

ÉXITO REPRODUCTIVO Y CALIDAD DE LOS FRUTOS EN POBLACIONES DEL EXTREMO SUR DE LA DISTRIBUCIÓN DE *IPOMOEA PURPUREA* (CONVOLVULACEAE)

LEONARDO GALETTO¹, ALEJANDRO FIONI & ANA CALVIÑO

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina. E-mail: leo@imbiv.unc.edu.ar

ABSTRACT: Galetto, L., Fioni, A. & Calviño, A. 2002. Reproductive success and fruit quality of *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) populations at the species southern distribution limit. *Darwiniana* 40(1-4): 25-32.

The fruit and seed production of *I. purpurea* were estimated with respect to different pollination treatments (autonomous self-, hand self-, and hand cross-pollination treatments) during two reproductive seasons. Seed mass, fruit mass, and seed number per fruit were measured for each fruit and compared between treatments and seasons to evaluate fruit quality. The results obtained for Argentinean populations confirm that this species is self-compatible and capable of producing fruits by autonomous selfing. Reproductive success of naturally pollinated plants was high (> 50%). A ripened fruit weights 0.1 g and contains 4-6 seeds which represent ca. 60% of the total fruit mass. Fruit and seed traits were not significantly different between pollination treatments and between years. In addition, fruits and seeds produced by natural pollination were compared between different flower color morphs. No significant differences were detected, with the exception of one morph (pink flowers) which produced fruits with a slight lower number of seeds than the fruits of the other morphs (white or purple flowers). The main flower visitors were different species of Hymenoptera, which can be considered as pollinators. Other flower visitors were recorded but they do not seem to make a significant contribution to transfer pollen.

Key words: Autogamy, Flower color morphs, Hymenoptera, *Bombus*, *Ipomoea*, Convolvulaceae.

RESUMEN: Galetto, L., Fioni, A. & Calviño, A. 2002. Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana* 40(1-4): 25-32.

Se evaluó la producción de frutos y semillas en *Ipomoea purpurea* en relación con diferentes tratamientos de polinización (autopolinización espontánea, autopolinización manual y polinización cruzada), durante dos temporadas reproductivas. La masa de los frutos, de las semillas y el número de semillas por fruto, se compararon entre tratamientos y entre años, a fin de detectar diferencias en la calidad de los frutos. Los resultados para las poblaciones estudiadas en el centro de Argentina confirman que se trata de una especie autocompatible y con la capacidad de producir frutos por autogamia espontánea. Los valores de éxito reproductivo mediados por polinización natural fueron altos (> 50%). Un fruto maduro pesa 0,1 g y contiene 4-6 semillas; la masa del total de semillas producidas por un fruto representa alrededor del 60% de la masa total del fruto. Los caracteres de los frutos y las semillas no presentaron diferencias significativas entre años o tratamientos. Asimismo, se compararon los frutos provenientes de polinización natural entre los individuos con distinto color de flor. En general, tampoco se encontraron diferencias significativas. Sólo los frutos provenientes de flores rosa presentaron un número significativamente menor de semillas que los frutos de los otros morfotipos florales (blanco o púrpura). El grupo principal de visitantes florales fue el de los Himenópteros, que pueden ser considerados polinizadores. Se registraron otros grupos de visitantes florales que no tendrían un papel preponderante en la transferencia de polen.

Palabras clave: Autogamia, Polimorfismo en el color de flor, Hymenoptera, *Bombus*, *Ipomoea*, Convolvulaceae.

¹ Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET

INTRODUCCIÓN

La familia Convolvulaceae comprende a unas 1650 especies, principalmente trepadoras de regiones cálidas de todo el mundo (Mabberley, 1987). *Ipomoea* L., su género más numeroso, abarca unas 600 - 700 especies, la mitad de las cuales habitan el continente americano (Austin & Huáman, 1996). En Argentina crecen espontáneamente alrededor de 50 especies (O'Donnell, 1959; Austin & Huáman, 1996), entre ellas *I. purpurea* (L.) Roth. Se trata de una especie anual, voluble, cultivada por sus vistosas flores en regiones tropicales y templadas, es principalmente xenógama (Stucky, 1985) y, a veces, se comporta como una maleza (Marzocca, 1957; Petetin & Molinari, 1982). Esta especie es polimórfica para el color de flor, aunque todas las flores de un individuo presentan el mismo color. A través de detalladas investigaciones desde el punto de vista genético realizadas en poblaciones norteamericanas, se pudo establecer la naturaleza del polimorfismo para el color de flor que caracteriza a *I. purpurea* (Ennos & Clegg, 1983; Brown & Clegg, 1984; Epperson & Clegg, 1988; Rausher & Fry, 1993). Distintas especies de abejorros del género *Bombus* pueden discriminar entre los diferentes fenotipos florales de esta especie (Schoen & Clegg, 1985; Epperson & Clegg, 1987) cuando visitan las flores en busca de néctar (Fioni et al., 1998).

