 2009). Se ha encontrado que la transferencia de polen en especies con estas características puede mejorar la colocación de polen sobre el cuerpo del polinizador, en contraste con las flores de corola corta que no presentan la misma eficiencia (Feinsinger et al. 1976). Así, el ajuste y acoplamiento entre las flores y los polinizadores puede estar ligado a un proceso evolutivo donde los polinizadores ejercen presión de selección sobre las flores (Sprengel 1793; Darwin 1862; Armbruster et al. 2009a), emergiendo el concepto de exactitud adaptativa de polinización. Este fenómeno se define como la adaptación fenotípica de los rasgos florales con los rasgos fenotípicos de sus polinizadores (Armbruster et al. 2004; Armbruster et al. 2009a; 2009b; Armbruster et al. 2011). La exactitud adaptativa de polinización está conformada por dos componentes principales, la optimización y la precisión (Fig. 1) (Hansen et al. 2006; Armbruster et al. 2004). La optimización se refiere a la distancia que hay de un rasgo fenotípico determinado a un óptimo adaptativo, mientras que la precisión hace referencia a la variación que hay entre los individuos de una población respecto a la media poblacional de ese rasgo fenotípico (Hansen et al. 2006). Aplicado a la polinización, se debe hacer distinción entre dos categorías de exactitud adaptativa, en donde si

analizamos solamente los rasgos florales se denomina como exactitud fundamental, y si se consideran los rasgos de las flores y de los polinizadores, se designa como exactitud real, ya que se está tomando en cuenta ambas partes de la interacción. De este modo, los aspectos principales a considerar en la interacción flor-polinizador del análisis de la exactitud adaptativa de polinización, son el ajuste de las estructuras morfológicas y de recompensa de la flor a la morfología y comportamiento del polinizador, el ajuste de la morfología de los polinizadores a las estructuras morfológicas y de recompensa de la flor, además del acoplamiento de las estructuras de dispersión y recepción de polen de la flor sobre el polinizador, en relación a donde el polen es colectado o depositado (Armbruster et al. 2004; 2009b). En la exactitud fundamental, se consideran únicamente los caracteres de la flor, basado principalmente en los caracteres reproductivos, donde la optimización va a estar conformada por el ajuste entre el estigma y las anteras. Esto es, la cercanía que puede encontrarse entre la altura de las anteras o el estigma de un individuo con respecto a la altura media poblacional del rasgo opuesto, el cual representaría el óptimo selectivo (esto es, la altura media del estigma sería el óptimo de la altura media de las anteras, y viceversa). Por otro lado, la precisión está enfocada al hecho de que las anteras deben contactar al polinizador, y por tanto depositar el polen, en el mismo sitio donde se espera que los estigmas toquen en flores conespecíficas, y viceversa. En la evaluación de este componente es importante considerar el comportamiento del polinizador, ya que dependiendo de ello se puede aumentar la variación en el contacto con las anteras y el estigma y así aumentar el grado de imprecisión (Armbruster et al. 2009b). Respecto a la exactitud adaptativa real, tomando en cuenta los rasgos de las flores y sus polinizadores, la optimización hace referencia a la cercanía que hay en la relación entre la morfología de la flor con respecto a la morfología del polinizador, en este caso los colibríes. Por ejemplo, se puede considerar la proximidad de la longitud media poblacional de la corola y la longitud media poblacional del pico, siendo uno el rasgo óptimo del otro; también, la cercanía que hay entre la media poblacional del diámetro de la garganta de la corola con respecto a la longitud media poblacional de la anchura y altura del pico de los colibríes, siendo uno el óptimo selectivo del otro. Se puede asumir que el óptimo adaptativo coincide con la simetría perfecta, y las desviaciones azarosas de la simetría son asumidas como maladaptativas (Hansen et al. 2006). Es importante decir que aunque se tiende a relacionar esta simetría perfecta como un sinónimo de adaptación, no necesariamente es así. Las especies presentan estrategias que responden a las variaciones que presentan, aunque esto implique disminuir su optimización y precisión (Armbruster et al. 2009b).

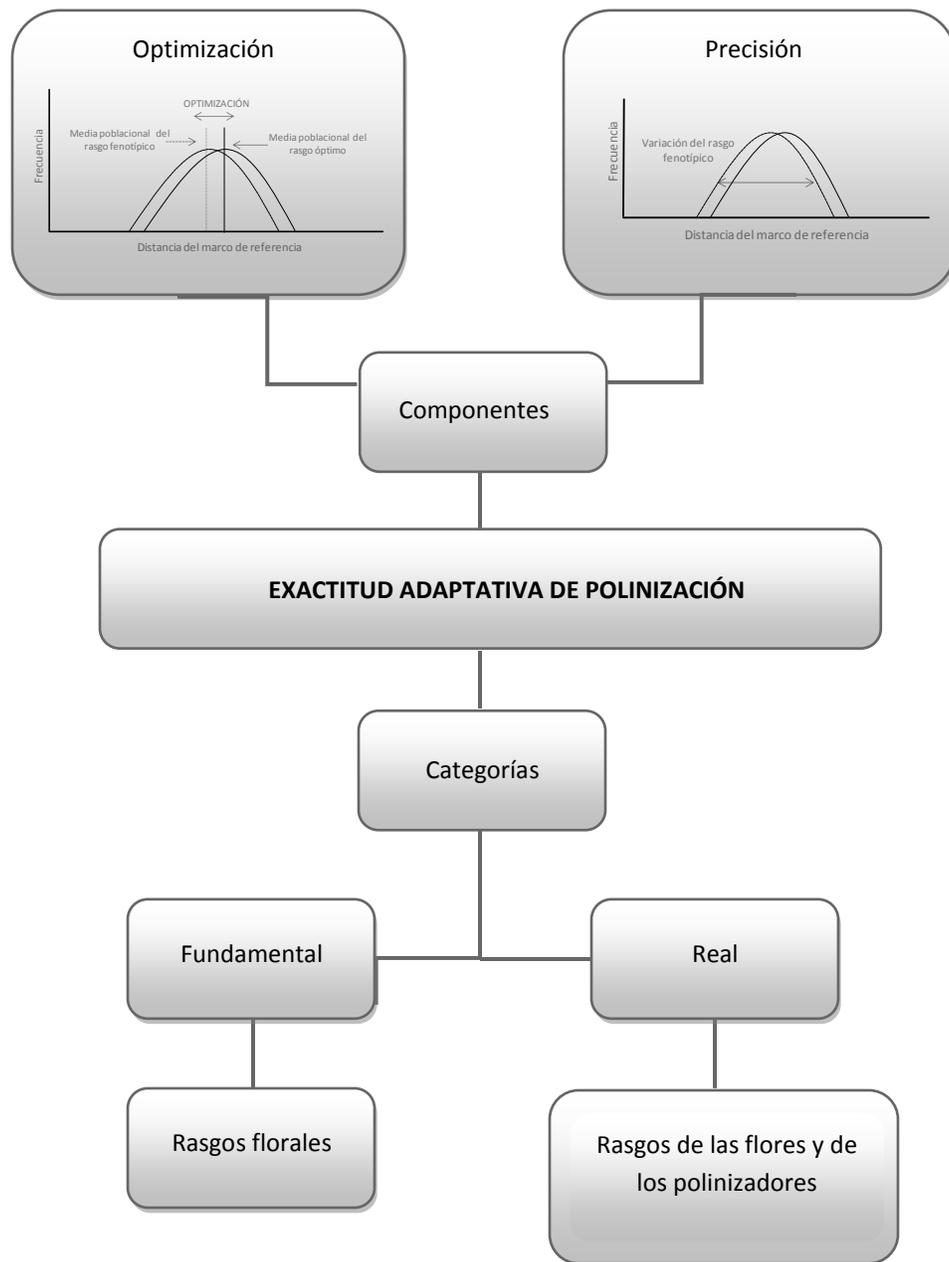


Figura 1. Componentes y categorías de la exactitud adaptativa de polinización.

METODOLOGÍA

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en la Estación de Biología Chamela-UNAM perteneciente a la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Se localiza en la costa del Pacífico mexicano en el estado de Jalisco en la zona intertropical del hemisferio norte a $19^{\circ}29'N$ de latitud y $105^{\circ}01'O$ de longitud (Fig. 2). La Estación Biológica se ubica en la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre del Sur que constituye un sistema de bloques montañosos y lomeríos que se extienden a lo largo de la costa (Brown & Lugo 1990). Esta área está cubierta principalmente por bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia, ecosistema caracterizado por tener un patrón de lluvias marcadamente estacional (Bullock 1986; García-Oliva et al 2002). Presenta un clima cálido subhúmedo (Köppen modificado por García (1988)) con una temperatura media anual es de $24.6^{\circ}C$. En este bosque podemos encontrar principalmente árboles de poca altura, así como arbustos y lianas (Trejo & Dirzo 2000). En menor proporción, también se encuentra selva mediana subperennifolia, la cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales presentando árboles de más altura y una composición de especies distinta. Además, a los alrededores podemos hallar manglares, tulares, matorral espinoso secundario y vegetación de las dunas costeras. En cuanto a la riqueza de especies, la flora de esta región se compone de especies restringidas al Pacífico, así como de especies de amplia distribución neotropical, encontrando además una gran diversidad de fauna presente en esta zona.

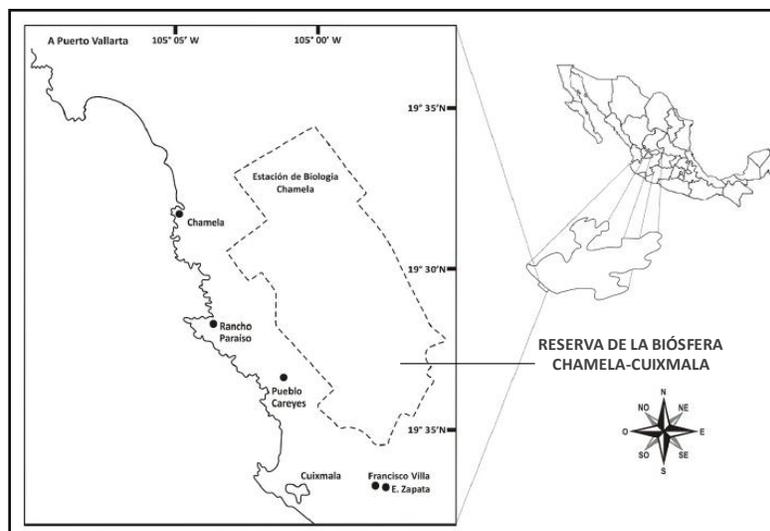


Figura 2. Estación Biológica Chamela-UNAM. Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, Jalisco.

ESPECIES DE ESTUDIO

IPOMOEA

El género *Ipomoea* es el género más grande de la familia Convolvulaceae, con 500 a 700 especies a nivel mundial (Austin & Huamán 1996; Carranza 2007), con su mayor diversidad y endemismo en los trópicos (McDonald 1991; Austin & Bianchini 1998). Es un grupo de plantas con una gran diversidad en México, donde se han registrado poco más de 160 especies, con una gran variabilidad morfológica poco frecuente (Carranza 2007). Del número total, se han registrado 26 especies en la Estación Biológica de Chamela y alrededores (Lott 1993). Estas adaptaciones a tan diversos polinizadores han originado una gran variedad dentro del género *Ipomoea*, donde podemos encontrar los subgéneros *Eriospermum*, *Ipomoea* y *Quamoclit* (Austin & Huamán 1996). Las especies del último grupo están restringidas a los neotrópicos (McDonald 1991; Austin & Huamán 1996) y es donde se localizan las dos especies en las que se enfocará el presente estudio, *I. hederifolia* e *I. quamoclit* (Fig. 3).

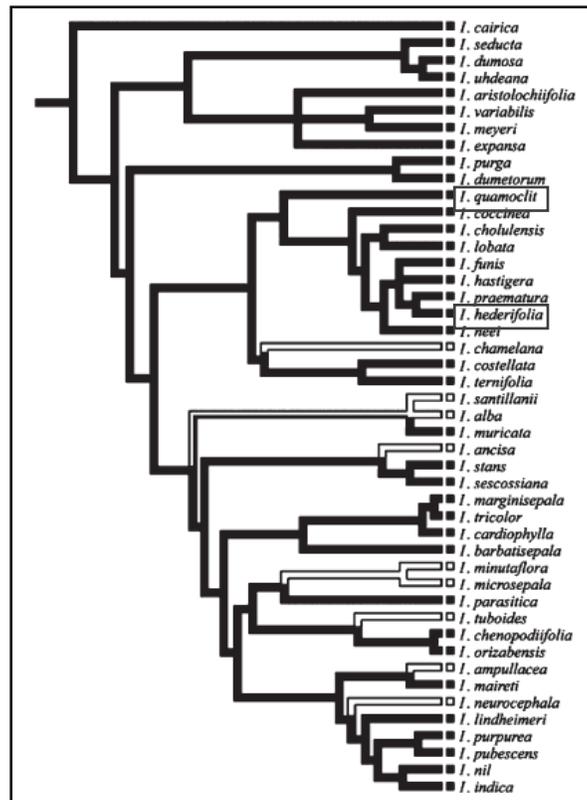


Figura 3. Filogenia de 45 especies de las 87 pertenecientes al subgénero *Quamoclit*, dentro del género *Ipomoea* (Smith et al. 2010).

I. hederifolia e *I. quamoclit* son plantas herbáceas, trepadoras, anuales, hermafroditas y autocompatibles (Chemás-Jaramillo & Bullock 2002; Guerrero-Rosas et al. 2011). Presentan una distribución pantropical, prosperando en zonas de clima cálido en bosque tropical caducifolio y su vegetación secundaria correspondiente (Carranza 2007; 2008). *I. hederifolia* muestra un sistema de polinización especializada hacia los colibríes, mientras que *I. quamoclit* presenta un sistema generalizado, siendo polinizada por colibríes, abejas y mariposas (Machado & Sazima 1987; Rodríguez-Cano datos no publicados).

I. hederifolia (Fig. 4) presenta un tallo ramificado que puede alcanzar los 4 m de largo y sus hojas por lo regular presentan forma trilobada. Sus flores presentan una corola en forma de trompeta, con el tubo angosto y el limbo abierto de forma circular de color rojo a rojizo-anaranjada, con un



Blanco, M. Flora de Filipinas. t. 17 (1875)

tubo floral por lo general ligeramente curvado. Presenta cinco estambres de tamaños desiguales por lo regular y un estilo, exsertos. La apertura de las flores es variable (Chemás-Jaramillo & Bullock 2002), aunque la mayor parte abre en el transcurso de la madrugada (obs. pers.), y duran aproximadamente 24 hrs (Rosas-Guerrero coms. pers.; obs. pers.). El fruto es pequeño con una cápsula de color café pálido, tarda en madurar alrededor de un mes (obs. pers.) y puede producir hasta cuatro semillas, las cuales son de color café oscuro a negro puberulentas de forma ligeramente triangular (Carranza 2007; 2008). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1350 msnm y florece principalmente a finales de la temporada lluviosa de

septiembre a noviembre (Carranza 2007; 2008). También se puede encontrar en bosques de pino y pino-encino, donde el pico de floración ocurre de julio a septiembre (Lara & Ornelas 2001).



Figura 4. *Ipomoea hederifolia*

I. quamoclit (Fig. 5) presenta un tallo ramificado, con hojas muy peculiares de forma pinnatisecta. Sus flores presentan una forma de trompeta, con el tubo angosto y el limbo abierto de forma estrellada de color rojo intenso, con un tubo floral recto. Presenta cinco estambres de tamaños



Blanco, M. Flora de Filipinas. t. 33 (1875)

desiguales por lo regular y un estilo, por lo regular exertos. La apertura de las flores ocurre aproximadamente dos horas antes del amanecer, y duran aproximadamente 12 hrs (Rosas-Guerrero coms. pers.; obs. pers.). El fruto es pequeño con una cápsula de color café pálido, tarda en madurar alrededor de un mes (obs. pers.) y puede producir hasta cuatro semillas, las cuales son de color café oscuro a negro puberulentas-furfuráceas de forma ligeramente ovalada (Carranza 2008). Se ha registrado desde el nivel del mar hasta los 400 msnm y florece de septiembre a enero (Carranza 2008).



Figura 5. *Ipomoea quamoclit*

COLIBRÍES

En Chamela se puede encontrar siete especies de colibríes, los cuales se encuentran presentes durante la floración de las especies de *Ipomoea* del presente estudio (Arizmendi & Ornelas 1990).

Amazilia rutila es una especie residente de tamaño mediano, mide de 10 a 11.5 cm (Howell & Webb 1995) y pesa 4.3 g (Arizmendi & Ornelas 1990). Es la más abundante en Chamela, siendo muy territorial y dominante, por lo que se le puede encontrar por todos los tipos de vegetación en esta zona (Arizmendi & Ornelas 1990). Tiene una distribución restringida a la vertiente del Pacífico y la costa de la Península de Yucatán, encontrándose desde el nivel del mar, hasta los 1600 m. Vive en bosques tropicales semidecíduos y su borde, bosques espinosos y plantaciones, situados típicamente en zonas bastante áridas (Howell & Webb 1995).

