

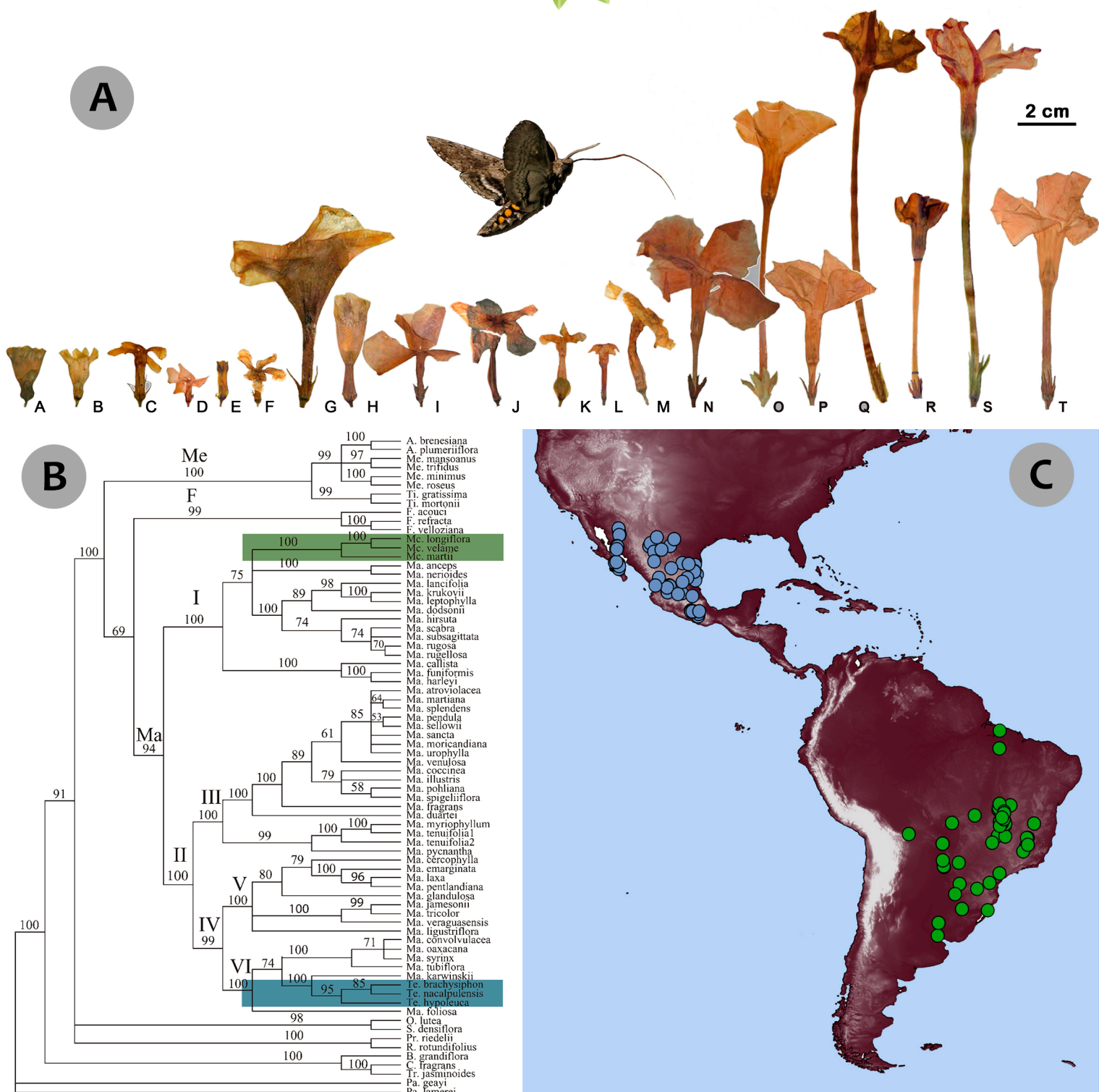


Figura 1. A) Especies de *Mandevilla* presentes en México. a) *Mandevilla exilicaulis*, b) *M. convolvulaceae*, c) *M. foliosa*, d) *M. torosa*, e) *M. holosericea*, f) *M. mexicana*, g) *M. hirsuta*, h) *M. oaxacana*, i) *M. apocynifolia*, j) *M. subsagittata*, k) *M. subseilis*, l) *M. tubiflora*, m) *M. villosa*, **TELOSIPHONIA**: n) *M. hypoleuca*, o) *M. hesperia*, p) *M. brachysiphon*, q) *M. lanuginosa*, r) *M. nacapulensis*, s) *M. macrosiphon*, t) *M. oaxacensis*. B) Filogenia de *Mandevilla* sensu Simões et al. (2006), *Telosiphonia* en azul y *Macrosiphonia* en verde. C) Distribución de *Telosiphonia* (círculos azules) y *Macrosiphonia* (círculos verdes).