El conocimiento del sistema reproductivo en las plantas es sumamente importante, tanto para lograr el entendimiento de las relaciones ecológicas en comunidades naturales como para analizar el flujo génico y el mantenimiento de la variabilidad genética dentro de una población (Devall & Thien, 1992). El tipo de sistema reproductivo que presenta una especie condiciona, en alguna medida, la producción de frutos y semillas. En relación con lo anterior y para muchas plantas con flores, la producción de frutos y semillas depende de la eficacia con que los animales transportan el polen de una flor a otra y/o de un individuo a otro. Por otro lado, la expresión de los genes que regulan el sistema reproductivo de las plantas puede ser influenciada por las condiciones ambientales (Stephenson et al., 2000 y bibliografía allí citada). Por estas razones resulta interesante comparar resultados dentro del rango de distribución de una especie, a fin de analizar la expresión de los caracteres reproductivos.

El objetivo general de este estudio es documentar el sistema de compatibilidad y el éxito repro-

ductivo de *I. purpurea* en poblaciones del extremo sur de su distribución. Los objetivos específicos son los siguientes: (a) caracterizar el sistema de compatibilidad, (b) determinar si existen diferencias en el número y características de los frutos y semillas producidos mediante distintos tratamientos de polinización, (c) medir la eficiencia reproductiva en individuos que presentan distinto color de flor (blanco, púrpura o rosa), y (d) registrar los visitantes florales y su comportamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material estudiado corresponde aproximadamente a unos 200 individuos de *I. purpurea*. Los individuos pertenecen a distintas poblaciones ruderales de los Dptos. Capital (Argüello, S 31° 17' y O 64° 17'), Santa María (Los Aromos, S 31° 43' y O 64° 26') y Tercero Arriba (Oliva, S 32° 04' y O 63° 34'), de la provincia de Córdoba. Los ejemplares de herbario se encuentran depositados en el Museo Botánico de Córdoba (CORD; Leonardo Galetto 671, 673, 674, 725, 726). Los individuos se eligieron e identificaron de acuerdo al color de flor que presentaban, siempre entre los fenotipos de colores puros (blanco, púrpura y rosa). El número mínimo fue de tres individuos para un determinado color de flor en cada población elegida. La identificación de los individuos es compleja ya que se trata de plantas trepadoras que comúnmente crecen entremezcladas. Entonces, en cada parche de plantas se realizó un determinado tratamiento de polinización a un máximo de tres flores, cada una con distinto color. De esta manera, se aseguró que cada fruto recolectado en cada tratamiento proviniera de individuos distintos. Siempre que fue posible, se aplicaron simultáneamente todos los tratamientos de polinización para los tres colores de flor. Los datos se obtuvieron durante la estación reproductiva comprendida entre Diciembre y Julio de 1996 para las tres poblaciones mencionadas y durante una segunda estación reproductiva (Enero-Junio de 2000) para la población de Los Aromos.

Para documentar el sistema de compatibilidad y comparar las características de frutos y semillas producidas se realizaron los siguientes tratamientos: 1) autogamia manual, polinización manual con polen de la misma flor o de otras flores del mismo individuo en flores aisladas con tul; 2) autogamia espontánea, flores aisladas con tul sin manipular; 3) polinización cruzada, polinización manual con polen

proveniente de otros individuos en flores aisladas con tul, 4) polinización natural, se etiquetaron más de 200 flores que se dejaron expuestas a los polinizadores. Además, durante la temporada 2000, se probó la ocurrencia de apomixis en 45 flores. Se eligieron pimpollos a punto de abrir donde se cortaron las anteras antes de producirse su dehiscencia y posteriormente, al producirse la apertura de la flor, se cortó el estigma.