Cyananthus latirostris es de tamaño más pequeño que el anterior, midiendo de 9 a 10 cm (Howell & Webb 1995), con un peso de 2.9 g (Sibley 2000). También es residente en la zona, donde suele ser menos abundante que *A. rutila*, pero ampliamente distribuido en el lugar (Arizmendi & Ornelas 1990). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2500 m, sobre el oeste de México, el Pacífico y hacia el centro y norte del país. Esta especie suele vivir en bosques arbustivos áridos y semiáridos, así como en áreas abiertas con árboles dispersos (Howell & Webb 1995).

Chlorostilbon auriceps es el colibrí más pequeño del área, mide 9.5 cm (Howell & Webb 1995) y pesa 2.1 g (Arizmendi & Ornelas 1990). Es un ave endémica al oeste mexicano. Se le encuentra desde el nivel del mar hasta los 1800 m, y está restringido a la vertiente del Pacífico y al interior de la cuenca del Balsas. Vive en áreas áridas y semihúmedas, en bosques arbustivos y arbolados, lugares con vegetación densa y en los bordes (Howell & Webb 1995). Es un migratorio estacional en el área de estudio y se le ha observado ser abundante en la estación seca y a comienzos de las lluvias, encontrándose por lo regular en sitios conservados (Arizmendi & Ornelas 1990).

Heliomaster constantii es la especie de mayor tamaño en Chamela, mide de 12 a 13 cm (Howell & Webb 1995) y pesa 7.3 g (Sibley 2000). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1500 m, sobre la vertiente del Pacífico y hacia el interior de la cuenca del Balsas. Vive en los bordes de vegetación en zonas áridas y semiáridas, regularmente asociados a climas estacionales (Johnsgard

1993 cit. Abad-Ibarra et al. 2008), bosques espinosos, bosques riparios y en áreas semiabiertas con árboles dispersos y sus bordes (Howell & Webb 1995), especialmente cerca del agua (Howell 2003). Además, es un migratorio estacional en la zona y se le ha encontrado ser frecuente durante la estación seca y en sitios perturbados (Arizmendi & Ornelas 1990), además de ser observada en sitios cercanos a arroyos y cuerpos de agua (Ejemplares de museo; obs. pers.).

A.colubris es una especie pequeña, que mide de 8 a 9 cm (Howell & Webb 1995) y pesa 3.2 g (Sibley 2000). Es migratorio en nuestro país, distribuyéndose desde una parte del norte hacia el centro y sur del país, y puede estar desde el nivel del mar hasta los 3000 m. Pasa el invierno en la parte oeste de México hacia el sur, mientras que ocupa el resto del territorio transitoriamente (Howell & Webb 1995). Esta especie vive en bosques mixtos y deciduos, parques, jardines y en áreas abiertas. En invierno, principalmente se encuentra en hábitats húmedos de vegetación secundaria, bordes de bosque y campos cubiertos de maleza con flores. Esta especie es menos común en lugares secos, donde *A. alexandri* es más frecuente (Howell 2003).

A.alexandri es un ave pequeña también, mide de 8.5 a 9.5 cm (Howell & Webb 1995) y pesa 3.3 g (Sibley 2000). Es migratorio en México, se encuentra desde el centro hacia el norte del país y puede estar desde el nivel del mar hasta los 2000 m. Se le puede observar todo el invierno únicamente en la parte oeste del país, ya que el resto del territorio donde se distribuye lo ocupa de manera transitoria o como residente de verano (Howell & Webb 1995). Esta especie se encuentra en bosques con malezas y matorrales, principalmente en arboledas ribereñas y otras áreas cerca de arroyos, áreas abiertas y jardines. Durante el invierno, prefiere hábitats áridos a semiáridos de vegetación secundaria, menos húmedos que *A. colubris* (Howell 2003).

Amazilia violiceps es un colibrí de tamaño mediano, que mide de 10 a 11.5 cm (Howell & Webb 1995) y pesa 5.5 g (Sibley 2000). Es endémico al oeste de México, considerándose como un visitante ocasional en la zona (Arizmendi & Ornelas 1990), por lo que es poco frecuente observarla por esta región. Este colibrí se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2400 m, distribuyéndose sobre el lado Pacífico, hacia el centro y norte del país. Vive en zonas arbustivas áridas y semiáridas, bosques espinosos y riparios, en zonas abiertas y con árboles dispersos (Howell & Webb 1995).

MUESTREO DE *IPOMOEA*

Las plantas que se utilizaron en el estudio procedieron tanto de condiciones de invernadero como de campo.

INVERNADERO

Se colectaron semillas de *I. hederifolia* e *I. quamoclit* de la región de Chamela, y fueron sembradas en un invernadero en el campus CIEco-UNAM, Morelia. De *I. hederifolia* se obtuvieron semillas de dos poblaciones, Tecuán (129 semillas) y de la Estación Biológica (120 semillas). De *I. quamoclit* sólo se colectaron de una población, Tenacatita, germinando 127 semillas. En principio, previo a la germinación de las semillas, se realizó un proceso de escarificación de las mismas con ácido sulfúrico al 100%, sometiéndolas durante una hora a los efectos del ácido (Sobrero et al. 2003). Después, se colocó una parte de las semillas en cajas petri con algodón húmedo, donde cada caja contenía diez semillas acomodadas de manera tal que tuvieran suficiente espacio alrededor para el momento en que comenzara a nacer la radícula. Otra parte de las semillas se germinó sobre suelo estéril contenido en bandejas, donde se colocaron 18 semillas, distribuidas en tres filas de seis semillas, igualmente espaciadas unas de otras. Las semillas se mantuvieron en cámaras de germinación a una temperatura de 22°C bajo un fotoperiodo de 12 hrs de luz y 12 hrs de oscuridad. La cámara de germinación fue necesaria, dado que el sitio donde se ubicó el invernadero presenta características climáticas muy diferentes a la región de origen de las semillas. Una vez expuesta la radícula y con la presencia de los cotiledones, las plántulas fueron trasplantadas a macetas individuales colocadas en el invernadero. La disposición de las macetas sobre la plancha del invernadero se hizo en filas de cuatro, ordenadas por especie, y dentro de la especie, por población. Se regaron de dos a tres veces por semana, dependiendo de la temperatura ambiente y por la mañana, buscando que la tierra estuviera fresca aún. Una vez que comenzaron a crecer las plántulas, se armaron estructuras sobre las cuales se pudieran acomodar las enredaderas y tuvieran espacio donde extenderse conforme a su crecimiento. Regularmente se debían acomodar las plantas sobre las estructuras armadas, para evitar su unión con otras plantas y que esto dificultara conservar separados a los individuos. Este experimento se mantuvo durante un año, observando todas las etapas del ciclo vital de las plantas. Esto es, desde la germinación de las semillas (enero) hasta la muerte de las mismas (diciembre), donde la etapa de floración duró cuatro meses aproximadamente, de agosto a noviembre.

CAMPO

Una parte de las semillas colectadas de ambas especies de *Ipomoea*, se sembró bajo condiciones naturales en un espacio asignado dentro de la Estación Biológica de Chamela. Para *I. hederifolia* se sembraron semillas de las dos poblaciones mencionadas anteriormente, Tecuán y Estación Biológica (100 semillas para ambas poblaciones). Asimismo, para *I. quamoclit* en esta ocasión también se obtuvieron semillas de dos poblaciones, Tenacatita y Careyes (100 y 64 semillas, respectivamente).

Las semillas, igual que el procedimiento anterior, se sometieron a un proceso de escarificación bajo los mismos términos. En esta ocasión, después de escarificadas, las semillas sólo se dejaron en agua durante un día para que se expusiera la radícula, dado que el clima caluroso de la zona lo permitió. Las semillas fueron sembradas ordenadamente por especie, y por población dentro de cada especie. Se colocaron algunos carrizos y cintas para que las plantas tuvieran superficies donde enredarse al momento de crecer. Este experimento se mantuvo durante cinco meses, observando todas las etapas del ciclo vital de las plantas, el cual fue más corto que en las plantas sembradas bajo condiciones de invernadero. En esta ocasión, la germinación de las semillas se realizó en junio y las plantas murieron a finales del mes de noviembre. La etapa de floración duró tres meses aproximadamente, de septiembre a noviembre. Las diferencias en el ciclo vital de las plantas puede deberse a las diferentes condiciones climáticas de los lugares donde fueron sembradas.

MORFOLOGÍA

Los rasgos medidos en las flores de las especies de *Ipomoea* fueron longitud y diámetro de corola, longitud y diámetro de garganta del tubo floral, longitud del pistilo y de los cinco estambres (*I. hederifolia*: campo $n=467$ flores, 1 población, 39 individuos, 4-6 flores por individuo; invernadero $n=556$ flores, 2 poblaciones, 42 individuos, 5-24 flores por individuo; *I. quamoclit*: $n=856$ flores, 2 poblaciones, 26 individuos, 14-44 flores por individuo).

MUESTREO DE COLIBRÍES

Para realizar los experimentos de las flores con los colibríes, fue necesario capturarlos y mantenerlos en cautiverio por un periodo corto de tiempo. Primero se hicieron experimentos con

las plantas cultivadas en el invernadero, del mes de agosto a septiembre. Posteriormente, con las plantas cultivadas en campo, de octubre a noviembre. La captura de los colibríes se llevó a cabo mediante redes de niebla de 6 y 12 m. Se intentó capturar además con trampas con bebederos pero no se tuvo éxito debido a que había muchos recursos florales en el área. Las aves capturadas se mantuvieron en cautiverio por un periodo de una a dos semanas, en jaulas de 60x60x60cm, colocadas en un cuarto con luz artificial en los experimentos con plantas de invernadero (debido a la infraestructura disponible) y luz natural en los experimentos en campo, en ambos casos a temperatura ambiente. Los colibríes se alimentaron libremente de una solución de azúcar al 20% así como por moscas de la fruta *Drosophila*, de una a dos veces al día como fuente de proteínas. Las aves se mantuvieron de uno a dos días sin actividad para su acoplamiento al cautiverio antes de comenzar los experimentos (Lara & Ornelas 2001). Se tomaron las mediciones morfológicas de cada individuo capturado: longitud total del culmen, culmen expuesto, ancho y alto del culmen. Tanto estas mediciones como las de las flores, se llevaron a cabo con un calibrador digital (Mitutoyo Corp) con 0.1mm de precisión.

EJEMPLARES DE MUSEO

Se llevó a cabo la medición de ejemplares de museo de las especies de colibríes encontradas en la región de Chamela, con la finalidad de aumentar el número de muestra para los datos morfológicos de los mismos. Se utilizaron los ejemplares de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología-UNAM (251 ejemplares), la Colección del Museo de Zoología Alfonso Herrera (236 ejemplares) y la Colección de la Estación Biológica Chamela (19 ejemplares).

EXPERIMENTOS

El primer paso fue seleccionar las flores para realizar los experimentos, las cuales estaban controladas por individuo y se les realizaban las siguientes mediciones previas a los experimentos: longitud y diámetro de corola, longitud y diámetro de garganta del tubo floral, longitud del pistilo y de los cinco estambres. Posteriormente, en una jaula de 60x60x60 cm se colocaban las flores, para después introducir a los colibríes, esperando que éstos las visitaran. Cada evento era filmado mediante una cámara digital Sony (DCR-PC 100, DCR-TRV80E, DCR-SR42) por un tiempo de 1 a 3 minutos generalmente, aunque en algunas ocasiones se requirió de una mayor duración

dependiendo del comportamiento del ave. Se controlaba que cada visita correspondiera a una sola flor, esto es, se colocaba una sola flor cada vez que un colibrí era introducido a la jaula para realizar las filmaciones. Después de cada visita, los colibríes eran devueltos a sus jaulas de cautiverio. El número de filmaciones obtenidas correspondió al número de flores visitadas por cada colibrí. Cada colibrí visitó entre 20 a 40 flores, pertenecientes de 13 a 30 individuos diferentes de cada especie de *Ipomoea*.

EXACTITUD ADAPTATIVA DE POLINIZACIÓN

Para efectos de la medición las relaciones entre las flores y los polinizadores en la exactitud adaptativa, se debe tomar en cuenta que lo que realmente se está estimando son las desviaciones y las variaciones de los rasgos fenotípicos determinados con respecto a su rasgo óptimo. Esto es, la inexactitud adaptativa. Para ello, se debe estimar la desviación que existe entre el rasgo fenotípico hacia su rasgo óptimo, la variación que existe en ese rasgo óptimo así como la variación del rasgo fenotípico, refiriéndose a éste último como imprecisión (Armbruster et al. 2009b).

Este índice va desde cero hasta infinito, donde entre menor sea el valor del índice, menor será el grado de inexactitud, o bien, la exactitud será mayor en la relación flor-polinizador. Este índice se presenta a manera de porcentaje, lo cual permite realizar las comparaciones pertinentes (Armbruster coms. pers.).

ÍNDICE DE EXACTITUD ADAPTATIVA FUNDAMENTAL DE POLINIZACIÓN

Como se explicó anteriormente, este índice está basado solamente en los caracteres florales. Los caracteres florales considerados fueron solamente los reproductivos, esto es, los estambres (anteras) y el pistilo (estigma). En este análisis, es necesario tomar en cuenta que para medir la posición tanto del estigma como de las anteras, se considera un marco de referencia, que es aquel que controla la posición del polinizador por lo que el valor del óptimo debe ser ajustado a este marco. Este índice presenta diferentes variantes en función del comportamiento y tipo de movimientos del polinizador, tomando en cuenta diferentes marcos de referencia para realizar las mediciones (Armbruster et al. 2004; 2009a; 2009b).

Para este trabajo, cuyo grupo polinizador estudiado son los colibríes, el marco de referencia adecuado sería el tubo floral, pues es donde se encuentra la recompensa, así como la garganta del tubo, que es el lugar que restringe hasta qué punto puede el polinizador obtener la recompensa, en este caso, el néctar. Hablando de optimización, aplicado a este caso, se refiere a que la distancia entre las anteras y el estigma, ya sea de la base del tubo floral (es decir la longitud de estambres y pistilo) o desde la garganta del tubo floral (es decir, la exersión de ambos) deben ser similares, donde uno sería el óptimo del otro. Para ello se utilizaron las mediciones de la longitud de los estambres (de los cuales se sacó un promedio de los cinco) y los pistilos, así como sus exersiones.

De esta manera, se puede obtener un índice de inexactitud masculino y femenino, donde se asume entonces que la posición de las anteras de cada individuo va a corresponder con la media de la posición del estigma en la población y que la posición del estigma de cada individuo sea semejante a la media de la posición de las anteras en la población. La precisión está referida a que las anteras (polen) y el estigma deben contactar el polinizador en el mismo sitio entre flores y entre los individuos de la población (Armbruster et al. 2004; 2009a; 2009b). En este caso, este componente está basado solamente en la variación de los estambres y pistilos en sí mismos sin considerar al polinizador, pero que de cierta manera refleja el ajuste que hay en la colección y deposición de polen. Se utilizaron las mediciones de las flores llevadas a cabo tanto en plantas de campo como de invernadero.

EXACTITUD ADAPTATIVA REAL DE POLINIZACIÓN

En este apartado, se integran los valores de los rasgos fenotípicos de las flores con los rasgos fenotípicos de los polinizadores, proporcionando una perspectiva más cercana a lo que realmente ocurre en la naturaleza.

AJUSTE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA FLOR CON LOS POLINIZADORES (ÁNGULO VERTICAL)

Para obtener la posición de contacto del colibrí con las anteras y el estigma, de cada video obtenido de las visitas de los colibríes a las flores, se extrajeron fotografías de las cuales se escogió donde mejor se mostrara el contacto del estigma y las anteras de la flor con el colibrí. De cada foto se realizaron mediciones mediante el programa Sigma ScanPro, donde cada una se calibró

previamente a su medición. Es decir, mediante alguna longitud ya conocida de los elementos de la foto, se graduó la escala de medición para que el resultado fuera válido y lo más cercanamente posible a la realidad. Lo que se hizo con cada fotografía fue establecer un plano cartesiano sobre la cabeza del colibrí, estableciendo las dimensiones X/Y, y se marcaron cuatro puntos periféricos para las anteras (tomando las cinco anteras como un conjunto y no individualmente) y los estigmas (Fig. 6), realizando esta medición para cada flor visitada, y obteniendo como resultado de cada foto cuatro coordenadas (x, y) para cada parte reproductiva. De cada conjunto de coordenadas de las anteras y el estigma de cada flor, se obtuvo un centroide o promedio, las varianzas de los promedios así como la varianza promedio de los centroides, considerando las dimensiones X y Y por separado. Además, se obtuvo la covarianza de los centroides en las dimensiones X y Y, de maneja conjunta. Todos estos datos para las anteras y el estigma de cada flor contactada por el colibrí.

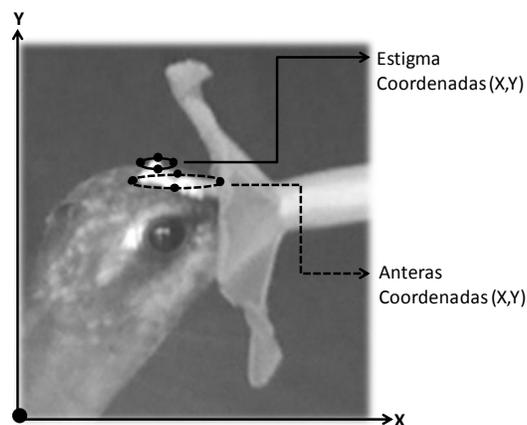


Figura 6. Esquema que muestra la medición del contacto de las anteras y el estigma de la flor con el colibrí.