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de características similares en taxones no relacionados bajo condiciones semejantes puede ser explicado como el resultado de evolución convergente¹. Un ejemplo de convergencia se presenta entre grupos de plantas no relacionadas con morfologías florales similares que podrían estar adaptadas a grupos específicos de polinizadores². Se ha sugerido que los fenotipos florales podrían estar mediados por las presiones de selección que ejerce el polinizador^{2,3,4}. De tal forma que éstos han influido en la amplia diversificación y especialización que observamos en las flores^{3,4}.

Un potencial caso de convergencia son los clados *Macrosiphonia* (Sudamérica) y *Telosiphonia* (Norteamérica) del género *Mandevilla*. Se ha señalado que sus especies presentan morfologías florales similares y son polinizadas por esfíngidos^{5,6,7} (Fig 1). Además, tienen áreas de distribución disyuntas y ancestros diferentes^{8,9} (Fig 1). Con base en estos argumentos se ha sugerido que su semejanza floral es homoplásica^{5,6,8} pero no se ha puesto esta cuestión a prueba.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron 7 caracteres florales tomando en cuenta aquellos involucrados en la interacción con polinizadores. Se evaluó la similitud floral entre las especies de *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* y entre sus grupos hermanos, y se aplicaron Análisis de Componentes Principales (PCA) y PCA filogenético (pPCA). Se estudió la variación en la forma floral a partir de morfometría geométrica (MG). Se procesaron 277 flores en total para 18 especies diferentes, cada especie con al menos 10 flores diferentes. Para cada flor se generaron 4 landmarks y 36 semi-landmarks, las coordenadas se alinearon con el modelo Distancias Procrustes (GPA). Para estudiar la variación de la forma se realizó un PCA y un Análisis de Variables Canónicas (CVA). Se realizó una reconstrucción de estados ancestrales (REC) de los caracteres biométricos obtenidos de los PCA que permiten reconocer a *Macrosiphonia* y *Telosiphonia*. Finalmente, se contruyó una base de datos de los visitantes florales de las especies de *Mandevilla* a partir de Ollerton et al. (2018), así como de literatura y observaciones locales. A partir de esta se compararon los visitantes florales con la morfología floral.

RESULTADOS



Figura 2. Algunas especies de *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* incluidas en este estudio. a) *Mandevilla brachysiphon*, b) *M. hesperia*, c) *M. hypoleuca*, d) *M. lanuginosa*, e) *M. longiflora*, f) *M. macrosiphon*, g) *M. nacapulensis*, h) *M. oaxacensis*, i) *M. petrea*, j) *M. velame*, k) *M. virescens*. Fondo azul especies pertenecientes a *Telosiphonia*, fondo verde especies pertenecientes a *Macrosiphonia*.