En todos los tratamientos las flores fueron etiquetadas y cubiertas con tul hasta el día siguiente. Para evaluar la calidad de los frutos maduros provenientes de los tratamientos de polinización, se determinó la masa de cada fruto, número y masa de las semillas por fruto, y capacidad de germinación de las mismas. Las semillas se sembraron en cajas de Petri, sobre una fina capa de algodón cubierta por papel de filtro, fueron regadas con agua destilada y mantenidas a temperatura ambiente y luz natural. Luego de 7 días y a fin de evaluar posibles diferencias entre los tratamientos de polinización realizados, se registró el número de semillas germinadas. Esta variable se calculó sólo para los frutos de la temporada 2000. De acuerdo a lo sugerido por Dafni (1992) se estimó para cada uno de los tratamientos el éxito reproductivo [(número de frutos obtenidos / número de flores tratadas) x (número promedio de semillas obtenidas por fruto / número promedio de óvulos por flor)]. El número promedio de óvulos por flor se determinó en 12 flores, contando todos los óvulos presentes en cada ovario, utilizando una lupa estereoscópica Zeiss (40x). La receptividad del estigma durante la antesis fue evaluada con la prueba de benzidina (Galen & Plowright, 1987), considerándose positiva cuando el estigma se tiñó de azul.

Para dilucidar el papel de los visitantes florales en la reproducción de la planta, se hicieron observaciones durante toda la floración a fin de registrar los animales visitantes y su comportamiento en las flores. Los registros se realizaron abarcando toda la antesis, es decir desde el amanecer hasta la tarde del mismo día. Los periodos de observación fueron de 15 a 60 minutos. El tiempo total de observación fue de 17 horas y 15 minutos. No se cuantificaron las visitas a las flores, sino que se estableció una frecuencia cualitativa para los distintos visitantes florales. Los datos se documentaron con fotografías o bien coleccionando los insectos a fin de poder identificarlos.

Para el análisis de datos se utilizó el paquete estadístico SPSS (versión 10.0, 1999). La normalidad

de los datos se estimó mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, mientras que la homogeneidad de varianza se analizó por intermedio de la prueba de Levene. Se realizó análisis factorial de la varianza con las distintas variables consideradas a fin de evaluar las diferencias entre tratamientos de polinización y entre años. Se utilizó MANOVA para comparar las variables obtenidas (a partir de frutos provenientes de polinización natural) en conjunto entre los distintos morfotipos florales (colores de flor: blanco, púrpura y rosa). Las diferencias significativas entre los tratamientos se evaluaron por la prueba *a posteriori* de Bonferroni (Sokal & Rohlf, 1995).

El número de frutos obtenido se comparó entre tratamientos y años en una tabla de contingencia mediante la prueba Chi-cuadrado para dos muestras independientes. Finalmente, para comparar el número de frutos obtenidos por autogamia espontánea durante el año 1996 en relación con la frecuencia observada en los otros tratamientos, se utilizó la prueba Chi-cuadrado para una muestra (Siegel, 1983).

RESULTADOS

Fenología reproductiva y características de la flor

La floración se inició a principios del verano, extendiéndose hasta las primeras heladas del otoño (mayo). En cada una de las poblaciones estudiadas se encontraron individuos con flores de color blanco, púrpura o rosa. Si bien no se hicieron censos para determinar la distribución de frecuencias de los individuos con cada uno de los colores de flores, las plantas con flores púrpura fueron las más comunes, y las con flores blancas las más raras. Las flores son erectas, presentan ovario trilobular, estigma tripitado y cinco estambres de distinta longitud soldados a la corola. El número promedio de óvulos por flor fue de $6,1 \pm 1,2$ ($n = 12$ flores). La altura de las anteras es inferior a la del estigma en el estado de botón floral, mientras que en el momento de la apertura de la flor se observan anteras ubicadas a la misma y/o a mayor altura que el estigma en una misma flor. La apertura de los pimpollos se produce al amanecer (6-7 h); en ese momento las anteras están abiertas y el estigma es receptivo. El tiempo de vida de las flores es de aproximadamente 10 horas. El marchitamiento de las flores, que determina el fin de la antesis, depende de la intensidad

Tabla 1.- Número de frutos producidos y éxito reproductivo en *Ipomoea purpurea* de acuerdo a los tratamientos de polinización realizados durante dos temporadas.

Tratamiento de polinización	n° de frutos obtenidos / n° de flores tratadas (% de fructificación)		éxito reproductivo	
	1996	2000	1996	2000
natural	162/239 (68%)	28/30 (93%)	0,50	0,63
cruzada	66/112 (59%)	26/30 (87%)	0,38	0,55
autopolinización manual	52/84 (62%)	28/31 (90%)	0,40	0,68

de la radiación solar: si ésta es intensa, generalmente ocurre entre las 15-17 horas, y si las flores abrieron en un día nublado el marchitamiento ocurre entre las 18-19 horas. La corola puede desprenderse rápidamente después de la antesis o mantenerse marchita y seca mientras se desarrolla el fruto. Éste, cuando maduro, es una cápsula dehiscente con semillas negras subtetraédricas. El tiempo de maduración de los frutos es de 50-60 días.