En este índice podemos obtener ahora si la interacción entre la flor y el polinizador, donde la precisión está referida a que las anteras (polen) y los estigmas deben contactar el polinizador en el mismo sitio entre flores y entre los individuos de la población (Armbruster et al 2004; 2009a; 2009b).

CARGA DE POLEN (ÁNGULO HORIZONTAL)

Por otro lado, después de cada visita de los colibríes, se les tomó fotografía de la carga de polen que quedaba adherida a las plumas de la cabeza. Se realizó el mismo procedimiento de las

fotografías anteriores (Fig. 7), la diferencia es que en este caso no se tiene la posición de contacto del estigma, por lo que el índice obtenido está basado principalmente en la parte masculina, siendo complemento del ángulo de perfil.

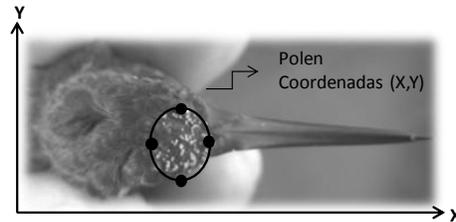


Figura 7. Esquema de la medición de la carga de polen sobre el colibrí.

AJUSTE DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DE ATRACCIÓN DE LAS FLORES Y LOS RASGOS DE LOS COLIBRÍES

Aquí se consideraron las relaciones morfológicas usuales entre las flores y los polinizadores, analizadas con la fórmula del índice de inexactitud inicial, estandarizando sobre la media poblacional del rasgo fenotípico. En este apartado, los caracteres involucrados correspondieron a aquellos más directamente relacionados con la interacción del colibrí con la flor y la obtención de recompensa por parte de los polinizadores. Estos fueron el ajuste de la longitud de la corola efectiva o el tubo floral con la longitud del culmen expuesto de los colibríes así el diámetro de la garganta de la corola efectiva o tubo floral con la anchura y altura del culmen de los colibríes. De esta manera, la relación de optimización se aplicó de manera recíproca como en los análisis anteriores, donde los rasgos de la flor serían el rasgo óptimo del colibrí y viceversa, así como sus respectivas variaciones que reflejan el grado imprecisión en el ajuste de estos caracteres. Para las estimaciones, en esta parte se consideran todas las especies de colibríes encontradas en Chamela, se hayan capturado o no, ya que se utilizaron las mediciones de los ejemplares de las colecciones (*Amazilia rutila* n=23, *A. violiceps* n=48, *Cyananthus latirostris*n=12, *Chlorostilbon auriceps* n=36, *Archilochus colubris* n=19, *A. alexandri* n=26, *Heliomaster constantii* n=8). Respecto a las especies de *Ipomoea*, se ocuparon las mediciones de todas las flores realizadas (*I. hederifolia*: campo n= 499, invernadero n=540; *I. quamoclit*: n=816).

CARACTERES FENOTÍPICOS

Además de los datos obtenidos de las fotografías de las visitas de los colibríes a las flores, se registró la parte del colibrí que hizo contacto con las anteras y el estigma. Se desarrolló una base binaria (0/1) donde se consideraron dos opciones de contacto en el polinizador, las plumas y el pico. Se tomó como parte óptima de contacto las plumas, ya que aquí el polen puede adherirse mejor y de esta manera es más probable que el colibrí lo mantenga y lo disperse a un mayor número de plantas, mientras que en el pico es más fácil que haya pérdida de polen. Este análisis permitió analizar las características morfológicas de las flores sobre las que se podría suponer que hubo selección por parte de los colibríes (Armbruster et al. 2011), para que pudieran contactar las partes reproductivas de las mismas, observando las diferencias entre especies de colibríes con respecto a las especies de *Ipomoea* estudiadas.

EFICIENCIA DE POLINIZACIÓN

De las visitas realizadas de los colibríes a las flores de *Ipomoea*, en condiciones de invernadero fue posible etiquetar la mayoría de las flores visitadas por los colibríes (tres individuos) y embolsarlas para esperar la producción de fruto y semillas. Para las plantas en campo, una jaula montable (60x200x60 cm) se colocaba sobre las plantas, donde las flores eran embolsadas el día anterior para evitar que tuviera alguna otra visita. Se introducía el colibrí, individualmente, a la jaula, cuidando de cerrarla muy bien para que no escapara. Después de cada visita se etiquetaba y embolsaba la flor para esperar la producción de fruto y semillas. Se logró la recolección de frutos de algunas de las especies capturadas (tres individuos).

TRATAMIENTOS DE POLINIZACIÓN

El sistema de apareamiento de las especies de *Ipomoea* fue evaluado a través de pruebas de autofructificación y autocompatibilidad, para lo cual se llevaron a cabo diferentes tratamientos de polinización (Tabla 1). Para la mayoría de los tratamientos, y solamente para las plantas tratadas en campo, los botones florales se embolsaron con bolsas de tul un día antes de la antesis para excluir a los polinizadores (campo: $n=25-30$ flores por tratamiento; invernadero: $n=50-70$ flores por tratamiento).

Tabla 1. Tratamientos de polinización realizados con ambas especies de *Ipomoea*.

Tratamiento	Método
Polinización espontánea (Autónoma)	Las flores no fueron manipuladas, se embolsó el botón floral y se esperó a su producción de frutos
Polinización manual	Las flores fueron polinizadas manualmente con el polen de la misma flor
Geitonogamia	Las flores fueron polinizadas utilizando polen de otra flor de la misma planta
Exocruzamiento	Las flores se polinizaron con polen de otras plantas, tanto de la misma como de diferente población
Polinización abierta	Las flores estuvieron expuestas a una polinización natural
Emasculación abierta	Antes de que las anteras estuvieran receptivas, se cortaron y se dejó la flor solamente con el pistilo (estigma) a condiciones de polinización natural

Los frutos fueron colectados aproximadamente un mes después de llevar a cabo los tratamientos. En condiciones de invernadero, dichos tratamientos se llevaron a cabo solamente para *I. hederifolia*, los cuales fueron: polinización espontánea (autónoma), manual, geitonogamia y exocruzamiento entre individuos de la misma y de diferente población. Los tratamientos en condiciones naturales se realizaron en las dos especies de *Ipomoea*, y fueron: polinización espontánea (autónoma), manual, geitonogamia, exocruzamiento entre individuos de la misma y diferente población, polinización abierta y emasculación.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El análisis de los datos se realizó mediante R Development Core Team (2013).

MORFOLOGIA IPOMOEA-COLIBRIES

Se llevó a cabo un Análisis de Varianza (ANOVA) para comparar los valores promedio de las características morfológicas florales para establecer las diferencias entre las especies de *Ipomoea* de estudio. También aplicó el mismo método para determinar las distinciones entre los rasgos

morfológicos de las distintas especies de colibríes. En ambos casos, como variables explicativas se consideraron las especies, mientras que como variables de respuesta, los rasgos de las mismas.

EXACTITUD ADAPTATIVA DE POLINIZACIÓN

Armbruster *et al* (2009b) propusieron una fórmula general para obtener el índice de exactitud adaptativa, al que se hará referencia como índice de inexactitud adaptativa, por lo mencionado anteriormente:

$$\text{Inexactitud adaptativa} = (\text{Desviación de la media poblacional del rasgo fenotípico del óptimo})^2 + \text{Variación del óptimo} + \text{Imprecisión}$$



$$\text{Inexactitud adaptativa} = (\mu_{\text{rasgo}} - \mu_{\text{óptimo}})^2 + \text{VAR}_{\text{óptimo}} + \text{VAR}_{\text{rasgo fenotípico}}$$

μ =media poblacional, VAR= varianza

Este índice va desde cero hasta infinito, donde entre menor sea el valor del índice, menor será el grado de inexactitud, o bien, la exactitud será mayor en la relación flor-polinizador. Este índice se presenta a manera de porcentaje, lo cual permite realizar las comparaciones pertinentes.

ÍNDICE DE EXACTITUD ADAPTATIVA FUNDAMENTAL DE POLINIZACIÓN

Como se explicó anteriormente, este índice está basado solamente en los caracteres florales. La fórmula contiene los elementos previamente mencionados, estandarizado sobre la media poblacional del óptimo elevada al cuadrado:

$$\frac{[(\mu_{\text{rasgo}} - \mu_{\text{óptimo}})^2 + \text{VAR}_{\text{óptimo}} + \text{VAR}_{\text{rasgo}}]}{(\mu_{\text{óptimo}})^2}$$

EXACTITUD ADAPTATIVA REAL DE POLINIZACIÓN

AJUSTE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA FLOR CON LOS POLINIZADORES (ÁNGULO VERTICAL)

Para integrar los resultados de la interacción de los polinizadores con las flores, un nuevo marco matemático se desarrolló para obtener el índice de inexactitud adaptativa de polinización real (Armbruster & Hansen), con la adición de algunos elementos a los valores básicos de la fórmula ya propuesta (Armbruster et al 2009a; 2009b) (Tabla 2).

Fórmula para obtener el índice de inexactitud real:

$$(E(Tx)-E(Ox)) \times (E(Ty) -E(Oy)) +V(Tx) + V(Ty) + COV(Tx,Ty) + E(Vw(Tx)) + E(Vw(Ty)) +V(Ox) + V(Oy) + COV(Ox,Oy)$$

Aplicado a cada rasgo:

Índice de inexactitud masculina

$$(E(Ax)-E(Ox)) \times (E(Ay) -E(Oy)) +V(Tx) + V(Ty) + COV(Tx,Ty) + E(Vw(Ax)) + E(Vw(Ay)) +V(Ox) + V(Oy) + COV(Ox,Oy)$$



$$[E (Media A_{pob X}) - E (Media S_{pob X})] \times [E (media A_{pob Y}) - E (Media S_{pob Y})] + Var (Media A_{flor X}) + Var (Media A_{flor Y}) + Cov (Media A_{flor XY}) + E (Var A_{flor X}) + E (Var A_{flor Y}) + Var (S_{pob X}) + Var (S_{pob Y}) + Cov (S_{pob XY})$$

$$(Media_{pob\ estambres})^2$$

Índice de inexactitud femenina

$$(E(Sx)-E(Ox)) \times (E(Sy) -E(Oy)) +V(Tx) + V(Ty) + COV(Tx,Ty) + E(Vw(Sx)) + E(Vw(Sy)) +V(Ox) + V(Oy) + COV(Ox,Oy)$$



$$[E (Media S_{pob X}) - E (Media A_{pob X})] \times [E (media S_{pob Y}) - E (Media A_{pob Y})] + Var (Media S_{flor X}) + Var (Media S_{flor Y}) + Cov (Media S_{flor XY}) + E (Var S_{flor X}) + E (Var S_{flor Y}) + Var (A_{pob X}) + Var (A_{pob Y}) + Cov (A_{pob XY})$$

$$(Media_{pob\ pistilo})^2$$

Tabla 2. Elementos clave para obtener el índice de inexactitud adaptativa de polinización real aplicado al contacto de las anteras y el estigma por los colibríes.

Símbolos	Definición
O	Óptimo
A	Anteras
S	Estigma
$E(T_{x/y})$	Media poblacional de la posición del rasgo en las dimensiones x/y
$E(O_{x/y})$	Media poblacional de la posición del óptimo en las dimensiones x/y
$V(T_{x/y})$	Variación en la posición media del rasgo entre las flores en las dimensiones x/y
$COV(T_x, T_y)$	Covariación entre la posición media del rasgo entre flores entre las dimensiones x/y
$E(V_w(T_{x/y}))$	Variación de la posición media del rasgo dentro de las flores en las dimensiones x/y
$V(O_{x/y})$	Variación de la posición media del óptimo dentro de las flores en las dimensiones x/y
$COV(O_x, O_y)$	Covariación entre la posición media del óptimo entre flores entre las dimensiones x/y

Las medias e intervalos de confianza al 95% de los índices estimados, fueron obtenidas por bootstrapping (n=10000 permutaciones en cada prueba). Se realizaron pruebas de t para comparar los índices resultantes.

CARGA DE POLEN (ÁNGULO HORIZONTAL)

Para este análisis, se manejó la misma fórmula, utilizando solamente la parte masculina de la interacción.

Las medias e intervalos de confianza al 95% de los índices estimados, fueron obtenidas por bootstrapping (n=10000 permutaciones en cada prueba). Se realizaron pruebas de t para comparar los índices.

AJUSTE DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DE ATRACCIÓN DE LAS FLORES Y LOS RASGOS DE LOS COLIBRÍES

Aquí se consideraron las relaciones morfológicas usuales entre las flores y los polinizadores, analizadas con la fórmula del índice de inexactitud inicial, estandarizando sobre la media poblacional del rasgo fenotípico.

Esto es:

$$\frac{[(\mu_{\text{rasgo}} - \mu_{\text{óptimo}})^2 + \text{VAR}_{\text{óptimo}} + \text{VAR}_{\text{rasgo}}]}{(\mu_{\text{rasgo}})^2}$$

ANÁLISIS DE CARACTERES FENOTÍPICOS

Para este análisis, se utilizaron análisis de devianza (análogo al análisis de varianza) mediante Modelos Lineales Generalizados (GLM). En este caso, dada la naturaleza de las variables, la transformación correspondió a una distribución binomial (función logística) (Armbruster et al. 2011).

EFICIENCIA DE POLINIZACIÓN

Se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA's) para estimar la diferencia entre la eficiencia de polinización entre las diferentes especies de colibrí para cada especie de *Ipomoea*.

TRATAMIENTOS DE POLINIZACIÓN

Para obtener el índice de autocompatibilidad (IAC) se obtuvo de la relación entre los frutos autopolinizados y los que fueron producto de la polinización cruzada.

$$\text{IAC} = \text{Proporción de frutos autopolinizados} / \text{Proporción de frutos de exocruzamientos}$$

Los valores hasta 0.199 son atribuidos a un sistema de autoincompatibilidad y los valores superiores a 0.199 a un sistema de autocompatibilidad de las plantas (Lloyd & Schoen 1992; Chemás-Jaramillo & Bullock 2002).

RESULTADOS

MUESTREO DE *IPOMOEA*

INVERNADERO

De la siembra de las plantas en invernadero, se obtuvo que la germinación de las semillas fuera inmediata en las cajas petri, y más tardada en tierra, pero al cabo de los días las plántulas se desarrollaron mejor en esta última. Al cabo de una semana a quince días, las plántulas estaban listas para ser transplantadas. Cabe notar que con la tierra como sustrato de germinación, éstas presentaron una menor mortandad al momento de trasplantarlas a las macetas en el invernadero.

Para *I. hederifolia* se obtuvieron semillas de dos poblaciones, Tecuán y Estación Biológica Chamela, con un éxito de germinación de 92.25% y 91.67%, respectivamente. Para *I. quamoclit* sólo se tenían semillas de una población, Tenacatita, de las cuales germinaron el 89.77%. El desarrollo y sobrevivencia de estas dos especies fue diferente, siendo más resistente *I. hederifolia*. Al cabo de seis meses, las plantas comenzaron a dar flores, principalmente de la especie *I. hederifolia*, de las dos poblaciones sembradas.

CAMPO

De las semillas cultivadas en condiciones naturales, sólo se desarrollaron los individuos de *I. quamoclit*, con dos poblaciones, Careyes y Tenacatita, mientras que *I. hederifolia* resultó en un par de individuos solamente y casi al final de la temporada de muestreo. Afortunadamente, esta especie creció sobre muchos senderos de la Estación Biológica.

MORFOLOGÍA

En relación a las características morfológicas entre ambas especies de *Ipomoea*, se encontraron diferencias significativas para todos los rasgos morfológicos. Igualmente, se encontraron diferencias en las características de las plantas de *I. hederifolia* crecidas en campo e invernadero (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas morfológicas de las especies de *Ipomoea*.

Especie	N	Morfología Plantas					
		LCT	LCE	DC	GC	LP	LE
<i>I. hederifolia</i> (campo)	449	33.90±3.52	30.46±2.52	22.39±2.73	3.12±0.33	41.03±3.48	42.02±3.64
<i>I. hederifolia</i> (invernadero)	540	34.51±3.58	29.04±2.22	22.42±2.69	3.26±0.38	40.13±2.77	38.77±3.14
<i>I. quamoclit</i> (campo)	816	31.20±2.11	27.67±1.74	20.40±1.56	3.31±2.54	35.34±1.64	34.26±1.69

N=Número de flores medidas.

Morfología: LCT=Longitud corola total, LCE=Longitud corola efectiva (tubo floral), DC=Diámetro corola, GC=Diámetro garganta corola, LP=Longitud pistilo, LE=Longitud estambres.