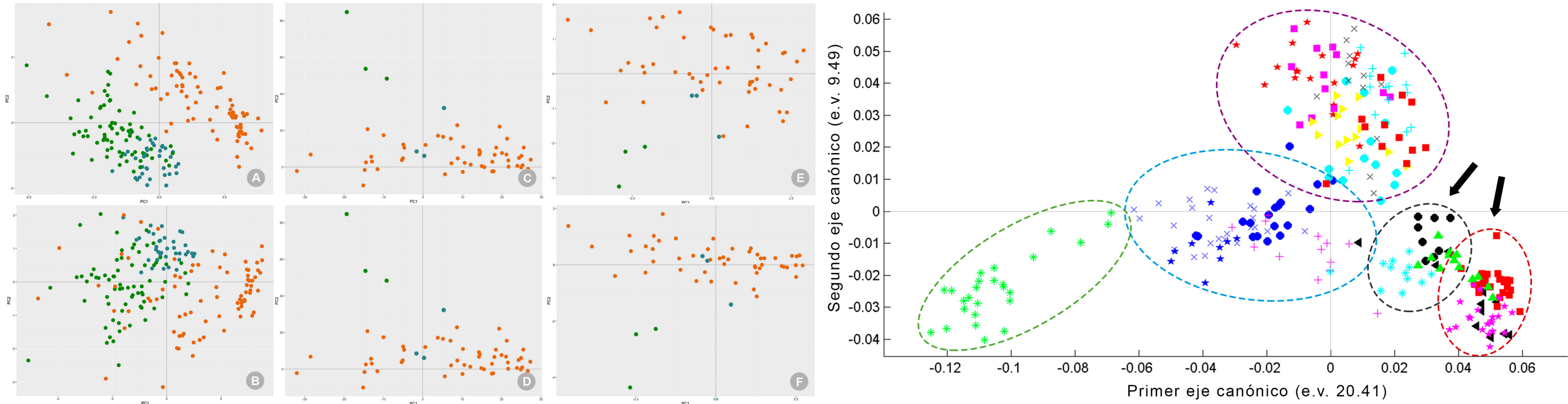


Figura 3. PCAs y PCAs filogenéticas con las especies de *Macrosiphonia* (verdes), *Telosiphonia* (azules) y las especies hermanas (naranjas). Se observa mayor similitud morfológica entre las especies de *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* que con sus propias especies hermanas. No se observa ningún efecto de la filogenia en la distribución de las especies en el morfoespacio (C-D). Cuando no se incluye el color en los análisis (b) parece haber mayor dispersión de las especies en el morfoespacio. A) PCA con duplicados incluyendo los 7 caracteres morfológicos. B) PCA con duplicados incluyendo los 6 caracteres cuantitativos. C) pPCA con las especies incluidas en Simões et al. (2006) con valores promedio para los 7 caracteres morfológicos. D) pPCA con las especies incluidas en Simões et al. (2006) con valores promedio para los 6 caracteres cuantitativos. E) PCA con las especies incluidas en Simões et al. (2006) con valores promedio para los 7 caracteres morfológicos. F) PCA con las especies incluidas en Simões et al. (2006) con valores promedio para los 6 caracteres cuantitativos.

Figura 4. CVA con MG mostrando la distribución de 18 especies de *Mandevilla* y *Odontadenia* en el morfoespacio del Primer y Segundo eje canónico. Las elipses de colores representan los cinco diferentes grupos morfológicos que reconoció el análisis. Las flechas negras señalan a los grupos morfológicos en donde se encuentran las especies de *Macrosiphonia* y *Telosiphonia*, resaltando su similitud morfológica. Elipse verde: *M. holosericea* (asterisco verde); elipse azul: *M. foliosa* (tache azul), *M. laxa* (círculo azul), *M. pentlandiana* (estrella azul) y *M. subsagittata* (cruz rosa); elipse morada: *M. funiformis* (estrella roja), *M. guanabaria* (cuadro rosa), *M. hirsuta* (cruz azul), *M. illustris* (triángulo amarillo), *M. moricandiana* (círculo azul), *M. scabra* (cuadrado rojo) y *Odontadenia lutea* (tache negra); elipse negra: *M. brachysiphon* (círculo negro), *M. oaxacensis* (triángulo verde) y *M. tenuifolia* (asterisco azul); elipse roja: *M. lanuginosa* (triángulo negro), *M. longiflora* (cuadrado naranja) y *M. macrosiphon* (estrella rosa).

	holo	foliosa	laxa	pentl	subsag	funif.	guanab.	hirsuta	illustris	morican.	scabra	O. lutea	brachy.	oaxac.	tenuif.	lanug.	longi.	macro.

Figura 5. Variación en la forma floral correspondiente a los cinco grupos encontrados en el CVA. Parece no haber una relación estricta entre la forma de las flores y el tipo de polinizador que las visita. Las especies de *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* (últimos dos grupos) son cercanamente similares y son polinizadas por esfíngidos. Las barras de color representan cada uno de éstos y las especies pertenecientes a ellos. En la columna izquierda se señalan los principales visitantes florales: abejas o abejorros, colibríes, mariposas o esfíngidos. En círculos de color se representa el color de las flores. holo = *Mandevilla holosericea*, foliosa = *M. foliosa*, laxa = *M. laxa*, pentl = *M. pentlandiana*, subsag = *M. subsagittata*, funif. = *M. funiformis*, guanab. = *M. guanabaria*, hirsuta = *M. hirsuta*, illustris = *M. illustris*, morican. = *M. moricandiana*, scabra = *M. scabra*, O. lutea = *Odontadenia lutea*, brachy. = *M. brachysiphon*, oaxac. = *M. oaxacensis*, tenuif. = *M. tenuifolia*, lanug. = *M. lanuginosa*, longi. = *M. longiflora*, macro. = *M. macrosiphon*.