Sistema reproductivo, fructificación y calidad de los frutos

Los resultados de los cruzamientos controlados indican que las poblaciones estudiadas de esta especie son autocompatibles (Tabla 1). No se obtuvo ningún fruto en el tratamiento de apomixis. Debe destacarse que esta especie es capaz reproducirse aún en ausencia total de polinizadores, ya que se obtuvieron semillas a partir del tratamiento de autopolinización espontánea (Tabla 1). El número de frutos producidos no resultó significativamente diferente entre los distintos tratamientos de polinización -autopolinización manual, cruzada y natural- ni entre años -1996 y 2000- (Tabla 1; $X^2 =$

0,16; $P > 0,9$). Si bien se observa que durante la temporada 2000 los valores de fructificación resultaron más altos que los obtenidos durante el año 1996, las diferencias no alcanzaron a ser significativas. Asimismo, cuando se incluye el número de frutos obtenidos por autopolinización espontánea en la comparación entre tratamientos de polinización para la temporada 1996, las diferencias encontradas tampoco resultaron ser estadísticamente significativas (Tabla 1; $X^2 = 2,32$; $P > 0,5$). A partir de estos resultados queda de manifiesto que los valores de éxito reproductivo fueron comparables entre los tratamientos de polinización y entre años, aunque los valores resultaron más altos durante la temporada 2000 (Tabla 1).

En la Tabla 2 se presentan los datos para los frutos y semillas producidos por cada uno de los tratamientos de polinización durante dos temporadas. Se observa que, en general, los datos son comparables tanto entre tratamientos como entre años. Aunque el rango de semillas por fruto fue amplio (1-7), la mayoría de los frutos (ca. 70 %) desarrollaron de 4 a 6 semillas. En general, las semillas representan la mitad de la masa total del fruto (Tabla 2). No se encontraron diferencias sig-

Tabla 2.- Características de los frutos de *Ipomoea purpurea* en relación con los distintos tratamientos de polinización realizados durante dos temporadas. Los datos muestran la media $\pm$ d. e. Abreviaturas: n, número de frutos analizados (1996 y 2000 respectivamente); sd, sin datos.

tratamientos de polinización	masa por fruto (g)		masa semillas por fruto (g)		nro. semillas por fruto		nro. semillas germinadas por fruto
	1996	2000	1996	2000	1996	2000	2000
natural (n= 107 y 28)	0,12 $\pm$ 0,05	0,11 $\pm$ 0,04	0,07 $\pm$ 0,05	0,07 $\pm$ 0,04	4,5 $\pm$ 1,6	4,1 $\pm$ 1,5	1,3 $\pm$ 1,2
cruzada (n= 46 y 24)	0,11 $\pm$ 0,06	0,10 $\pm$ 0,06	0,06 $\pm$ 0,04	0,07 $\pm$ 0,05	3,9 $\pm$ 1,7	3,9 $\pm$ 2,1	1,8 $\pm$ 2,2
auto manual (n= 30 y 28)	0,09 $\pm$ 0,04	0,12 $\pm$ 0,05	0,04 $\pm$ 0,03	0,08 $\pm$ 0,04	3,9 $\pm$ 1,3	4,6 $\pm$ 1,8	1,4 $\pm$ 1,9
auto espontánea (n= 46)	0,11 $\pm$ 0,04	sd	0,06 $\pm$ 0,03	sd	4,7 $\pm$ 1,3	sd	sd

Tabla 3.- Análisis de la varianza para evaluar los efectos entre tratamientos de polinización (natural, cruzada y autopolinización manual) y entre años (1996 y 2000) sobre las características de frutos y semillas producidos en *Ipomoea purpurea*.

fuente de variación	masa del fruto (g)			masa semillas por fruto (g)			nro. de semillas por fruto		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
modelo	6	1,57	0,15	6	2,23	0,04	6	1,89	0,08
tratamiento (A)	3	0,60	0,61	3	0,68	0,57	3	2,44	0,07
año (B)	1	0,42	0,52	1	6,42	0,01	1	0,31	0,58
AxB	2	3,17	0,04	2	2,98	0,05	2	1,92	0,15
Error	295			295			295		

nificativas entre tratamientos de polinización ni entre años para las variables consideradas, excepto en el caso de la masa de las semillas, que difirió entre las dos temporadas de muestreo (Tabla 3). Las semillas producidas durante el año 2000 fueron en general más pesadas que las producidas durante el año 1996 (Tabla 2).