MUESTREO DE COLIBRÍES

Los colibríes capturados para realizar los experimentos con las plantas de invernadero en Morelia fueron tres, correspondiendo cada uno a diferente especie, las cuales eran compartidas con la región de Chamela (*Amazilia violiceps*, *Cyananthus latirostris* y *Archilochus colubris*). En contraste, en Chamela se capturaron en total 25 individuos pertenecientes a cinco especies. De estos, 19 se enjaularon para cautiverio, pero algunos de ellos presentaron síntomas de estrés severos por lo que no se pudieron mantener cautivos, mientras que otros no realizaron suficientes visitas a las flores. Así, se obtuvo un total de 8 individuos para realizar los experimentos (Tabla 4).

Tabla 4. Individuos por especie de colibrí capturados en Chamela con los que se llevaron a cabo los experimentos de exactitud adaptativa.

Especie	No. Individuos
<i>Cyananthus latirostris</i>	4
<i>Amazilia rutila</i>	2
<i>Amazilia violiceps</i>	1
<i>Helimaster constantii</i>	1

EJEMPLARES DE MUSEO

Se encontró una cantidad considerable de especímenes de las especies de colibríes requeridas en las colecciones visitadas (Tabla 5).

Tabla 5. Número de ejemplares, por especie de colibrí, medidos en las Colecciones de Aves.

Especie de colibrí	Colección Nacional de Aves del	Colección del Museo de	Colección de la Estación
	Instituto de Biología-UNAM (251 ejemplares)	Zoología Alfonso Herrera (236 ejemplares)	Biológica Chamela (19 ejemplares)
<i>Amazilia rutila</i>	41	75	9
<i>Cyananthus latirostris</i>	46	34	5
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	29	7	-
<i>Heliomaster constantii</i>	17	6	5
<i>Archilochus colubris</i>	80	80	-
<i>Archilochus alexandri</i>	17	9	-
<i>Amazilia violiceps</i>	21	25	-

Se encontraron diferencias significativas en todas las características morfológicas de las diversas especies de colibríes. Además, se encontraron diferencias entre las diferentes regiones de muestreo de los especímenes para cuatro especies (Tabla 6), por lo que para esos casos, aunque sólo una sola característica mostrara alguna diferencia significativa, sólo se utilizaron los datos de los colibríes colectados en el área de estudio. En el caso contrario se tomaron en cuenta todos los especímenes encontrados en las colecciones.

Tabla 6. Medidas morfológicas del pico de las especies de colibríes encontradas en la región de Chamela, en base a las colecciones de aves.

Especie	N	Morfología Colibríes			
		Culmen total	Culmen expuesto	Anchura culmen	Altura culmen
<i>Amazilia rutila</i> *	23	24.07 ± 0.81	21.69 ± 1.23	4.22 ± 0.4	3.23 ± 0.54
<i>Amazilia violiceps</i>	48	25.34 ± 1.19	21.94 ± 1.27	4.15 ± 0.44	3.11 ± 0.49
<i>Cyananthus latirostris</i> *	12	21.48 ± 2.21	18.87 ± 2.69	3.5 ± 0.53	2.32 ± 0.39
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	36	16 ± 1.25	13.4 ± 1.45	2.8 ± 0.27	2.15 ± 0.28
<i>Heliomaster constantii</i> *	8	36.01 ± 1.04	32.65 ± 1.54	4.58 ± 0.47	3.69 ± 0.44
<i>Archilochus colubris</i> *	19	19.55 ± 1.5	16.19 ± 1.67	2.73 ± 0.36	2.15 ± 0.34
<i>Archilochus alexandri</i>	26	20.92 ± 1.21	17.39 ± 1.11	2.58 ± 0.46	1.98 ± 0.32

*Especies donde se encontraron diferencias significativas en los rasgos morfológicos por región de colecta.

EXACTITUD ADAPTATIVA DE POLINIZACIÓN

ÍNDICE DE EXACTITUD ADAPTATIVA FUNDAMENTAL DE POLINIZACIÓN

Los índices de inexactitud adaptativa fundamental, obtenidos solamente a partir de los rasgos florales de eficiencia (Tabla 7) presentaron diferencias notables entre las especies de *Ipomoea*, donde *I. quamoclit* obtuvo los valores más bajos, mientras que *I. hederifolia* presentó índices mayores. En esta última especie se encontró que las plantas cultivadas en invernadero mostraron índices más bajos, lo cual era de esperarse ya que en condiciones de invernadero las condiciones ambientales son más homogéneas que en campo (Armbruster et al, 2009b). Las diferencias en los índices entre las especies de *Ipomoea* se dan principalmente en base a la variación que presenta cada una, esto es, la imprecisión, ya que la diferencia que hay entre la posición de las anteras y el estigma es muy pequeña regularmente. En *I. hederifolia* es mucho mayor esta variación que en *I. quamoclit*, aportando mayor imprecisión, lo cual hace que el índice de inexactitud sea más alto. No se observan considerables diferencias entre el índice masculino y femenino, aunque la tendencia que se espera por lo regular es que la inexactitud masculina sea mayor, dado que la flor presenta cinco estambres y un solo pistilo (Armbruster, coms. pers.).

Tabla 7. Índices de inexactitud adaptativa fundamental.

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Impresión / CV	% Inexactitud total	Varianza en el óptimo/ CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud crudo	Índice de inexactitud estandarizado
<i>Ipomoea hederifolia</i>								
CAMPO								
LONGITUD ESTAMBRES/PISTILO								
Inexactitud Total	0.49	1.97	12.13 (8.49%)	48.69	12.29 (8.74%)	49.34	24.91	
Inexactitud Femenina	0.49	1.97	12.13 (8.49%)	48.69	12.29 (8.74%)	49.34	24.91	1.43
Inexactitud Masculina	0.49	1.97	12.29 (8.74%)	49.34	12.13 (8.49%)	48.69	24.91	1.48
EXERSIÓN ESTAMBRES/PISTILO								
Inexactitud Total	0.89	8.59	5.17 (20.69%)	49.9	4.29 (20.61%)	41.41	10.36	
Inexactitud Femenina	0.89	8.59	5.17 (20.69%)	49.9	4.29 (20.61%)	41.41	10.36	10.25
Inexactitud Masculina	0.89	8.59	4.29 (20.61%)	41.41	5.17 (20.69%)	49.9	10.36	8.57
INVERNADERO								
LONGITUD ESTAMBRES/PISTILO								
Inexactitud Total	1.83	9.46	7.67 (6.90%)	39.64	9.85 (8.09%)	50.9	19.35	
Inexactitud Femenina	1.83	9.46	7.67 (6.90%)	39.64	9.85 (8.09%)	50.9	19.35	1.29

Inexactitud Masculina	1.83	9.46	9.85 (8.09%)	50.9	7.67 (6.90%)	39.64	19.35	1.2
EXERSIÓN ESTAMBRES/PISTILO								
Inexactitud Total	0.75	8.89	3.80 (17.59%)	45.02	3.89 (16.50%)	46.09	8.44	
Inexactitud Femenina	0.75	8.89	3.80 (17.59%)	45.02	3.89 (16.50%)	46.09	8.44	5.91
Inexactitud Masculina	0.75	8.89	3.89 (16.50%)	46.09	3.80 (17.59%)	45.02	8.44	6.87

Ipomoea quamoclit

CAMPO

LONGITUD ESTAMBRES/PISTILO

Inexactitud Total	1.17	17.41	2.70 (4.64%)	40.18	2.85 (4.93%)	42.41	6.72	
Inexactitud Femenina	1.17	17.41	2.70 (4.64%)	40.18	2.85 (4.93%)	42.41	6.72	0.57
Inexactitud Masculina	1.17	17.41	2.85 (4.93%)	42.41	2.70 (4.64%)	40.18	6.72	0.54

EXERSIÓN ESTAMBRES/PISTILO

Inexactitud Total	1.17	32.96	1.44 (15.68%)	40.56	0.94 (14.71%)	26.48	3.55	
Inexactitud Femenina	1.17	32.96	1.44 (15.68%)	40.56	0.94 (14.71%)	26.48	3.55	8.2
Inexactitud Masculina	1.17	32.96	0.94 (14.71%)	26.48	1.44 (15.68%)	40.56	3.55	6.05

CV: Coeficiente de variación del rasgo evaluado.

EXACTITUD ADAPTATIVA REAL DE POLINIZACIÓN

AJUSTE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA FLOR CON LOS POLINIZADORES (ÁNGULO VERTICAL)

Los índices de inexactitud entre las especies de *Ipomoea* en relación a las especies de colibríes, mostraron diferencias significativas ($t=2.80$, $gl= 26$, $P= 0.009$) no así comparando los índices masculino y femenino para ambas especies de *Ipomoea*, los cuales no presentaron diferencia estadística (*I. hederifolia*: campo $t = -0.182$, $gl = 12$, $P = 0.858$; invernadero $t = 0.132$, $gl = 2$, $P= 0.907$; *I. quamoclit*: $t = 0.076$, $gl= 12$, $P = 0.941$) e igualmente entre los índices obtenidos en experimentos con plantas en campo y con plantas de invernadero para *I. hederifolia* ($t = 0.848$, $gl= 7$, $P = 0.424$). El patrón que se observa es que en *I. quamoclit* los índices de inexactitud son más bajos que en *I. hederifolia* (Tabla 8), lo cual coincide con los resultados del índice de inexactitud fundamental.

Respecto a las diferencias entre especies de colibríes, se pudo observar que la especie que presentó el índice más alto para *I. hederifolia* fue *Amazilia violiceps* (masculino 1062.67, femenino 1030.89), y respecto a *I. quamoclit*, tuvo uno de los valores más altos (667.02, 648.38). *A. rutila* fue la especie que presentó un menor índice de inexactitud para *I. hederifolia* e *I. quamoclit* en uno de los individuos capturados (Ind. 2=461.55, 455.99; 143.64, 139.13; respectivamente), mientras que

el otro colibrí de esta especie tuvo el índice más bajo sólo por encima de un individuo de *Cyananthus latirostris* (Ind. 1= 521.18, 502.12; 364.75, 362.03). Respecto a los individuos de *C. latirostris* hay variación en los índices mostrados por sus individuos, para ambas especies de *Ipomoea*. En *I. hederifolia*, los índices para estos colibríes van de 478.21 a 862.69 para la inexactitud masculina, mientras que para la femenina van de 473.23-849.85. Para *I. quamoclit* se tiene la misma situación: 291.89-793.15, 284.99-785.92, índices masculino y femenino respectivamente. En esta especie se puede observar que un mismo individuo puede presentar diferencias entre la exactitud con que contacta a las partes reproductivas de *Ipomoea*, presentando el índice de inexactitud más alto para una especie y el más bajo para la otra (Ind. 4= *I. hederifolia*: 862.69, 828.32, *I. quamoclit*: 291.89, 284.99). Las especies con las que se realizaron los experimentos con plantas de invernadero con *I. hederifolia* presentaron diferencias entre las especies, donde el único individuo capturado de *C. latirostris* tuvo los índices más altos (749.53, 725.74) y el único individuo de *Archilochus colubris* los más bajos (495.05, 471.4).

CARGA DE POLEN (ÁNGULO HORIZONTAL)

En estos índices no se pudo cuantificar la posición del estigma, pero dado los resultados anteriores, donde la desviación del óptimo (la distancia entre anteras y estigma) es mínima, se asumió dicha distancia igual a cero, por lo que estos resultados son en base solamente en la imprecisión masculina (Tabla 9). Estos índices resultaron no significativas entre las diferentes especies de *Ipomoea* ($t = -0.085$, $gl = 10$, $P = 0.934$) por lo que no se puede observar alguna tendencia distinguible como en los índices anteriores. Esto nos dice, por un lado, que en cuanto la colocación de la carga de polen sobre la cabeza de los colibríes es similar para ambas especies de *Ipomoea*, pese a sus diferencias en la exersión las anteras. Así también los índices entre especies de colibríes, no difieren notablemente en sus índices. Por otro lado, el que estos índices sean más pequeños que los índices desde el ángulo de perfil o vertical, está en función que no se está considerando la variación del rasgo óptimo (el estigma).

Tabla 8. Índices de inexactitud adaptativa real basado en el análisis de contacto de las anteras y el estigma sobre los colibríes.

Ipomoea hederifolia

CAMPO

INEXACTITUD MASCULINA

Imprecisión

Especies Colibríes	Desv. óptimo (X)	Desv. óptimo (Y)	Imprecisión			Variación de anteras dentro de flores (X)	Variación de anteras dentro de flores (Y)	Variación en el óptimo (X)	Variación en el óptimo (Y)	Covariación en el óptimo (XY)	Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
			Variación de posición media anteras entre flores (X)	Variación de posición media anteras entre flores (Y)	Covariación posición media anteras entre flores (XY)							
<i>Amazilia violiceps</i>	1.39	0.31	96.64	55.98	64.22	4.07	2.13	98.1	56.3	59.96	439.12	1062.67
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1)	1.84	0.69	33.55	34.81	27.66	4.27	1.05	35.69	38.38	30.65	208.6	521.18
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1 2)	0.54	0.21	28.78	31.29	21.68	5.03	1.14	39.17	35.29	26.69	189.84	461.55
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 1)	0.84	0.69	54.54	47.1	11.71	5.58	3.08	55.02	49.39	14.61	242.59	587.55
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 2)	0.48	0.33	36.72	68.55	46.53	4.77	1.67	35.42	76.14	45.95	316.59	779.52
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 3)	0.46	0.81	20.18	52.24	19.39	5.02	2.05	24.19	50.14	22.44	196.95	478.21
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 4)	1.72	1.15	33.7	87.91	47.97	4.75	1.37	33.74	85.16	44.27	341.75	862.69

INEXACTITUD FEMENINA

Imprecisión

Especies Colibríes	Desv. óptimo (X)	Desv. óptimo (Y)	Imprecisión			Variación de estigma dentro de flores (X)	Variación del estigma dentro de flores (Y)	Variación en el óptimo (X)	Variación en el óptimo (Y)	Covariación en el óptimo (XY)	Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
			Variación de posición media estigma entre flores (X)	Variación de posición media estigma entre flores (Y)	Covariación posición media estigma entre flores (XY)							
<i>Amazilia violiceps</i>	1.39	0.31	97.64	56.08	59.9	0.47	0.23	100.71	58.11	64.41	439.25	1030.89
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1)	1.84	0.69	35.48	38.19	30.63	0.21	0.19	37.82	35.86	28.39	209.32	502.12
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1 2)	0.54	0.21	38.93	35.06	26.69	0.25	0.23	33.81	32.44	22.78	190.94	455.99
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 1)	0.84	0.69	54.71	49.09	14.62	0.31	0.3	60.12	50.19	12.79	243.67	849.85
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 2)	0.48	0.33	35.12	75.88	45.94	0.29	0.26	41.49	70.22	47.68	317.72	767.34
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 3)	0.46	0.81	23.97	49.92	22.44	0.22	0.21	25.2	54.3	20.33	197.89	473.27
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 4)	1.72	1.15	33.49	84.91	44.27	0.25	0.25	38.45	89.28	49.53	343.3	828.32

INVERNADERO

INEXACTITUD MASCULINA

Especies Colibríes	Imprecisión											
	Desv. óptimo (X)	Desv. óptimo (Y)	Variación de posición media anteras entre flores (X)	Variación de posición media anteras entre flores (Y)	Covariación de posición media anteras entre flores (XY)	Variación de anteras dentro de flores (X)	Variación de anteras dentro de flores (Y)	Variación en el óptimo (X)	Variación en el óptimo (Y)	Covariación en el óptimo (XY)	Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
<i>Cyanthus latirostris</i>	1.49	0.77	46.85	74.77	19.74	2.89	1.29	51.68	74.29	16.47	290.26	749.53
<i>Archilochus colubris</i>	1.58	0.33	29.43	49.34	14.35	1.77	1.5	31.37	47.76	10.58	188.02	495.05

INEXACTITUD FEMENINA

Especies Colibríes	Imprecisión											
	Desv. óptimo (X)	Desv. óptimo (Y)	Variación de posición media estigma entre flores (X)	Variación de posición media estigma entre flores (Y)	Covariación de posición media estigma entre flores (XY)	Variación de estigma dentro de flores (X)	Variación del estigma dentro de flores (Y)	Variación en el óptimo (X)	Variación en el óptimo (Y)	Covariación en el óptimo (XY)	Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
<i>Cyanthus latirostris</i>	1.49	0.77	51.51	74.12	16.48	0.17	0.18	49.74	76.06	18.84	289.36	725.74
<i>Archilochus colubris</i>	1.58	0.33	31.2	47.59	10.58	0.17	0.17	31.19	50.85	13.92	187.59	471.4

Ipomoea quamoclit

CAMPO

INEXACTITUD MASCULINA

Especies Colibríes	Imprecisión											
	Desv. óptimo (X)	Desv. óptimo (Y)	Variación de posición media anteras entre flores (X)	Variación de posición media anteras entre flores (Y)	Covariación de posición media anteras entre flores (XY)	Variación de anteras dentro de flores (X)	Variación de anteras dentro de flores (Y)	Variación en el óptimo (X)	Variación en el óptimo (Y)	Covariación en el óptimo (XY)	Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
<i>Amazilia violiceps</i>	1.37	0.35	45.76	34.29	25.33	4.35	1.16	45.51	40.69	26.54	225.36	667.02
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1)	0.67	0.3	14.38	37.58	11.89	4.15	0.98	13.55	34.12	12.47	130.09	364.75
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1 2)	1.98	2E-04	9.16	6.38	3.13	3.93	1.19	11.09	7.4	3.18	47.44	143.64
<i>Cyanthus latirostris</i> (Ind. 1)	0.56	0.47	36.31	74.03	35.23	4.33	2.26	33.34	55.16	31.05	272.74	793.15
<i>Cyanthus latirostris</i> (Ind. 2)	0.27	0.31	17.61	37.99	14.98	3.61	2.56	16.64	44.68	15.07	153.72	435.02
<i>Cyanthus latirostris</i> (Ind. 3)	1.19	1.23	21.14	53.98	15.32	3.77	2.34	17.38	65.57	15.78	197.71	565.78
<i>Cyanthus latirostris</i> (Ind. 4)	1.64	0.41	15.68	19.18	10.71	3.4	1.58	18.72	18.84	11.08	101.26	291.89