LITERATURA CITADA

1. Losos, J.B. 2011. Convergence, adaptation and Constraint. *Evolution*. 65(7): 1827-1840 / 2. Fenster, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash & J.D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 35: 375-403 / 3. Goldblatt, P. J.C. Manning & P. Bernhardt. 2001. Radiation of pollination systems in *Gladiolus* (Iridaceae: Crocoideae) in southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 713-714 / 4. Johnson, S.D., H.P. Linder & K.E. Steiner. 1998. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 85: 402-411 / 5. Henricson J. 1996. Studies in *Macrosiphonia* (Apocynaceae): Generic recognition of *Telosiphonia*. *Aliso*. 14:179-195 / 6. Moré, M.A.N., Sérsic y A.A. Cocucci. 2007. Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in tree long-tongued hawk moth-pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoideae). *Missouri Botanical Garden*. 94(2): 485-504 / 7. Woodson, R.E. 1933. Studies in the Apocynaceae. IV. The American genera of Echioideae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 20(4): 605-790. / 8. Simões, A.O., M.E. Endress, T. Van Der Niet, L.S. Kinoshita & E. Conti. 2006. Is *Mandevilla* (Apocynaceae, Mesquiteae) monophyletic? Evidence from five plastid DNA loci and morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 93: 565-591 / 9. Simões, A.O., L. S. Kinoshita & M. E. Endress. 2007a. New combinations in *Mandevilla* Lindley (Apocynaceae). *Novon* 17: 87-90 / 10. Moré M., Befítez-Vieyra S., Sérsic AN, Cocucci AA. 2014. Patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores en comunidades esfíngofílas de Argentina subtropical. *Darwiniana* 2(1): 174-196 / 11. Henning W. 1996. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana / 12. Rokas A, Carroll S.B. 2008. Frequent and widespread parallel evolution of protein sequences. *Molecular Biology and Evolution* 25:1945-1953 / 13. Strauss S.Y. & Whittall J.B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In: Harder LD & Barrett SCH. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford: Oxford University Press, pp: 120-138 / 14. Sapir Y, Brunnet J, Byers DL, Imbert E, Schönenberger J, Steadler Y. 2019. Floral evolution: breeding systems, pollination, and beyond. *International Journal of Plant Sciences* 180(9): 15. Galen C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience* 49(8): 631-640.