Por otro lado, las mismas variables fueron analizadas a fin de evaluar posibles diferencias en la producción natural de frutos entre los individuos con distinto color de flor. El MANOVA mostró diferencias significativas entre los morfotipos florales [Criterio de Pillai (i.e., efecto conjunto de las varianzas) = 0,35; $F=7,26$; $P<0,001$]. El análisis de cada variable muestra que esas diferencias principalmente se deben al número de semillas por fruto (Tabla 4). En particular, el número de semillas presentes en los frutos originados a partir de flores color rosa resultó significativamente menor al de los otros dos morfotipos (Tabla 4). Asimismo, la masa de las semillas por fruto fue mayor en los frutos originados de flores púrpura, aunque las diferencias resultaron ser sólo marginalmente significativas (Tabla 4).

Visitantes florales

Bombus opifex Sm. (Fig. 1 A-B) y *Bombus morio* Swed (Hymenoptera, Apidae, Fig. 1 C) fueron los

visitantes más asiduos de las flores de *I. purpurea*. Los insectos se posan sobre los lóbulos corolinos, caminan hacia la entrada del tubo de la corola y, finalmente, se introducen hasta la base del mismo para poder extraer el néctar (Fig. 1 A-C). En general, visitan varias flores antes de volar hacia otra planta. En general, los abejorros toman contacto con el polen con la parte ventral de su cuerpo y sus patas (Fig. 1 A-C), tanto al entrar como al salir del tubo corolino; sin embargo, también es posible observar granos de polen sobre su cabeza (Fig. 2 A). La transferencia del polen puede ocurrir entre flores o dentro de la misma flor, dada la cercanía de las piezas fértiles.

Otros visitantes florales que se observaron dentro del tubo corolino y que ocasionalmente realizaron transferencia de polen, fueron otros himenópteros (*Thygater* sp. y *Centris* sp., Anthophoridae; *Megachile* sp., Megachilidae; *Anglochloropsis* sp., Halictidae, Halictinae, Anglochlorini), coleópteros (*Astylus atromaculatus* Blanch, Dasytidae; *Diabrotica speciosa* Germ., Chrysomelidae), dípteros (*Gonia* sp., Tachinidae) y hormigas (*Camponotus* sp., *Crematogaster* sp., *Pseudomyrmex* sp.).

Xylocopa ordinaria Smith (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae, Xylocopini; Fig. 1 D) es un ladrón habitual de néctar; se aproxima a las

Tabla 4.- Análisis de la varianza realizado para evaluar las características de los frutos producidos por polinización natural, considerando los tres colores de flor predominantes en *Ipomoea purpurea*. Los datos muestran la media $\pm$ d. e. Abreviatura: n = número de frutos. Los supraíndices indican el resultado de la prueba *a posteriori*.

color de flor	masa por fruto (g)	masa semillas por fruto (g)	nro. de semillas por fruto
púrpura (n = 35)	0,13 $\pm$ 0,05	0,08 $\pm$ 0,05	5,11 $\pm$ 1,16 ^a
rosa (n = 28)	0,11 $\pm$ 0,07	0,06 $\pm$ 0,06	3,07 $\pm$ 1,72 ^b
blanco (n = 44)	0,11 $\pm$ 0,05	0,06 $\pm$ 0,04	4,80 $\pm$ 1,30 ^a
Estadístico	F[2,104] = 2,23 P = 0,11	F[2,104] = 2,93 P = 0,07	F[2,104] = 19,35 P < 0,0001

flores posándose sobre la parte superior de la flor o directamente sobre el tubo corolino, luego camina por la parte externa del mismo hasta su base y perfora la corola a la altura del nectario para obtener la recompensa. Esta especie no tiene participación alguna en la transferencia del polen.