INEXACTITUD FEMENINA	Imprecisión										Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
	Desv. óptimo (X)	Desv. óptimo (Y)	Variación de posición media estigma entre flores (X)	Variación de posición media estigma entre flores (Y)	Covariación de posición media estigma entre flores (XY)	Variación de estigma dentro de flores (X)	Variación del estigma dentro de flores (Y)	Variación en el óptimo (X)	Variación en el óptimo (Y)	Covariación en el óptimo (XY)		
<i>Amazilia violiceps</i>	1.37	0.35	45.29	40.42	26.52	0.23	0.27	50.11	35.45	25.24	225.26	648.38
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1)	0.67	0.3	13.33	33.89	12.45	0.22	0.23	18.53	38.56	12.68	130.87	362.03
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1 2)	1.98	2E-04	10.85	7.14	3.16	0.23	0.26	13.09	7.58	3.35	47.65	139.13
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 1)	0.56	0.47	33.04	54.86	31.03	0.29	0.29	40.64	76.29	36.41	273.91	785.92
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 2)	0.27	0.31	16.42	44.43	15.05	0.21	0.25	21.22	40.55	15.74	154.47	426.41
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 3)	1.19	1.23	17.13	65.3	15.75	0.25	0.27	24.9	56.32	16.03	198.39	551.31
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 4)	1.64	0.41	18.53	18.64	11.06	0.19	0.2	19.09	20.77	11.59	102.12	284.99

AJUSTE DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DE ATRACCIÓN DE LAS FLORES Y LOS RASGOS DE LOS COLIBRÍES

Los resultados de los índices, donde se relacionan los caracteres de atracción y eficiencia de las flores con los rasgos del pico de los colibríes, muestran notables diferencias (Figuras 8 y 9; Tabla 1, Anexo I). El patrón de los índices respecto a las diferentes características de las flores y los colibríes relacionados despliega diferentes sugerencias en cuanto a los rasgos relacionados, más no entre especies de *Ipomoea*. Primero hay que recordar que estos índices ahora están enfocados en rasgos diferentes, esto es, que tenemos los índices referidos a la perspectiva de la flor (inexactitud floral) y los que nos indican la perspectiva del polinizador (inexactitud del polinizador). Cuando se relacionó la longitud de la corola efectiva (tubo floral) con la longitud del culmen expuesto de los colibríes, se encontró, para ambos casos (inexactitud floral y del polinizador) que las especies con picos más largos tienen índices de inexactitud menores (esto es, mayor exactitud en esta relación). Cuando se tomó en cuenta la relación entre diámetro de la garganta de la corola con la anchura del pico, no se observa una clara tendencia. Y, respecto a la correspondencia entre este mismo carácter de la flor y la altura del pico de los colibríes, los índices de la inexactitud floral fueron muy variables, pero si se pudo encontrar cierto apego a que *A. rutila* registra los valores más pequeños, en comparación con las demás especies. Estadísticamente no hubo diferencias significativas entre los índices entre el ancho y el alto del culmen, respecto a la garganta del tubo floral.

Tabla 9. Índice de inexactitud adaptativa real basado en las cargas de polen sobre la cabeza de los colibríes.

INEXACTITUD MASCULINA									
<i>Ipomoea hederifolia</i>									
CAMPO									
ESPECIES COLIBRÍES	Imprecisión							Índice de Inexactitud total	Índice de Inexactitud estandarizado
	Desviación del óptimo (X)	Desviación del óptimo (Y)	Variación de posición media anteras entre flores (X)	Variación de posición media anteras entre flores (Y)	Covariación de posición media anteras entre flores (XY)	Variación de anteras dentro de flores (X)	Variación de anteras dentro de flores (Y)		
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1)	27.61	20.45	25.83	29.06	25.89	1.96	1.63	132.43	330.88
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.I 2)	24.57	15.2	25.81	10.46	-1.91	5.17	2.31	81.6	198.41
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 2)	24.79	18.65	19.19	32.11	12.99	2.89	1.31	111.95	275.65
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 3)	22.71	15.19	24.56	4.76	4.99	4.38	1.44	78.04	189.48
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 4)	15.66	12.97	52.25	5.59	0.77	7.29	3.34	97.87	247.06
INVERNADERO									
<i>Archilochus colubris</i>	16.95	14.19	13.62	21.3	16.45	7.18	2.74	92.43	243.36
<i>Ipomoea quamoclit</i>									
CAMPO									
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.1)	24.42	17.92	13.13	6.34	7.42	1.81	1.32	72.37	202.89
<i>Amazilia rutila</i> (Ind.I 2)	19.57	15.52	28.16	6.75	5.67	1.04	0.86	77.58	234.89
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 1)	19.27	14.31	8.54	3.22	3.38	2.19	2.24	53.16	154.58
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 2)	26.22	20.27	36.49	57.67	40.37	2.84	1.11	184.99	523.49
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 3)	24.78	16.51	3.38	10.67	4.77	2.1	0.98	63.21	180.88
<i>Cynanthus latirostris</i> (Ind. 4)	23.4	16.29	1.59	4.15	1.85	2.36	1.45	51.1	147.31

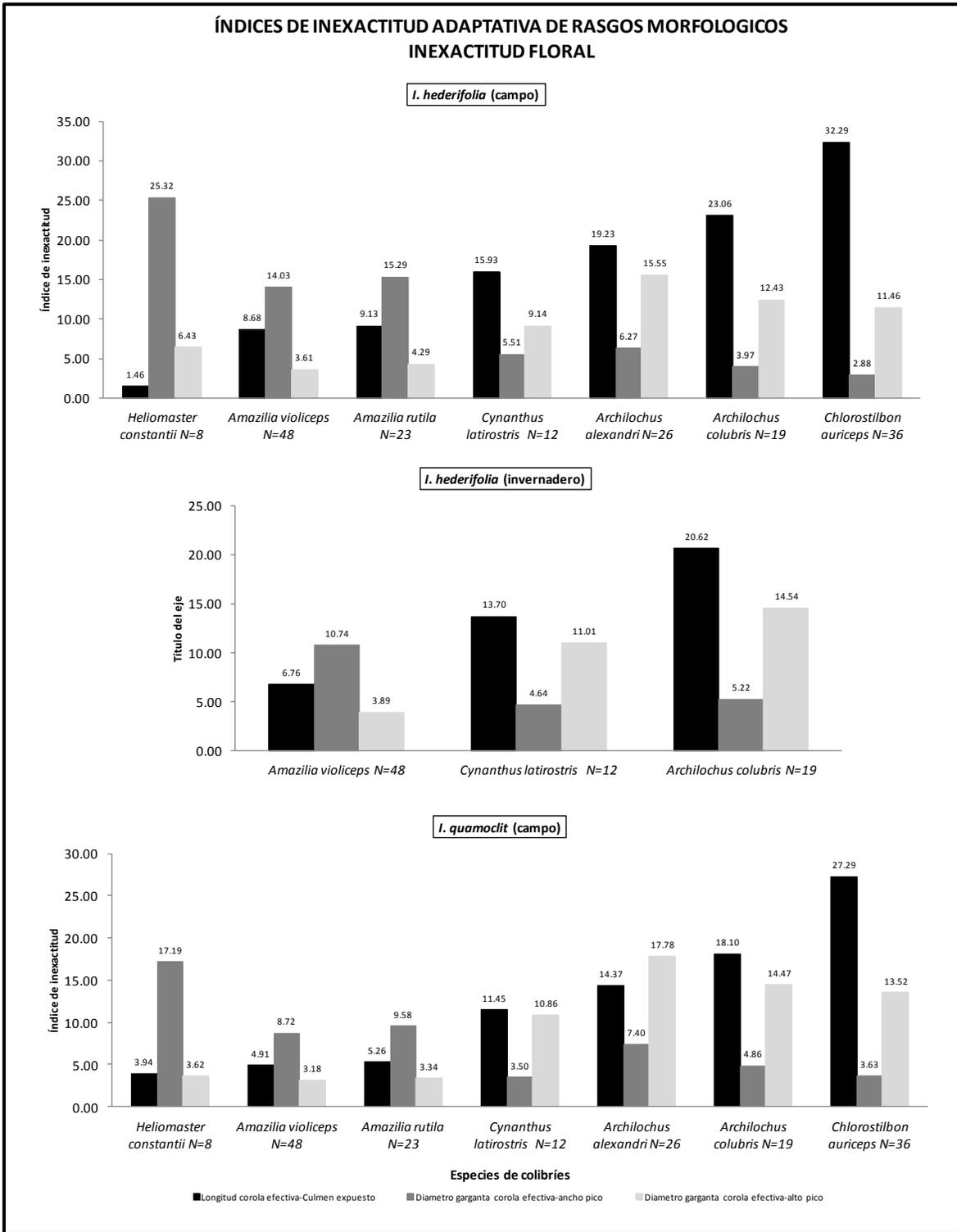


Figura 8. Representación gráfica de los índices de inexactitud floral, desde la perspectiva de la flor, considerando sus caracteres morfológicos de las mismas y los colibrís.

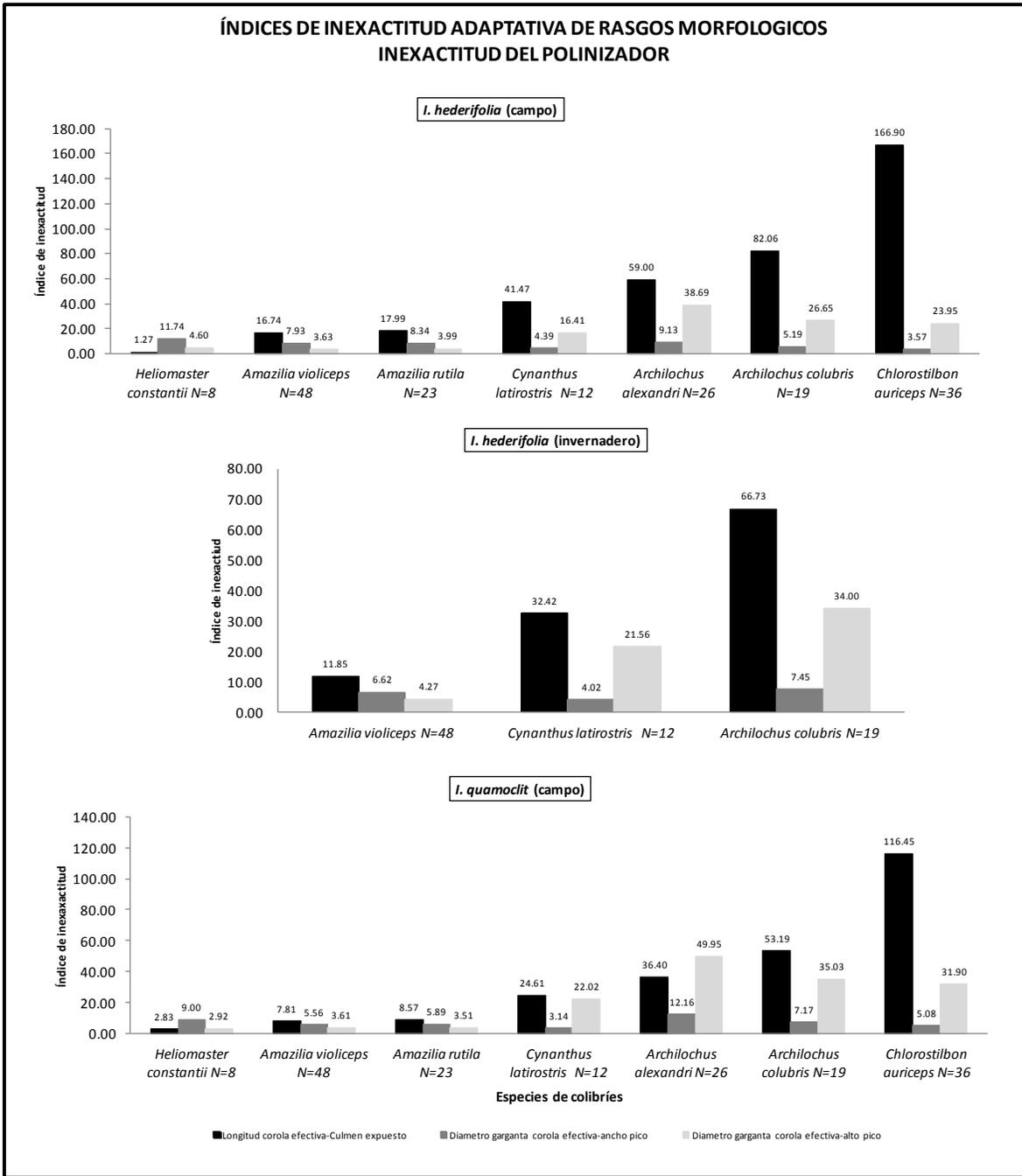


Figura 9. Representación gráfica de los índices de inexactitud del polinizador, desde la perspectiva de los colibríes, considerando sus caracteres morfológicos y los de las flores.

CARACTERES FENOTÍPICOS

Para *I. hederifolia* en base a los rasgos fenotípicos de las flores de esta especie, para que los colibríes contactaran las anteras, tomando en cuenta todos los individuos capturados sin distinguir entre especies, el análisis de devianza dio por resultado un efecto significativo para la longitud del pistilo y de los estambres, además de la longitud de la corola efectiva o tubo floral (Tabla 10). Para hacer contacto los colibríes con el estigma, los caracteres seleccionados fueron en primer lugar la longitud de los estambres y la longitud del pistilo. El análisis sobre el tubo floral mostró un efecto menos fuerte. Para esta misma especie, en los experimentos llevados a cabo con plantas de invernadero, tomando en cuenta todos los colibríes, para contactar las anteras por los colibríes, se seleccionó de la longitud de la corola y sobre el diámetro de la garganta de la corola. Para hacer contacto con el estigma sólo hubo un efecto significativo sobre la longitud de la corola total. Para *I. quamoclit*, para que los colibríes contactaran las partes reproductivas, tuvieron efecto los mismos caracteres, la longitud de la corola, seguida por el diámetro de la corola.

Tabla 10. Modelo lineal generalizado (Modelo binomial, función logística) de caracteres fenotípicos que tienen influencia en el contacto de los colibríes con los órganos reproductivos de la flor.

Caracteres fenotípicos	Contacto Anteras			Contacto Estigma		
	gl	χ^2	P	gl	χ^2	P
<i>I. hederifolia</i>						
CAMPO						
Longitud del pistilo	1	4.83	0.028	1	5.18	0.023
Longitud de estambres	1	5.17	0.023	1	8.02	0.005
Longitud de tubo floral	1	5.78	0.016	1	3.80	0.051
INVERNADERO						
Longitud de corola	1	9.86	0.002	1	10.89	0.0009
Diámetro garganta tubo floral	1	8.26	0.004	-	-	-
<i>I. quamoclit</i>						
CAMPO						
Longitud de corola	1	18.74	<0.05	1	24.69	<0.05
Diámetro de corola	1	6.09	0.014	1	4.59	0.032

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

Analizando el contacto de las partes reproductivas de las flores con cada especie de colibrí, se encontró que entre individuos de la misma especie no hubo diferencias significativas, más si las hubo entre especies (*I. hederifolia*: estambre: $gl=1$, $\chi^2=126.96$, $P<0.05$; pistilo: $gl=1$, $\chi^2=133.01$, $P<0.05$; *I. quamoclit*: estambres: $gl=1$, $\chi^2=80.74$, $P<0.05$; pistilo: $gl=1$, $\chi^2=133.01$, $P<0.05$) (excepto

en las especies de colibríes de los experimentos llevados a cabo en invernadero, donde no hubo diferencias) (Tabla 11). No se encontraron diferencias en la respuesta al contacto entre la longitud o la exersión de las partes reproductivas. Analizando el efecto de los caracteres fenotípicos por especie de colibrí, se encontró que en *I. hederifolia* sólo *A. rutila* mostró un efecto sobre el diámetro de la corola y la longitud del pistilo para contactar las anteras y el estigma. *A. violiceps* mostró selección sobre la longitud del pistilo para tocar las anteras. *C. latirostris* contactó en todas las visitas las anteras, no así para el contacto con el estigma, aunque no mostró alguna selección sobre algún caracter en especial. Para las plantas de invernadero, *A. colubris* mostró selección sobre el diámetro de la garganta del tubo floral para contactar las anteras, sin efecto sobre el estigma.