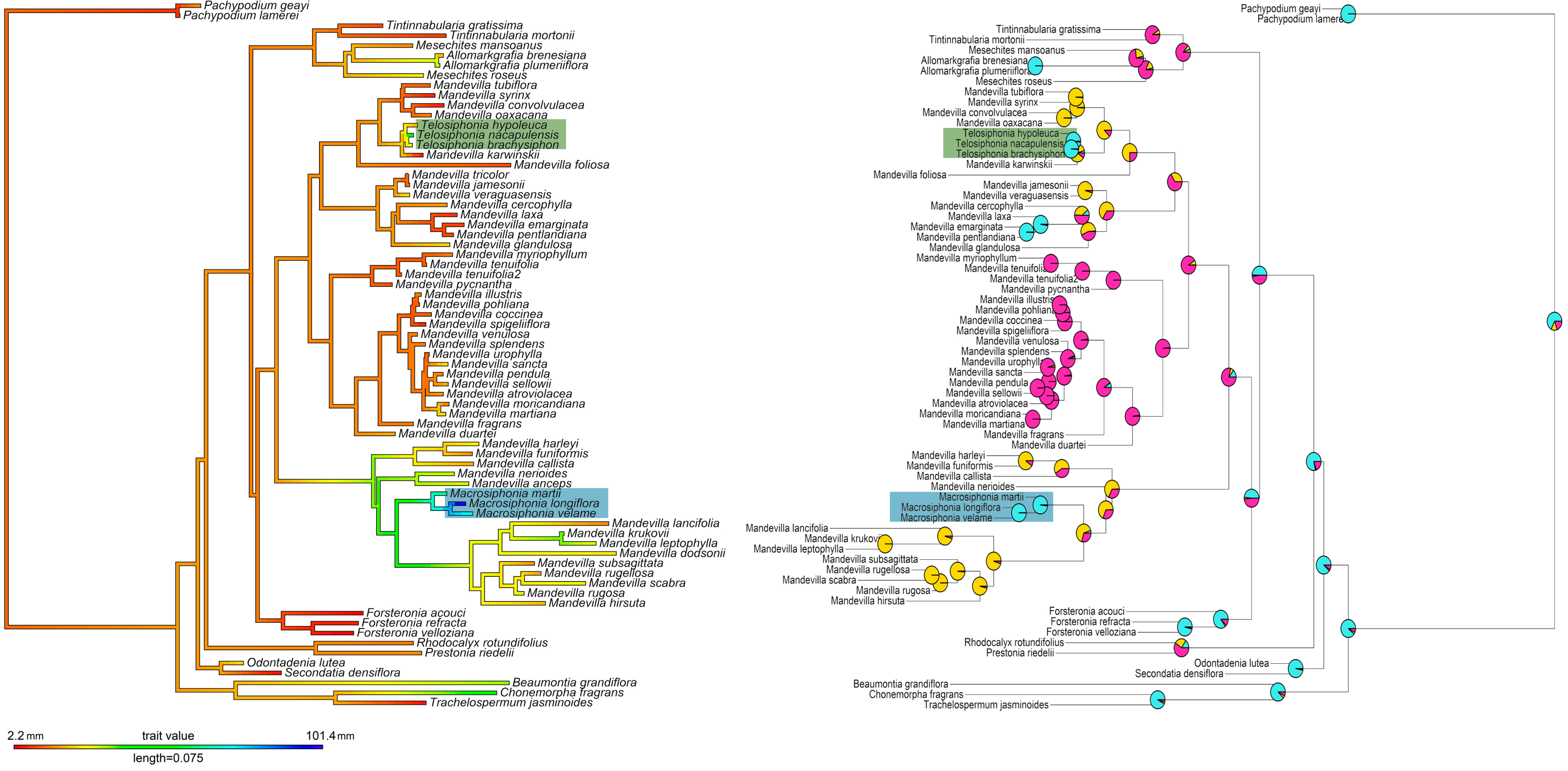


Figura 6. Reconstrucción de estados ancestrales para el largo del tubo de la corola, sobre el árbol de máxima credibilidad de clados (MCC) de *Mandevilla*. Los tamaños más pequeños se representan de color rojo y las más grandes de color azul marino. *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* exhiben las longitudes mas largas, los ancestros comunes mas cercanos de estos posiblemente presnetaron corolas de 66 mm y 23.5 mm, respectivamente.

Figura 7. Reconstrucción de estados ancestrales del color de la corola, sobre el árbol de máxima credibilidad de clados (MCC) de *Mandevilla*. Los ancestros comunes mas cercanos para *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* probablemente presentaron corolas blancas. Color azul: corolas blancas, amarillo: corolas amarillas, rosa: rosas, rojas o púrpuras.

DISCUSIÓN

Los resultados confirman la semejanza entre *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* y representan una primera aproximación al estudio de su convergencia. De acuerdo con el PCA y CVA las flores de corolas blancas, de largas longitudes, tubos estrechos y gargantas levemente ensanchadas, con el limbo amplio, son distintivas de estos grupos. Aunque otras especies de *Mandevilla* también presenten alguna de estas características, es esta combinación de caracteres y la presencia de sus polinizadores lo que permite ser denotados como clados convergentes. No se encontró una relación estricta entre la forma de las flores y el tipo de polinizador que las visita (Figura X). En muchas ocasiones la forma de las flores no es exclusiva de un único tipo de polinizador, y un mismo polinizador puede visitar diferentes formas florales. Este puede ser un reflejo de que otros caracteres o elementos, además de la forma, pueden estar implicados en la relación planta-polinizador¹⁰, como el color de las flores, tamaños, aromas, disponibilidad de néctar, etc. En cuanto al REC los análisis indican que el color de las flores no es un carácter implicado en la convergencia^{11,12}, pero sí el largo del tubo de la corola. No obstante, a pesar de no ser un carácter convergente si contribuye a la identificación de las especies de estos grupos.

Cabe señalar que la similitud floral de *Macrosiphonia* y *Telosiphonia* por convergencia pudo haber sido promovida por otros factores además de los polinizadores. Strauss & Whittall (2006), Sapir et al. (2019) y Galén (1999) han señalado que la forma, tamaño y color de las flores, entre otras características, pueden ser influidos por efectos de elementos abióticos o bióticos no polinizadores. Por lo que en este caso la convergencia pudo ser una consecuencia del conjunto de presiones de selección de diferente naturaleza interactuando a la vez.