DISCUSIÓN

Existen antecedentes sobre el sistema de compatibilidad en especies de Convolvulaceae, en particular dentro de *Ipomoea*. Las especies autoincompatibles presentan un mecanismo genético esporofítico y homomórfico que controla la incompatibilidad (por ejemplo, Martin, 1970; Devall & Thien, 1992; Westwood et al., 1997). Sin embargo, la mayoría de las especies de *Ipomoea* estudiadas (ca. 60%) son autocompatibles (Martin, 1970 y bibliografía citada allí; Sobrevila et al., 1989; Murcia, 1990). Las plantas que habitan estados sucesionales tempranos o que son colonizadoras de ambientes modificados, son usualmente especies anuales y autógamas (Dvall & Thien, 1992 y bibliografía allí citada). Estas características se ajustan a los datos obtenidos para varias especies de *Ipomoea*, independientemente de los distintos grupos de polinizadores que las visitan (Ennos, 1981; Stucky, 1985; Sobreira-Machado & Sazima, 1987; Sobrevila et al., 1989; Murcia, 1990; Devall & Thien, 1992). La capacidad de producir semillas por autopolinización sería un carácter ventajoso para aquellas especies que crecen en ambientes disturbados, en particular cuando los polinizadores son escasos (por ejemplo, Stebbins, 1957). Sin embargo, cuando se evalúan las ventajas de este carácter para la planta deben también considerarse los efectos de la depresión por endogamia y los factores relacionados a la dispersión del polen (Stephenson et al., 2000). En un estudio reciente sobre *I. purpurea*, donde se consideró el éxito reproductivo para los componentes femenino y masculino de la flor, se encontró que la depresión por endogamia no es el mecanismo principal que contribuye a contra-balancear la transmisión ventajosa de la autopolinización (Chang & Rausher, 1999). Es decir, *I. purpurea* tiene la capacidad de reproducirse por autogamia, pero aun no están claros los mecanismos que impiden que éste sea su único modo de reproducción.

La mayoría de las poblaciones de *I. purpurea* son polimórficas para el color de la corola, carácter que es determinado por al menos cuatro genes no liga-

dos entre sí. Un locus determina el color (púrpura es dominante y rosa recesivo), mientras que los otros determinan la intensidad y extensión de la pigmentación; es decir, las flores blancas serán las que tengan recesivo uno de éstos últimos loci (Ennos, 1981; Ennos & Clegg, 1983; Epperson & Clegg, 1988). Se ha intentado explicar su ocurrencia considerando un efecto de selección por parte de los polinizadores (Brown & Clegg, 1984; Epperson & Clegg, 1987) y por parte de los herbívoros (Simms & Bucher, 1996). Sin embargo y después de numerosos experimentos, aún no se ha encontrado evidencia suficiente para explicar las distintas frecuencias de cada color de flor dentro de una población (Simms & Bucher, 1996 y referencias citadas allí).

Las diferencias encontradas en la calidad de los frutos producidos por polinización natural entre los distintos morfotipos florales de *I. purpurea*, resultan particularmente interesantes cuando se las considera en relación a los numerosos antecedentes que existen sobre la herencia de este carácter y el papel de los polinizadores en la transferencia del polen. El color de flor ha sido considerado como uno de los factores que puede influenciar el comportamiento de los polinizadores. Los estudios realizados sobre la respuesta de éstos a diferencias en el color de las flores muestran resultados contradictorios. Algunos de ellos concluyen que la discriminación de colores por los polinizadores es de gran importancia evolutiva, mientras que otros han mostrado que el color de las flores es sólo un factor entre muchos otros y que su importancia es relativa (Elam & Linhart, 1988 y referencias citadas allí; Smithson & Macnair, 1997). En particular, se han realizado estudios experimentales con abejorros, ofreciéndoles flores de distinto color, con variaciones en la frecuencia relativa de cada fenotipo y la cantidad de recompensa por flor. Los abejorros prefieren el fenotipo más común ante una misma cantidad de recompensa por flor, pero eligen los fenotipos raros cuando no encuentran néctar en las flores más comunes (Smithson & Macnair, 1997).

Los datos disponibles para *I. purpurea* estarían apoyando estas ideas. Por un lado, las poblaciones de *I. purpurea* del hemisferio norte son asiduamente visitadas por especies de abejorros (Brown & Clegg, 1984; Stucky, 1984; Epperson & Clegg, 1987; Rausher & Fry, 1993), en coincidencia con el grupo de visitantes más frecuente (*Bombus*) observado para las poblaciones de Argentina. Además, se