Para *I. quamoclit*, *A. violiceps* mostró un efecto sobre la longitud del pistilo en el contacto con las anteras, mientras que para hacer contacto con el estigma hubo selección en la longitud de la corola total. Para contactar las anteras y el estigma, en *A. rutila* hubo selección sobre la longitud de la corola total así como sobre la longitud del pistilo. *C. latirostris* no presentó alguna selección, y *H. constantii* no tocó las partes reproductivas en ninguna visita a las flores.

Tabla 11. Modelo lineal generalizado (Modelo binomial, función logística) de caracteres fenotípicos que tienen influencia en el contacto con los órganos reproductivos de la flor por especie de colibrí.

Caracteres fenotípicos		Contacto Anteras			Contacto Estigma		
		gl	χ^2	P	gl	χ^2	P
<i>I. hederifolia</i>							
CAMPO							
<i>Amazilia violiceps</i>	Longitud pistilo	1	6.95	0.008	-	-	-
<i>Amazilia rutila</i>	Diámetro corola	1	5.28	0.021	1	5.28	0.021
	Longitud pistilo	1	8.72	0.003	1	8.72	0.003
INVERNADERO							
<i>Archilochus colubris</i>	Garganta tubo floral	1	5.45	0.019	-	-	-
<i>I. quamoclit</i>							
CAMPO							
<i>Amazilia violiceps</i>	Longitud pistilo	1	4.73	0.029	-	-	-
<i>Amazilia rutila</i>	Longitud corola	-	-	-	1	7.03	0.008
	Longitud pistilo	1	5.18	0.023	1	6.09	0.014
<i>Amazilia rutila</i>	Longitud pistilo	1	7.19	0.007	1	8.37	0.004

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

EFICIENCIA DE POLINIZADORES

Para los experimentos donde se logro conservar la producción de frutos después de las visitas por los colibríes (Tabla 12), se encontró en cuanto al número de frutos por las visitas de los colibríes a las plantas de *I. hederifolia* en campo, que hubo diferencias significativas en el número de frutos obtenidos por especie de colibrí ($F_{2,112}= 16.897, P<0.001$), así como el número de frutos por flores por planta por especie de colibrí ($F_{1,92}=5.748, P=0.018$). En cuanto a la producción de semillas, hubo diferencias significativas entre los experimentos con las plantas de campo y de invernadero ($F_{1,118}= 7.178, P=0.008$), así como entre las especies de colibríes ($F_{2,118}= 16.947, P<0.001$), sin haber diferencias entre la producción de semillas por planta por especie de colibrí. En cuanto a las plantas de *I. hederifolia* e *I. quamoclit* no hubo diferencias en la producción de frutos, ni entre las especies de colibrí por especie de *Ipomoea*, pero sí en la producción de semillas entre especies de *Ipomoea* ($F_{1,127}= 61.541, P<0.001$). *A. violiceps* presenta la producción de semillas más alta por lo general para ambas especies de *Ipomoea* (*I. hederifolia*: campo 60%, invernadero 91.9%; *I. quamoclit*: campo 96.66%), solamente rebasado para *I. quamoclit* por un individuo de *C. latirostris* (100%), especie que muestra también una importante contribución a la producción de frutos y semillas de *Ipomoea* (*I. hederifolia*: campo 54.54%, invernadero 64.17%; *I. quamoclit*: campo 89.65%). El porcentaje de producción de semillas se observa es mayor para *I. quamoclit* que para *I. hederifolia*.

Tabla 12. Eficiencia de polinización por diferentes especies de colibríes para ambas especies de *Ipomoea*.

<i>Ipomoea hederifolia</i>			
Especies Colibríes			
CAMPO	No. Flores	No. Frutos	Producción de semillas (%)
<i>Amazilia violiceps</i>	25	15	60
<i>Cyananthus latirostris</i> (Ind.1)	22	12	54.54
INVERNADERO			
<i>Amazilia violiceps</i>	68	74	91.9
<i>Cyananthus latirostris</i>	43	67	64.17
<i>Archilochus colubris</i>	21	45	46.66
<i>Ipomoea quamoclit</i>			
CAMPO			
<i>Amazilia violiceps</i>	30	29	96.66
<i>Cyananthus latirostris</i> (Ind.0)	30	30	100
<i>Cyananthus latirostris</i> (Ind.1)	29	26	89.65

TRATAMIENTOS DE POLINIZACIÓN

Los resultados de los tratamientos de polinización que se llevaron a cabo en campo e invernadero de *Ipomoea* se presentan en la Tabla 13, donde se presenta de manera desglosada el índice de autocompatibilidad (IAC), el cual resultó ser muy alto para ambas especies vegetales (Machado & Sazima 1987; Rosas-Guerrero et al 2010; Chemás-Jaramillo & Bullock 2002).

Tabla 13. Índices de autocompatibilidad (AIC) para las especies de *Ipomoea* estudiadas.

	Autopolinización									Polinización cruzada						Índice de Autocompatibilidad IAC					
	Espontánea			Manual			Geitonogamia			Individuos misma población			Individuos diferente población								
<i>I. hederifolia</i>	N	F	p	N	F	p	N	F	p	N	F	p	N	F	p	E/ XI	E/ XP	M/XI	M/XP	G/ XI	G/ XP
CAMPO																					
Pob. Estación Biológica	36	30	0.83	30	27	0.9	32	29	0.91	32	24	0.75	-	-	-	1.11	-	1.2		1.21	-
INVERNADERO																					
Pob. Tecuán	29	28	0.96	27	24	0.89	29	29	1	44	41	0.93	10	10	1	1.04	0.96	0.95	0.89	1.07	1
Pob. Estación Biológica	25	24	0.96	29	27	0.93	28	28	1	32	31	0.97	25	22	0.88	0.99	1.09	0.96	1.06	1.03	1.14
2 poblaciones (Total)	54	52	0.96	56	51	0.91	57	57	1	76	72	0.95	35	32	0.91	1.02	1.05	0.96	0.99	1.06	1.09
<i>I. quamoclit</i>																					
CAMPO																					
Pob. Careyes	15	15	1	15	13	0.87	15	15	1	27	25	0.92	13	13	1	1.08	1	0.93	0.87	1.08	1
Pob. Tenacatita	16	16	1	17	17	1	11	11	1	10	10	1	13	12	0.92	1	1.08	1	1.08	1	1.08
2 poblaciones (Total)	31	31	1	32	30	0.94	26	26	1	37	35	0.94	26	25	0.96	1.06	1.04	0.99	0.97	1.06	1.04

N=número de flores tratadas, F= frutos obtenidos por flores tratadas, P=proporción de frutos obtenidos por flores tratadas. Pob.=población

IAC: E=polinización espontánea (autónoma), M=polinización manual, G=geitonogamia, XI=exocruzamiento entre individuos de la misma población, XP=exocruzamiento entre individuos de diferente población.

DISCUSIÓN

La observación y el estudio acerca del ajuste entre flores y polinizadores y su papel crítico para el nivel de eficacia en la polinización, comenzó con Darwin (1859, 1862). Este ajuste responde a la variación existente en la morfología de flores y polinizadores, lo cual puede influenciar el grado de exactitud adaptativa de las especies (Armbruster et al. 2009b), como se encontró en este trabajo. La exactitud fundamental fue mayor que la exactitud real en ambas especies de *Ipomoea*, lo cual plantea que cuando se consideran solamente los caracteres florales, el ajuste entre anteras y estigma es mayor que cuando se considera la interacción con el polinizador. Esto se puede deber a que cuando se integran los rasgos del polinizador y su comportamiento, la variación tiende a aumentar por las diferencias que se presentan entre las características de los polinizadores, y por tanto, disminuye la precisión en este ajuste. Tanto la exactitud fundamental como la exactitud real basada en el contacto con los órganos reproductivos con los polinizadores, fue menor en *I. hederifolia*. Esta diferencia se atribuye a las diferencias mostradas en el grado de exersión de éstos órganos en ambas especies de *Ipomoea*. La exactitud real basada en la morfología de las flores y los colibríes, presentó el mismo patrón anterior en ambas especies. Además, las diferencias en la exactitud real entre las especies de colibríes, se pueden asociar a su morfología y su comportamiento, lo cual influencia la forma de interactuar con las flores. Sin embargo, a pesar de tales diferencias, estas aves parecen cumplir un importante papel como polinizadores en ambas especies de *Ipomoea*, donde la tendencia a presentar una baja precisión en la colecta y deposición del polen, puede ser compensada con una alta optimización como aseguramiento de que el polinizador colecte y deposite polen en todas sus visitas.

En primer lugar, conocer la morfología de las especies que forman parte de esta interacción, es primordial para la interpretación de los resultados de la exactitud adaptativa (Armbruster et al. 2004; 2009b). Respecto a las especies de *Ipomoea* del presente estudio, ambas presentan un fenotipo floral ornitófilico, mostrando considerables diferencias en sus rasgos fenotípicos. *I. hederifolia* posee flores de un tamaño más grande y el tubo floral un poco curvo (lo cual asegura que al momento de hacer contacto con los colibríes toquen de manera infalible los órganos reproductivos). *I. quamoclit* presenta flores más pequeñas y su tubo floral es recto. Ambas especies tienen los estambres y el pistilo exertos, pero *I. hederifolia* presenta, aproximadamente, el doble de exersión respecto a la otra especie de *Ipomoea*. No obstante, *I. quamoclit* es visitada también por abejas y mariposas, pero probablemente los colibríes están siendo los polinizadores

más efectivos, ejerciendo una mayor presión de selección sobre sus caracteres florales. En cuanto a las especies de colibríes que se encuentran en Chamela, se hallaron notorias diferencias morfológicas, como es el tamaño del ave, la longitud y la amplitud del pico. Esta variación en los rasgos de los colibríes, influyen la diversidad de recursos florales que se pueden encontrar en un lugar determinado. Por ejemplo, Stiles (1975; 1981) encontró diferencias entre las flores de varias especies de *Heliconia* y las especies de colibríes que las visitaban, donde las flores con corolas largas y curvas, eran visitadas por colibríes con picos largos y curvos, mientras que flores cortas y rectas, eran visitadas por colibríes de pico corto y recto. La selección por parte de los polinizadores hacia la morfología de las flores que visita, puede promover la variación en los caracteres florales, permitiendo un ajustado acoplamiento entre las flores y los polinizadores.

Las flores polinizadas por colibríes, suelen exhibir un grupo de características que responden a facilitar la visita de estas aves y así mejorar el éxito de la polinización (Temeles 1996). No obstante, la variación existente en dichas características puede aumentar o disminuir el nivel de optimización y precisión en la relación flor-polinizador. Esto se pudo observar en el índice de inexactitud fundamental, donde se consideraron los caracteres florales reproductivos de *Ipomoea* solamente. *I. hederifolia* fue más inexacta que *I. quamoclit*, lo que se atribuyó principalmente a que presentó una mayor exersión de sus órganos reproductivos, provocando una mayor variación en las longitudes de los estambres y el pistilo. Esta variación aumentó considerablemente el grado de imprecisión en el ajuste entre anteras y estigma, lo cual tendría implicaciones sobre la colecta del polen y su deposición en el estigma. Este resultado, de alguna manera se demostró experimentalmente, mediante el análisis del grado de exactitud adaptativa real, basada en el contacto de los polinizadores con los órganos reproductivos de la flor (ángulo vertical). En este análisis se obtuvo un patrón similar, donde *I. hederifolia* presenta menor exactitud que *I. quamoclit*, por lo que el grado de exersión de los órganos reproductivos parece estar influenciando el grado de precisión en el contacto de anteras y estigma al momento de interactuar con sus polinizadores. Sin embargo, en ambas especies, la distancia que hay entre anteras y el estigma (distancia del óptimo u optimización) fue mínima, lo cual podría sugerir que, pese a las diferencias en el grado de precisión, hay una alta probabilidad de que el polen se deposite en el estigma de flores conoespecíficas en la mayoría de la visitas de sus polinizadores. Campbell (1989) encontró en *Ipomopsis aggregata*, que los órganos reproductivos exertos tuvieron más posibilidades de que los colibríes los contactaran y dispersaran el polen de manera más efectiva. Probablemente, en *I. hederifolia* podría haber una mayor selección hacia los órganos exertos,

ejercida por los colibríes, sacrificando el grado de precisión a cambio de más oportunidades de dispersar el polen. Mientras que, en *I. quamoclit*, tal vez se mantiene una exersión menor de sus órganos reproductivos, para que puedan contactarlos tanto los colibríes, como las abejas y mariposas que la visitan. Asimismo, estas diferencias en el nivel de exersión, pueden influenciar las posibilidades de obtener polen exocruzado sobre el estigma, evitando la autopolinización, donde se ha encontrado que las flores con estambres y pistilo poco exertos, tienden a depositar más polen de la misma flor en el estigma (Campbell 1989). Además, las flores de plantas crecidas bajo condiciones de invernadero de *I. hederifolia*, mostraron índices de inexactitud menores que las desarrolladas en campo, lo cual era de esperarse ya que se mantienen en un ambiente más homogéneo, por lo que la variación de los rasgos debe ser menor. Armbruster et al. (2009b) encontraron que había mayor precisión floral en poblaciones de *Dalechampia scandens* crecidas en condiciones de invernadero a diferencia de las poblaciones muestreadas en campo.

Además, los distintos rasgos fenotípicos de los colibríes, se pudieron ver reflejados en las diferencias en los índices de inexactitud real entre especies de colibríes. Un trabajo sobre la biología floral de *I. hederifolia* e *I. quamoclit* (Machado & Sazima 1987), encontró que ambas especies eran polinizadas eficientemente por colibríes del género *Amazilia*. En Chamela, se pueden encontrar dos especies de este género. *A. rutila* es una especie muy abundante en la zona, la cual mostró la mayor exactitud en el contacto con las partes reproductivas en ambas especies de *Ipomoea*. Además, resultó ser de las especies más ajustadas en su tamaño de pico respecto a la longitud del tubo de la corola de ambas especies de *Ipomoea*. Esto puede atribuirse a que este colibrí suele ser característico del bosque tropical seco y su vegetación secundaria correspondiente, sitio donde las especies de *Ipomoea* se encuentran regularmente ya que presentan las condiciones idóneas para su crecimiento. El nivel de exactitud que mostró este colibrí y en función de sus características, se podría sugerir una cierta adaptación local a estos recursos florales tan abundantes en la zona durante su época de floración. La otra especie del género *Amazilia* que podemos encontrar en Chamela es *A. violiceps*, siendo una especie poco frecuente en la zona, presentando una distribución más amplia en diferentes tipos de hábitats. Este colibrí mostró la mayor inexactitud en el contacto con las anteras y el estigma en ambas especies de *Ipomoea*, a pesar de que fue de las más ajustadas también en su longitud de pico en relación a la longitud del tubo floral de ambas especies de *Ipomoea*. Otra de las especies que se encuentra frecuentemente en Chamela es *C. latirostris*, donde los individuos capturados presentaron una inexactitud adaptativa variable, presentando índices intermedios entre las dos

especies de *Amazilia*. También *A. colubris* presentó una exactitud adaptativa similar a *C. latirostris*, siendo una especie que suele ser muy frecuente durante el invierno en el área de estudio. Las dos últimas especies de colibríes, presentaron índices de inexactitud más altos en su relación entre el tubo floral y el pico, dado que tienen un pico más pequeño, y hay una mayor distancia entre el tamaño de la flor y del pico del colibrí. Los resultados en esta correspondencia morfológica tienen sentido respecto a la coevolución de flores de tubos largos y polinizadores de lengua larga planteada por Darwin (1862). Sin embargo, en este estudio se encontró que *H. constantii*, la especie más grande y de pico más largo en Chamela, presentó la relación más exacta con la longitud del tubo de la corola de ambas especies de *Ipomoea*, pero raramente hizo contacto con las partes reproductivas de la flor al realizar experimentos para analizar su grado de exactitud. Aunque este colibrí se alimenta de flores de las mismas plantas que los demás especies, se ha encontrado que tiende a visitar plantas con flores más grandes y que presentan un alto volumen y concentración de néctar (Arizmendi & Ornelas 1990; Caballero-Martínez et al. 2012). Además, en el grado de exactitud del acoplamiento entre la amplitud de la garganta del tubo floral con la anchura del pico, *H. constantii* presentó la menor exactitud, mostrando una considerable diferencia con respecto al resto de las especies de colibríes. Algunos estudios han encontrado que la visita de los colibríes a las flores, varía por influencia de la amplitud del tubo floral (Temeles 1996; Campbell et al. 1996), además de descubrir que los colibríes removían una mayor cantidad de polen en la medida que la amplitud del tubo floral aumentaba (Campbell et al. 1996). Esto puede sugerir que la amplitud del tubo de la corola podría ser una restricción para que pueda insertar su pico en la flor, reflejado en su ineficiencia como polinizador de estas especies de *Ipomoea*. La amplitud del tubo floral parece ser un rasgo significativo que regula que flores pueden visitar los colibríes y que, además, puede influenciar el nivel de eficiencia en tales visitas. Asimismo, la especie con el pico más pequeño en Chamela, *C. auriceps*, presentó el índice más inexacto en la relación del tubo floral con su tamaño del pico. Aunque no se pudo obtener el grado de exactitud de esta especie respecto al contacto con los órganos reproductivos ya que no se pudo capturar, se han mostrado que polinizan las flores de *I. hederifolia* (obs. pers.). Esta especie tiende a restringirse a sitios conservados, por lo que no deben visitar estas plantas con frecuencia, dado que las especies de *Ipomoea* se encuentran comúnmente en sitios perturbados. Las diferentes especies de colibríes que comparten hábitats similares, suelen presentar diferente uso de los recursos, en base a su morfología y sus requerimientos energéticos. Asimismo, la correspondencia entre tamaño de corola y pico, no necesariamente debe ser equivalente a la eficiencia en la

polinización. Además, es importante considerar que la relación entre la longitud de la flor en relación con la del pico, podría influenciar el grado de inserción del pico en el tubo floral, repercutiendo en su contacto con las partes florales, como se observó en experimentos realizados con *Archilochus colubris* (Temeles 1996). Muchhala & Thomson (2009) encontraron que los murciélagos entraban más en las flores con tubos largos para alcanzar mejor el néctar, por lo que colectaban y depositaban más polen, a diferencia de las flores con tubos cortos. En los experimentos con los colibríes, se observó una situación similar respecto a la interacción con la flor, donde *C. latirostris* y *A. colubris*, especies con pico más pequeño, se adentraba más en la flor que los del género *Amazilia*, especialmente en *I. hederifolia*, que tiende a ser más grande que *I. quamoclit*. En esta relación corola-pico, una consideración importante que debe tomarse en cuenta, es la perspectiva tanto de la flor como del polinizador. Por ejemplo, para la flor, puede ser más conveniente que el polinizador tenga un pico más pequeño porque eso le va a garantizar que inserte su pico más profundamente en el tubo floral y, por tanto, tendrá más oportunidad de transportar mayor cantidad de polen. Desde la visión del colibrí, le será más ventajoso que el tamaño de la flor esté más ajustado a su pico, para obtener con más facilidad el néctar. Por esta razón, es que las flores deben maximizar su oportunidad de ser polinizadas, respondiendo a la selección ejercida por los diferentes rasgos fenotípicos que presentan sus polinizadores.

Además de los distintos rasgos morfológicos de las flores y de los colibríes, el grado de exactitud entre las especies de colibríes se puede ver influenciado en gran medida, por el comportamiento que presentan al momento de interactuar con la flor, puesto que puede tener un gran efecto sobre el grado de precisión al contacto con las flores (Campbell et al. 1994). En un estudio comparativo de la exactitud adaptativa de cuatro diferentes géneros de plantas, se encontró que la movilidad del polinizador tiene un gran efecto sobre la precisión, donde entre más inmóvil sea al contacto con la flor, más preciso será (Armbruster et al. 2009b). De acuerdo a esto, *A. rutila* y *A. violiceps*, mostraron poco movimiento durante la visita a la flor, la cual duraba más tiempo que *C. latirostris*, por lo regular visitándola sólo una vez. Este comportamiento se reflejó en una mayor precisión en *A. rutila* en el contacto con anteras y estigma, mientras que, aunque *A. violiceps* presentaba estrategias similares, no era tan consistente en su modo de visitar las flores. *C. latirostris* en ocasiones solía visitar la misma flor un par de veces donde variaba su contacto, además de presentar considerable movimiento al momento de cada visitar, lo cual provocó una notable variación en su grado de precisión. En los experimentos con las plantas de invernadero de *I. hederifolia*, *A. colubris* mostró ser más exacta en el contacto con las flores que el individuo

colectado de *C. latirostris*, en función de las diferencias de comportamiento probablemente, donde *A. colubris* presentó una conducta más uniforme al visitar las flores y por tanto aumento su precisión. Observaciones en campo demostraron que el modo de visitar las flores de estas especies era similar en cautiverio y en condiciones naturales. No se encontraron diferencias entre los índices de inexactitud real masculino y femenino en ambas especies de *Ipomoea*, lo cual indica que por lo regular los colibríes contactan ambas partes reproductivas al momento de interactuar con la flor. Esto puede señalar que generalmente estas aves son polinizadoras efectivas de estas plantas.

Los índices de inexactitud real resultantes del análisis de las cargas de polen (ángulo horizontal), no mostraron diferencias entre las especies de *Ipomoea*. Además, los índices entre las especies de colibríes fueron similares, pese a las diferencias en comportamiento discutidas anteriormente y, la duración de la visita de las aves, donde hay estudios que demuestran que esto puede afectar las cargas de polen (Temeles & Rankin 2000; Rengifo et al. 2006). Sin embargo, esto puede ser producto del plano en el que fueron tomadas las fotografías, donde sólo se puede observar la cabeza del colibrí desde la parte superior, sin tomar en cuenta si el polen también fue depositado en el costado de la cabeza o la garganta.

Las diferencias en la correspondencia morfológica entre las flores y los colibríes, se puede ver reflejado en la selección que ejercen los colibríes hacia determinados caracteres fenotípicos de *Ipomoea*, influyendo en su contacto con los órganos reproductivos. En los análisis de caracteres fenotípicos, considerando a todas las especies de colibríes juntas, hubo un efecto diferente entre las especies de *Ipomoea*. En *I. hederifolia*, hubo un efecto significativo sobre los caracteres de eficiencia, donde entre más largos eran los estambres y el pistilo, así como el tubo floral, más oportunidad había para que los colibríes contactaran las anteras y el estigma. Mientras que en *I. quamoclit*, hubo un efecto significativo sobre los caracteres de atracción, donde entre más larga o más ancha era la corola, aumentaba la probabilidad de que los colibríes tocaran los órganos reproductivos. Particularmente, *A. rutila* fue la principal especie donde se encontró un efecto sobre determinados rasgos de la flor para contactar los órganos reproductivos, como la longitud y diámetro de la corola, y la longitud del pistilo, para ambas especies de *Ipomoea*. Esto puede sugerir que este colibrí podría estar ejerciendo una presión de selección sobre algunos rasgos de estas plantas, considerando que es una especie característica del lugar donde se encuentran las especies de *Ipomoea*, y que se refleja en su buen acoplamiento morfológico con las flores y su

mayor nivel de precisión en la colecta de polen en las anteras y su deposición sobre los estigmas de las flores de estas plantas.

A pesar de las diferencias en el grado de exactitud entre la morfología de las flores y los colibríes, y en relación a la colecta y deposición del polen, este trabajo demuestra que la mayoría de las especies de colibríes de la región de Chamela, son polinizadores eficientes de las especies de *Ipomoea* estudiadas. Por lo regular, los colibríes siempre contactaron anteras y estigmas en todas sus visitas. Para las especies de las que se tiene producción de frutos como resultado de sus visitas, entre el 50 y el 100% de las flores produjeron frutos. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que estos resultados de eficiencia de polinización, pueden estar altamente afectados por el sistema de apareamiento de las especies de *Ipomoea* estudiadas, altamente autocompatibles, como ha sido registrado en otros trabajos (Machado & Sazima 1987; Chemás-Jaramillo & Bullock 2002; Rosas-Guerrero et al. 2011). Tanto *I. hederifolia* como *I. quamoclit*, presentaron una gran cercanía entre anteras y estigma, lo cual aumenta la posibilidad de la obtención de frutos por polinización autónoma. Pero, por otro lado, la exersión de los órganos reproductivos podría estar contribuyendo a que haya mayores oportunidades de exocruzamiento, donde el papel de los colibríes tendría un papel fundamental. Los sistemas de autocompatibilidad se asocian a una medida de aseguramiento reproductivo, relacionado al modo de vida de las plantas, como las herbáceas anuales, como *Ipomoea*. Además se vinculan con la presencia de los polinizadores, cuando están ausentes o son poco frecuentes, como es el caso de los colibríes. No obstante, esa baja frecuencia de visitas puede ser compensada con una alta eficiencia como polinizadores, lo cual parece ser el caso de los colibríes, donde por lo regular, suelen depositar el polen donde contactarán estigmas de flores conespecíficas y viceversa, lo cual asegura una polinización efectiva. En relación a esta efectividad como polinizadores, los colibríes suelen presentar distintos hábitos de forrajeo, los cuales pueden repercutir en el movimiento de polen entre las plantas que polinizan. Se dividen en dos grupos, los territoriales y no territoriales o ruteros. Los territoriales suelen establecer un área específica de gran cantidad de recursos florales, donde se mueven durante todo el día activamente, como *A. rutila*. Mientras que los ruteros, visitan grupos de flores dispersos, estableciendo rutas de explotación de recursos, como lo es *C. latirostris*. Estos hábitos pueden repercutir en la transferencia de polen; se ha encontrado que los colibríes territoriales tienden a incrementar la autopolinización, ya que se mueven en un espacio restringido, mientras que los ruteros aumentan la polinización cruzada al visitar flores a lo largo de amplias áreas de recursos florales (Stiles 1975).

El enfoque de la exactitud adaptativa de polinización es capaz de expresar cual especie de *Ipomoea* es más exacta en términos de los efectos reales de la polinización, donde cada especie enfrenta costos y beneficios. Además, puede señalar si hay una relación más exacta con alguna especie en particular de colibrí, lo cual puede permitir detectar posibles patrones de adaptación entre las especies. Este concepto integra todos los rasgos fenotípicos de la flor y el polinizador, involucrados en la polinización, mostrando una perspectiva particular de esta compleja interacción. Es interesante analizar de manera integral todas las características florales en relación con la de los polinizadores, donde encontramos que no solamente basta estudiar la correspondencia morfológica entre ambas partes, sino es importante considerar los efectos de esta relación sobre la eficiencia real en la polinización. Este trabajo investiga por primera vez, mediante experimentos empíricos, la exactitud adaptativa de la polinización en términos de la interacción entre la flor y el polinizador, contribuyendo a un enfoque más completo de las diferencias que pueden presentarse entre especies de plantas con diferente sistema de polinización, tomando en cuenta el comportamiento de sus polinizadores y el resultado que esto trae consigo sobre la transferencia de polen entre los individuos de una población de plantas. Es necesario en investigaciones futuras realizar más trabajos experimentales como este, para analizar la variación en la exactitud adaptativa respecto a los diferentes recursos florales y sus polinizadores. La elaboración de diseños experimentales para estos estudios es indispensable, para que los estudios puedan llevarse a cabo de manera más precisa y eficaz. Los colibríes suelen ser un buen sistema de estudio para este tipo de trabajos, ya que permiten observar con gran detalle la interacción y el contacto con la flor. Asimismo, sería interesante analizar de manera conjunta, el grado de precisión de las visitas de los colibríes y su aportación a la adecuación de las plantas entre las diferentes especies de colibríes, estudios que son muy contados o casi nulos. Trabajos comparativos de la exactitud adaptativa de polinización entre diferentes grupos funcionales de polinizadores y diferentes grupos vegetales, son necesarios para obtener una visión más amplia de la contribución y la relación de los diferentes grupos animales con las diversas especies de plantas, integrando un enfoque más funcional de las complejas relaciones de polinización.

CONCLUSIONES

El estudio de la polinización desde el enfoque de la exactitud adaptativa, permite un análisis más amplio de este complejo proceso.

La exactitud adaptativa de polinización va a estar influenciada irremediamente por los caracteres fenotípicos de las flores y de los polinizadores.

Las diferencias en los rasgos fenotípicos entre especies cercanas filogenéticamente, reflejadas en su exactitud adaptativa fundamental, pueden relacionarse a condiciones de desarrollo y ambientales.

La exactitud adaptativa fundamental suele ser mayor que la real, debido a que los rasgos morfológicos de los polinizadores, influyen en gran medida la imprecisión en este ajuste.

Las diferencias en el grado de exactitud adaptativa por los diferentes polinizadores, van a estar en función de sus características fenotípicas y su comportamiento.

El sistema de polinización de las especies puede no cumplir con las predicciones esperadas, ya que se puede presentar un balance entre las ventajas y desventajas de las flores a mostrar un mayor o menor ajuste con sus polinizadores, con el objetivo de maximizar su adecuación.

El estudio de la exactitud adaptativa de polinización nos permite analizar de manera más integral el acoplamiento morfológico de las flores y los polinizadores y la parte funcional de la polinización.

LITERATURA CITADA

- Arizmendi, M. C. & J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and Their Floral Resources in a Tropical Dry Forest in Mexico. *Biotropica*. 22 (2): 172-180.
- Armbruster, W. S., C. Pelabon, T. F. Hansen & C. P. H. Mulder. 2004. Floral integration, modularity, and accuracy: distinguishing complex adaptations from genetic constraints. Oxford University Press, Oxford. 23-49 pp.
- Armbruster, W. S., C. Pelabon, T. F. Hansen, & Bolstad, G. H. 2009a. Macroevolutionary patterns of pollination accuracy: a comparison of three genera. *New Phytologist*. 183: 600-617.
- Armbruster, W. S., T. F. Hansen, C. Pelabon, R. Perez-Barrales & J. Maad. 2009b. The adaptive accuracy of flowers: measurements and microevolutionary patterns. *Annals of Botany*. 103: 1529–1545.
- Armbruster, W. S., Y. B. Gong & S. Q. Huang. 2011. Are Pollination “Syndromes” Predictive? Asian *Dalechampia* Fit Neotropical Models. *The American Naturalist*. 178 (1): 135-143.
- Austin, D. F. & Z. Huaman. 1996. A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. *Taxon*. 45: 3–38.
- Austin, D. F. & R. S. Bianchini. 1998. Additions and corrections in American *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Taxon*. 47: 833–838.
- Barret, A. C. H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. Elsevier Science. 3 (9): 1360-1385.
- Brown, S. & A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*. 6: 1–32.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Archaeological Met. Geoph. Brod. Ser. B*. 36: 297–316.
- Bullock S. H., R. Ayala, I. Baker & H. G. Baker. 1987. Reproductive biology of the tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Madroño* 34: 304–314.
- Caballero-Martínez, L. A., L. I. Aguilera-Gómez, I. V. Rivas-Manzano, C. J. Aguilar-Ortigoza & V. Lamus-Molina. 2012. Biología floral y polinización de *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. (Convolvulaceae) en Ixtapan del Oro, Estado de México (México). *Anales de Biología*. 34: 63-74.
- Campbell, D. R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution*. 43: 318-334.

- Campbell D. R., N. M. Waser & M. V. Price. 1994. Indirect selection of stigma position in *Ipomopsis aggregata* via a genetically correlated trait. *Evolution*. 48: 55–68.
- Campbell, D. R., N. M. Waser & Price, M. V. 1996. Mechanisms of Hummingbird-Mediated Selection for Flower width in *Ipomopsis aggregate*. *Ecology*. 77 (5): 1463-1472.
- Carranza, E. 2007. Familia Convolvulaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 151. 159 pp.
- Carranza, E. 2008. Diversidad del Género *Ipomoea* L. (Convolvulaceae) en el Estado de Michoacán, México. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XXIII. 66 pp.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987. Inbreeding Depression and its Evolutionary Consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 237-268.
- Chemás-Jaramillo, A. 1995. Biología floral y polinización de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 92 pp.
- Chemas Jaramillo, A. & S. H. Bullock. 2002. Sistema reproductivo de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae). En: Felipe A. Noguera, Jorge H. Vega Rivera, Alfonso N. García Aldrete, Mauricio Quesada Avendaño, Editores. "Historia Natural de Chamela.". Universidad Nacional Autónoma de México. 137-142 pp.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. Murray, Londres. 56 pp.
- Darwin C. 1862. The various contrivances by which orchids are fertilized by insects, 1st & 2nd editions. London: Murray. 360 pp.
- Faegri K. & van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford.
- Feinsinger, P. K. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs*. 46: 257- 291.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudas & 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. 2007. Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *International Journal of Plant Sciences*. 168 (2): 215–228.

- Fleming, T. M. & N. Muchhala. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*. 35: 764-780.
- Galetto, L., A. Fioni & A. Calviño. 2002. Éxito reproductivo y calidad de frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*. 40: 25-32.
- García-Oliva, F., A. Camou & J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Felipe A. Noguera, Jorge H. Vega Rivera, Alfonso N. García Aldrete, Mauricio Quesada Avendaño, Editores. "Historia Natural de Chamela.". Universidad Nacional Autónoma de México. 3-10 pp.
- Grant V. & K. A. Grant. 1965. Flower pollination in the phlox family. Columbia Univ. Press, New York.
- Hansen, T. F., A. J. R. Carter & C. Pélabon. 2006. On Adaptive Accuracy and Precision in Natural Populations. *The American Naturalist*. 168: 168-181.
- Howell, S.N.G. & S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford, UK. 851 pp.
- Howell, S.N.G. 2003. Hummingbirds of North America: The Photographic Guide. Princeton University Press. USA. 272 pp.
- Johnsgard, P. A. 1993. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., EUA.; cit. por Abad-Ibarra, C., M. F. Navarro-Abad & A. G. Navarro Sigüenza. 2008. El colibrí picolargo (*Heliomaster constantii*) en el Distrito Federal, México. *Huitzil, Revista de Ornitología Mexicana*. 9: 4-5.
- Johnson, S. D. & K. E. Steiner. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*. 51(1): 45-53.
- Lemus-Jiménez, L. J. & N. Ramírez. 2005. Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*. 53 (3-4): 415-430.
- Lloyd D. G. & D. J. Schoen. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*. 153: 358-369.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay Region. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*. 148: 1-60.
- Machado, I. C. S. & M. Sazima. 1987. Estudo comparativo da biología floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. 47(3): 425-436.