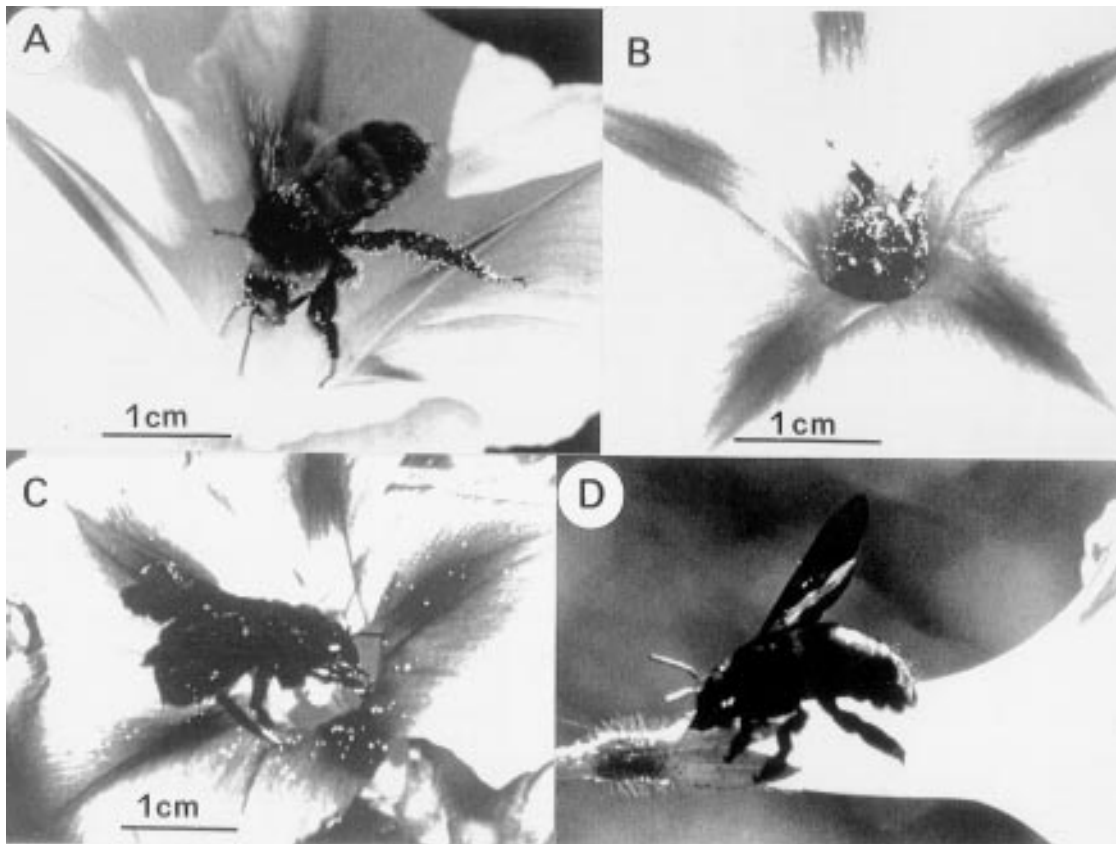


Fig. 1.- Visitantes florales de *Ipomoea purpurea*. A-B: *Bombus opifex*, aproximándose a una flor y tomando néctar respectivamente; nótese los granos de polen distribuidos por distintas partes del cuerpo de los abejorros. C: *Bombus morio* aproximándose a una flor. D: *Xylocopa ordinaria* robando néctar. La barra de C vale también para D.

observó que los abejorros discriminaron entre los fenotipos florales mostrando preferencia por las flores púrpura (Brown & Clegg, 1984) en poblaciones donde predomina este color. Sin embargo, en poblaciones donde los fenotipos estaban balanceados (Schoen & Clegg, 1985) no se vio tal tendencia. Por otro lado, los polinizadores no elegirían los distintos morfotipos evaluando la cantidad de la recompensa ofrecida ya que los fenotipos florales de *I. purpurea* producen una cantidad similar de recompensa por flor (Fioni, 1997). Otro aspecto que debería considerarse cuando se explican las diferencias en la producción de semillas entre los frutos originados por polinización natural, es la depresión por exogamia (Waser, 1993). Esta particularidad reproductiva podría estar también influenciando la producción natural de frutos en *I. purpurea*, donde los polinizadores jugarían un papel fundamental. A través de la gran cantidad de estudios realizados se evidencia la complejidad de

las interacciones ecológicas que afectan la reproducción de *I. purpurea*, los numerosos factores ambientales, fisiológicos y ecológicos que se conjugan y la importancia de evaluarlos al momento de intentar comprender la ecología reproductiva de una planta.

AGRADECIMIENTOS

A Claudio Sosa (Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba) por la identificación de los insectos, a C. Torres, C. Eynard, L. Ashworth, a revisores anónimos y al Comité Editorial por las valiosas sugerencias sobre versiones anteriores de este manuscrito, a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, al Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Provincia de Córdoba, a la Agencia Córdoba Ciencia Sociedad del Estado (ACC) y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba, por su financiamiento. AC agradece a la ACC por la beca otorgada.