- Martén-Rodríguez S., A. Almarales-Castro & C.B. Fenster. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology*. 97: 348–359.
- McDonald, A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. 62: 65–82.
- Muchhala, N. 2007. Adaptive trade-off in floral morphology mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist*. 169: 494–504.
- Muchhala, N. & J.D. Thomson. 2009. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat–flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society*. 276: 2147-2152.
- Rengifo, C., L. Cornejo & I. Akirov. 2006. One size fits all: corolla compression in *Aphelandra runcinata* (Acanthaceae), an adaptation to short-billed hummingbirds. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 613–619.
- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada M., W. S. Armbruster, R. Perez-Barrales & S. D. Smith. 2011. Influence of Pollination Specialization and Breeding System on Floral Integration and Phenotypic Variation in *Ipomoea*. *Evolution. International Journal of Organic Evolution*. 65: 350-364.
- Sibley, D. A. 2000. *The Sibley Guide to Birds*. National Audubon Society. New York. 544 pp.
- Smith, S. D., R. E. Millery, S. P. Ottoz, R. G. FitzJohn & M. D. Rausher. 2010. The Effects of Flower Color Transitions on Diversification Rates in Morning Glories (*Ipomoea* subg. *Quamoelit*, Convolvulaceae). In: Long M, ed. *Darwin's heritage today: Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference*. Beijing, China: Higher Education Press. 202–226 pp.
- Sobrero, M. T., Fioretti, M. N., Chaila, S., Avila, O. B. y Ochoa & M. C. 2003. Factores que influyen sobre la germinación de *Ipomoea nil* (L.) Roth. *Agro Sur*. 31: 60-68.
- Sprengel CK. 1793. *Das Entdeckte Geheimniss der Natur Im Bau und in der Befruchtung der Blumen* (Reprinted 1972). New York, USA: Weldon & Wesley.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, 1: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 307-326.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*. 56: 285-301.

- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 68: 323-351.
- Temeles, E. J. 1996. A new dimension to hummingbird - flower relationships. *Oecología*. 105: 517-523.
- Temeles, E. J. & A. G. Rankin. 2000. Effect of the lower lip of *Monarda didyma* on pollen removal by hummingbirds. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1164–1168.
- Trejo I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 94 (2): 133-142.
- Tripp, E. A. & Manos, P. S. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution*. 62-7: 1712–1737.
- Waser N. M., Chittka L., Price M.V., Williams N. M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*. 77: 1043-1060.

ANEXO I

Tabla 1. Índices de inexactitud real con los caracteres morfológicos de las flores y los colibríes.

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Imprecisión / CV	% Inexactitud total	Variación en el óptimo / CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud total	Índice de inexactitud estandarizado
<i>Ipomoea hederifolia</i>								
CAMPO								
<i>Heliomaster constantii</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	4.80	35.47	6.36 (8.28)	46.99	2.37 (0.05)	17.54	13.53	1.46
Inexactitud del colibrí	4.80	35.47	2.37 (0.05)	17.54	6.36 (8.28)	46.99	13.53	1.27
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	2.13	86.59	0.11 (10.53)	4.38	0.22 (0.10)	9.03	2.46	25.32
Inexactitud del colibrí	2.13	86.59	0.22 (0.10)	9.03	0.11 (10.53)	4.38	2.46	11.74
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.33	52.01	0.11 (10.53)	17.24	0.19 (0.12)	30.74	0.63	6.43
Inexactitud del colibrí	0.33	52.01	0.19 (0.12)	30.74	0.11 (10.53)	17.24	0.63	4.60
<i>Amazilia violiceps*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	72.58	90.09	6.36 (8.28)	7.89	1.63 (0.06)	2.02	80.57	8.68
Inexactitud del colibrí	72.58	90.09	1.63 (0.06)	2.02	6.36 (8.28)	7.89	80.57	16.74
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	1.06	77.79	0.11 (10.53)	7.90	0.20 (0.11)	14.31	1.37	14.03
Inexactitud del colibrí	1.06	77.79	0.20 (0.11)	14.31	0.11 (10.53)	7.90	1.37	7.93
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.00	0.02	0.11 (10.53)	30.73	0.24 (0.16)	69.25	0.35	3.61
Inexactitud del colibrí	0.00	0.02	0.24 (0.16)	69.25	0.11 (10.53)	30.73	0.35	3.63
<i>Amazilia rutila*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	76.81	90.71	6.36 (8.28)	7.51	1.51 (0.06)	1.78	84.68	9.13
Inexactitud del colibrí	76.81	90.71	1.51 (0.06)	1.78	6.36 (8.28)	7.51	84.68	17.99
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	1.22	82.15	0.11 (10.53)	7.25	0.16 (0.09)	10.60	1.49	15.29
Inexactitud del colibrí	1.22	82.15	0.16 (0.09)	10.60	0.11 (10.53)	7.25	1.49	8.34

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Imprecisión / CV	% Inexactitud total	Variación en el óptimo / CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud total	Índice de inexactitud estandarizado
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.01	3.14	0.11 (10.53)	25.88	0.30 (0.17)	70.98	0.42	4.29
Inexactitud del colibrí	0.01	3.14	0.30 (0.17)	70.98	0.11 (10.53)	25.88	0.42	3.99
<i>Cynanthus latirostris*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	134.14	90.79	6.36 (8.28)	4.30	7.24 (0.14)	4.90	147.74	15.93
Inexactitud del colibrí	134.14	90.79	7.24 (0.14)	4.90	6.36 (8.28)	4.30	147.74	41.47
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.14	26.63	0.11 (10.53)	20.11	0.29 (0.15)	53.26	0.54	5.51
Inexactitud del colibrí	0.14	26.63	0.29 (0.15)	53.26	0.11 (10.53)	20.11	0.54	4.39
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.63	70.55	0.11 (10.53)	12.14	0.15 (0.17)	17.31	0.89	9.14
Inexactitud del colibrí	0.63	70.55	0.15 (0.17)	17.31	0.11 (10.53)	12.14	0.89	16.41
<i>Archilochus colubris</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	204.85	95.77	6.36 (8.28)	2.97	2.69 (0.10)	1.26	213.90	23.06
Inexactitud del colibrí	204.85	95.77	2.69 (0.10)	1.26	6.36 (8.28)	2.97	213.90	82.06
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.15	39.74	0.11 (10.53)	27.97	0.12 (0.13)	32.29	0.39	3.97
Inexactitud del colibrí	0.15	39.74	0.12 (0.13)	32.29	0.11 (10.53)	27.97	0.39	5.19
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.98	80.86	0.11 (10.53)	8.92	0.12 (0.16)	10.21	1.21	12.43
Inexactitud del colibrí	0.98	80.86	0.12 (0.16)	10.21	0.11 (10.53)	8.92	1.21	26.65
<i>Archilochus alexandri</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	170.80	95.74	6.36 (8.28)	3.56	1.24 (0.06)	0.69	178.39	19.23
Inexactitud del colibrí	170.80	95.74	1.24 (0.06)	0.69	6.36 (8.28)	3.56	178.39	59.00
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.29	46.77	0.11 (10.53)	17.69	0.22 (0.18)	35.54	0.61	6.27
Inexactitud del colibrí	0.29	46.77	0.22 (0.18)	35.54	0.11 (10.53)	17.69	0.61	9.13
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	1.30	86.14	0.11 (10.53)	7.13	0.10 (0.16)	6.73	1.51	15.55
Inexactitud del colibrí	1.30	86.14	0.10 (0.16)	6.73	0.11 (10.53)	7.13	1.51	38.69

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Imprecisión / CV	% Inexactitud total	Variación en el óptimo / CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud total	Índice de inexactitud estandarizado
<i>Chlorostilbon auriceps</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	291.07	97.17	6.36 (8.28)	2.12	2.11 (0.11)	0.71	299.55	32.29
Inexactitud del colibrí	291.07	97.17	2.11 (0.11)	0.71	6.36 (8.28)	2.12	299.55	166.90
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.10	35.84	0.11 (10.53)	38.49	0.07 (0.09)	25.67	0.28	2.88
Inexactitud del colibrí	0.10	35.84	0.07 (0.9)	25.67	0.11 (10.53)	38.49	0.28	3.57
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.93	83.00	0.11 (10.53)	9.68	0.08 (0.13)	7.32	1.11	11.46
Inexactitud del colibrí	0.93	83.00	0.08 (0.13)	7.32	0.11 (10.53)	9.68	1.11	23.95
<u>INVERNADERO</u>								
<i>Amazilia violiceps*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	50.46	88.49	4.93 (7.65)	8.65	1.63 (0.06)	2.85	57.02	6.76
Inexactitud del colibrí	50.46	88.49	1.63 (0.06)	2.85	4.93 (7.65)	8.65	57.02	11.85
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.80	69.82	0.15 (11.84)	13.05	0.20 (0.11)	17.13	1.14	10.74
Inexactitud del colibrí	0.80	69.82	0.20 (0.11)	17.13	0.15 (11.84)	13.05	1.14	6.62
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.02	5.18	0.15 (11.84)	35.99	0.24 (0.16)	58.83	0.41	3.89
Inexactitud del colibrí	0.02	5.18	0.24 (0.16)	58.83	0.15 (11.84)	35.99	0.41	4.27
<i>Cyanthus latirostris*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	103.35	89.46	4.93 (7.65)	4.27	7.24 (0.14)	6.27	115.53	13.70
Inexactitud del colibrí	103.35	89.46	7.24 (0.14)	6.27	4.93 (7.65)	4.27	115.53	32.42
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.06	11.67	0.15 (11.84)	30.23	0.29 (0.15)	58.09	0.49	4.64
Inexactitud del colibrí	0.06	11.67	0.29 (0.15)	58.09	0.15 (11.84)	30.23	0.49	4.02
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.87	74.09	0.15 (11.84)	12.73	0.15 (0.17)	13.17	1.17	11.01
Inexactitud del colibrí	0.87	74.09	0.15 (0.17)	13.17	0.15 (11.84)	12.73	1.17	21.56

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Imprecisión / CV	% Inexactitud total	Variación en el óptimo / CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud total	Índice de inexactitud estandarizado
<i>Archilochus colubris*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	166.32	95.62	4.93 (7.65)	2.84	2.69 (0.10)	1.55	173.95	20.62
Inexactitud del colibrí	166.32	95.62	2.69 (0.10)	1.55	4.93 (7.65)	2.84	173.95	66.73
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.28	50.68	0.15 (11.84)	26.84	0.12 (0.13)	22.48	0.55	5.22
Inexactitud del colibrí	0.28	50.68	0.12 (0.13)	22.48	0.15 (11.84)	26.84	0.55	7.45
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	1.27	82.36	0.15 (11.84)	9.64	0.12 (0.16)	8.00	1.54	14.54
Inexactitud del colibrí	1.27	82.36	0.12 (0.16)	8.00	0.15 (11.84)	9.64	1.54	34.00
<i>Ipomoea quamoclit</i>								
<u>CAMPO</u>								
<i>Helimaster constantii</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	24.74	82.04	3.04 (6.30)	10.09	2.37 (0.05)	7.87	30.16	3.94
Inexactitud del colibrí	24.74	82.04	2.37 (0.05)	7.87	3.04 (6.30)	10.09	30.16	2.83
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	1.60	84.80	0.06 (7.67)	3.42	0.22 (0.10)	11.78	1.89	17.19
Inexactitud del colibrí	1.60	84.80	0.22 (0.10)	11.78	0.06 (7.67)	3.42	1.89	9.00
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.14	35.42	0.06 (7.67)	16.25	0.19 (0.12)	48.33	0.40	3.62
Inexactitud del colibrí	0.14	35.42	0.19 (0.12)	48.33	0.06 (7.67)	16.25	0.40	2.92
<i>Amazilia violiceps*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	32.90	87.58	3.04 (6.30)	8.10	1.63 (0.06)	4.33	37.57	4.91
Inexactitud del colibrí	32.90	87.58	1.63 (0.06)	4.33	3.04 (6.30)	8.10	37.57	7.81
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.70	72.86	0.06 (7.67)	6.75	0.20 (0.11)	20.39	0.96	8.72
Inexactitud del colibrí	0.70	72.86	0.20 (0.11)	20.39	0.06 (7.67)	6.75	0.96	5.56
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.04	11.81	0.06 (7.67)	18.53	0.24 (0.16)	69.66	0.35	3.18
Inexactitud del colibrí	0.04	11.81	0.24 (0.16)	69.66	0.06 (7.67)	18.53	0.35	3.61

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Imprecisión / CV	% Inexactitud total	Variación en el óptimo / CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud total	Índice de inexactitud estandarizado
<i>Amazilia rutila*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	35.77	88.71	3.04 (6.30)	7.54	1.51 (0.06)	3.75	40.32	5.26
Inexactitud del colibrí	35.77	88.71	1.51 (0.06)	3.75	3.04 (6.30)	7.54	40.32	8.57
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.83	78.85	0.06 (7.67)	6.15	0.16 (0.09)	15.00	1.05	9.58
Inexactitud del colibrí	0.83	78.85	0.16 (0.09)	15.00	0.06 (7.67)	6.15	1.05	5.89
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.01	1.77	0.06 (7.67)	17.61	0.30 (0.17)	80.62	0.37	3.34
Inexactitud del colibrí	0.01	1.77	0.30 (0.17)	80.62	0.06 (7.67)	17.61	0.37	3.51
<i>Cyananthus latirostris*</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	77.41	88.27	3.04 (6.30)	3.47	7.24 (0.14)	8.26	87.70	11.45
Inexactitud del colibrí	77.41	88.27	7.24 (0.14)	8.26	3.04 (6.30)	3.47	87.70	24.61
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.03	8.72	0.06 (7.67)	16.84	0.29 (0.15)	74.43	0.38	3.50
Inexactitud del colibrí	0.03	8.72	0.29 (0.15)	74.43	0.06 (7.67)	16.84	0.38	3.14
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	0.97	81.68	0.06 (7.67)	5.42	0.15 (0.17)	12.90	1.19	10.86
Inexactitud del colibrí	0.97	81.68	0.15 (0.17)	12.90	0.06 (7.67)	5.42	1.19	22.02
<i>Archilochus colubris</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	132.92	95.87	3.04 (6.30)	2.19	2.69 (0.10)	1.94	138.65	18.10
Inexactitud del colibrí	132.92	95.87	2.69 (0.10)	1.94	3.04 (6.30)	2.19	138.65	53.19
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.34	64.51	0.06 (7.67)	12.13	0.12 (0.13)	23.36	0.53	4.86
Inexactitud del colibrí	0.34	64.51	0.12 (0.13)	23.36	0.06 (7.67)	12.13	0.53	7.17
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	1.40	88.16	0.06 (7.67)	4.07	0.12 (0.16)	7.77	1.59	14.47
Inexactitud del colibrí	1.40	88.16	0.12 (0.16)	7.77	0.06 (7.67)	4.07	1.59	35.03

	Desviación del óptimo	% Inexactitud total	Imprecisión / CV	% Inexactitud total	Variación en el óptimo / CV	% Inexactitud total	Índice de Inexactitud total	Índice de inexactitud estandarizado
<i>Archilochus alexandri</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	105.79	96.11	3.04 (6.30)	2.76	1.24 (0.06)	1.12	110.07	14.37
Inexactitud del colibrí	105.79	96.11	1.24 (0.06)	1.12	3.04 (6.30)	2.76	110.07	36.40
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.53	65.38	0.06 (7.67)	7.96	0.22 (0.18)	26.66	0.81	7.40
Inexactitud del colibrí	0.53	65.38	0.22 (0.18)	26.66	0.06 (7.67)	7.96	0.81	12.16
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	1.79	91.48	0.06 (7.67)	3.31	0.10 (0.16)	5.21	1.95	17.78
Inexactitud del colibrí	1.79	91.48	0.10 (0.16)	5.21	0.06 (7.67)	3.31	1.95	49.95
<i>Chlorostilbon auriceps</i>								
Corola efectiva (tubo floral) - Culmen expuesto								
Inexactitud de la flor	203.85	97.53	3.04 (6.30)	1.46	2.11 (0.11)	1.01	209.00	27.29
Inexactitud del colibrí	203.85	97.53	2.11 (0.11)	1.01	3.04 (6.30)	1.46	209.00	116.45
Garganta tubo floral - Anchura culmen								
Inexactitud de la flor	0.26	65.73	0.06 (7.67)	16.22	0.07 (0.09)	18.05	0.40	3.63
Inexactitud del colibrí	0.26	65.73	0.07 (0.09)	18.05	0.06 (7.67)	16.22	0.40	5.08
Garganta tubo floral - Altura culmen								
Inexactitud de la flor	1.34	90.15	0.06 (7.67)	4.36	0.08 (0.13)	5.49	1.48	13.52
Inexactitud del colibrí	1.34	90.15	0.08 (0.13)	5.49	0.06 (7.67)	4.36	1.48	31.90

*Especies que se capturaron y con las que se realizaron los experimentos de exactitud adaptativa real respecto al contacto con las partes reproductivas de la flor con el colibrí.