BIBLIOGRAFÍA

- Austin, D. F. & Huáman, Z. 1996. A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. *Taxon* 45: 3-38.
- Brown, B. A. & Clegg, M. T. 1984. Influence of flower color polymorphism on genetic transmission in a natural population of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 38: 796-803.
- Chang, S. & Rausher M. D. 1999. The role of inbreeding depression in maintaining the mixed mating system of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 53: 1366-1376.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology, a practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Devall, M. S. & Thien, L. B. 1992. Self-incompatibility in *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae). *Amer. Midl. Naturalist* 128: 22-29.
- Elam, D.R. & Linhart, Y. B. 1988. Pollination and seed production in *Ipomopsis aggregata*: differences among and within flower color morphs. *Amer. J. Bot.* 75: 1262-1274.
- Ennos, R. A. 1981. Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Genetica* 57: 93-98.
- & Clegg, M. T. 1983. Flower color variation in the morning glory, *Ipomoea purpurea*. *J. Hered.* 74: 247-250.
- Epperson, B. K. & Clegg, M. T. 1987. First-pollination primacy and pollen selection in the morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Heredity* 58: 5-14.
- & —. 1988. Genetics of flower color polymorphism in the common morning glory (*Ipomoea purpurea*). *J. Hered.* 79: 64-68.
- Fioni, A. 1997. *Características del néctar, sistema reproductivo, polinizadores y producción de frutos y semillas en Ipomoea purpurea* (L.) Roth (Convolvulaceae). Tesina de grado. Fac. Ciencias Ex., F. y Naturales (UNC).
- , Galetto, L. & Bernardello, G. 1998. *Características de la fisiología de la secreción del néctar en relación al sistema reproductivo en tres especies de Ipomoea*. Libro de resúmenes VII Congreso Latinoamericano de Botánica, p. 74.
- Galen, C. & Plowright, R. C. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Canad. J. Bot.* 65: 107-111.
- Mabberley, D. J. 1987. *The Plant Book*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Martin, F. W. 1970. Self- and interspecific incompatibility in the Convolvulaceae. *Bot. Gaz.* 131: 139-144.
- Marzocca, A. 1957. *Manual de malezas*. Editora Coni, Buenos Aires.
- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71: 1098-1109.
- O'Donell, C. A. 1959. Convolvuláceas argentinas. *Lilloa* 29: 87-343.
- Petetin, C. A. & Molinari, E. P. 1982. *Reconocimiento de semillas de malezas*.
- Rausher, M. D. & Fry, J. D. 1993. Effects of a locus affecting floral pigmentation in *Ipomoea purpurea* on female fitness components. *Genetics* 134: 1237-1247.
- Schoen, D. J. & Clegg, M. T. 1985. The influence of flower color on outcrossing rate and male reproductive success in *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 39: 1242-1249.
- Siegel, S. 1983. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Book Company, New York.
- Simms, E. L. & Bucher, M. A. 1996. Pleiotropic effects of flower-color intensity on herbivore performance on *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 50: 957-963.
- Smithson, A. & Macnair, M. R. 1997. Negative frequency-dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. *Evolution* 51: 715-723.
- Sobreira-Machado, I. S. & Sazima, M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea hederifolia* and *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Revista Brasil. Biol.* 47: 425-436.
- Sobrevila, C., Wolfe, L. M. & Murcia C. 1989. Flower polymorphism in the beach plant, *Ipomoea imperati* (Vahl.) Grisebach (Convolvulaceae). *Biotropica* 21: 84-88.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. 3rd ed. Freeman & Co., New York.
- SPSS. 1999. SPSS 10.0 para Windows. SPSS Inc., Chicago.
- Stebbins, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Naturalist* 91: 337-354.
- Stephenson, A. G., Good, S. V. & Vogler, D. W. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). *Ann. Bot.* 85: 211-219.
- Stucky, J. M. 1984. Forager attraction by sympatric *Ipomoea hederacea* and *I. purpurea* (Convolvulaceae) and corresponding forager behavior and energetics. *Amer. J. Bot.* 71: 1237-1244.
- . 1985. Pollination systems of sympatric *Ipomoea hederacea* and *I. purpurea* and the significance of interspecific pollen flow. *Amer. J. Bot.* 72: 32-43.
- Waser, N. M. 1993. Sex, mating systems, inbreeding, and outbreeding, pp. 1-13, in: N. W. Thornhill (ed.), *The natural history of inbreeding and outbreeding. Theoretical and empirical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Westwood, J. H., Tominaga, T. & Weller, S. C. 1997. Characterization and breakdown of self-incompatibility in field bindweed (*Convolvulus arvensis* L.). *J. Hered.* 88: 459-465.

Original recibido el 13 de marzo de 2002; aceptado el 24 de octubre de 2002.