



Universidad del Norte

División de Ciencias Básicas

Departamento de Química y Biología

Barranquilla, Colombia

2022

**Los polinizadores y el nicho climático como  
predictores de la morfología floral en plantas del  
género *Mucuna* (Fabaceae - Phaseoleae)**

Trabajo de Investigación  
Para optar al título de Magister en Ciencias Naturales

Presentada por:  
Meriele del Carmen Rebolledo Contreras

Director trabajo de Investigación:  
Juan Pablo Gómez Echeverri

Universidad del Norte  
División de Ciencias Básicas  
Departamento de Química y Biología  
Barranquilla, Colombia

2021

# Hoja de Aprobación

**Comité evaluador:**

**Director de trabajo de grado** \_\_\_\_\_

**Evaluador 1** \_\_\_\_\_

**Evaluador 2** \_\_\_\_\_

**Fecha:** \_\_\_\_\_

**Coordinador de Maestría** \_\_\_\_\_

**Fecha:** \_\_\_\_\_

## Agradecimientos

*Este estudio fue desarrollado gracias al apoyo institucional de la Universidad del Norte, muchas gracias por la empatía y el apoyo al Grupo de Investigación en Química y Biología. Agradezco a mi tutor el Dr. Juan Pablo Gómez Echeverri, por su dedicación y apoyo constante, el respeto a mis sugerencias e ideas, la dirección y el rigor académico. Agradezco a mi familia por su apoyo y confianza brindado durante este proceso. A mi esposo e hijo por su paciencia, comprensión, solidaridad y entusiasmo con este proyecto. Gracias a esas amistades que brindaron su apoyo. A todos, muchas gracias.*

## Declaración:

1. Declaro que he preparado el presente trabajo de investigación sin ningún tipo de ayuda. Todos Los datos y conceptos tomados directa o indirectamente de otras fuentes están indicados en la bibliografía. En particular, no he hecho uso de cualquier ayuda pagada por servicios de asesores u otras personas.

2. El presente trabajo de investigación no ha sido presentado en este país o en el extranjero a ningún otro comité de evaluación.

3. Las disposiciones de los procedimientos de la presentación del trabajo de investigación de la Maestría en Ciencias Naturales me es conocida.

*Meriele Rebolledo Contreras*

Firma

## Tabla de contenido

Lista de Tablas .....	7
Lista de Figuras.....	8
Abreviaturas .....	9
Glosario.....	10
Resumen.....	11
Abstract .....	12
Métodos.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
2.1    Variables morfológicas .....	15
2.2    Variables climáticas .....	17
2.3    Análisis estadísticos .....	18
3.1    PCAs Morfológicos y Climáticos .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
3.2    Variabilidad morfológica explicada por los diferentes síndromes de polinización	23
3.3    Contribución relativa de las variables climáticas a la morfología floral ....	27
4.1    ¿Los visitantes florales están asociados a la diversidad de la morfología floral?	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
4.2    ¿La Posición y volumen del nicho climático explica la variación en la morfología floral? .....	32

## Lista de Tablas

Tabla 1. Las 19 variables bioclimáticas usadas para la descripción del clima para cada localidad de cada uno de los registros de las especies de <i>Mucuna</i> . .....	17
Tabla 2. Síndrome de polinización reportado para algunas especies a partir de la literatura.....	21
Tabla 3. Matriz de cargas factoriales arrojadas por los PCA para las variables de morfología floral. En negrilla se resaltan las variables asociadas con cada uno de los componentes. Presento adicionalmente las desviaciones estándar y la variación explicada por cada uno de los componentes. ....	23
Tabla 4. Matriz de cargas factoriales arrojadas por los PCA para las variables climáticas. En negrilla se resaltan las variables asociadas con cada uno de los componentes. Presento adicionalmente las desviaciones estándar y la variación explicada por cada uno de los componentes. ....	27
Tabla 5. Coeficiente de regresión y su significancia para los cuatro modelos de regresión lineal que examinan la relación entre el nicho climático (posición y volumen) en la variabilidad de la morfología floral. ....	28

## Lista de Figuras

Figura 1. Dendrograma resultante para las distancias euclidianas con los resultados del A.) análisis de componentes principales para las variables morfológicas y B.) las variables morfológicas crudas. ....**¡Error! Marcador no definido.**

Figura 2. Muestra la suma de cuadrados cuando se dividen los datos entre 1 y 14 grupos. ....**¡Error! Marcador no definido.**

Figura 3. Distribución morfológica de 82 especies de plantas del género *Mucuna* descrita por cuatro componentes principales. La variabilidad en la morfología explicada por (A) los componentes principales 1 y 2 y (B) los componentes principales 3 y 4. La variabilidad explicada por cada uno de los componentes principales está dada entre paréntesis. Los diferentes síndromes de polinización están representados en los diferentes colores..... 26

Figura 4. Relación entre la posición del nicho de polinización y el PC2 de la morfología floral de las especies de plantas del género *Mucuna*. .... 29



## Abreviaturas

**WorldClim:** Representa las variables bioclimáticas de precipitación y temperatura, sus tendencias anuales como por ejemplo la temperatura media anual y la precipitación anual, la estacionalidad como el rango anual de temperatura y precipitación, además de factores ambientales extremos o limitantes tales como la temperatura del mes más frío y cálido, y la precipitación de los meses húmedos y secos.

**GBIF:** Global Biodiversity Information Facility. Organización internacional encargada de proporcionar datos sobre cualquier tipo de forma de vida que hay en la Tierra a cualquier persona, en cualquier lugar, de acceso abierto y gratuito con la finalidad de promover la publicación de datos primarios de biodiversidad.

**Dialnet:** Portal bibliográfico de acceso libre y gratuito que recopila diversos tipos de documentos: artículos de revistas, libros, capítulos de obras colectivas o tesis doctorales, muchos de ellos a texto completo.

**Scopus:** Base de datos bibliográficas de publicaciones científicas.

**Web of Science:** Plataforma on-line que contiene Bases de Datos de información bibliográfica, recursos de publicaciones científicas y análisis de la información que permiten evaluar y analizar el rendimiento de la investigación

**RGB:** Es un modelo de color basado en los tres colores de luz primarios rojo, verde o azul.

## Glosario

**Atractivo floral:** Conjunto de características de las flores destinadas para atraer a un potencial polinizador.

**Fenotipo:** Conjunto de caracteres que se pueden observar en un individuo, las cuales corresponden al resultado de la interacción entre su genotipo y el medio.

**Nicho climático:** conjunto de condiciones ambientales en las cuales una población es capaz de mantenerse y persistir de forma estable.

**Nicho de polinización:** Combinaciones de rasgos florales que pueden atraer a diferentes polinizadores.

**Síndrome de polinización:** Diversos fenotipos florales reflejan la especialización por diferentes grupos de polinizadores.

**Rasgo floral:** Conjunto de características de las flores tales como forma, tamaño, color y tipo de flor, cantidad de recompensa, composición química del néctar, horario y época de floración

**Polinizador:** Vector animal que transporta polen de la antera al estigma favoreciendo la reproducción de las plantas.

**Polinización:** proceso en el cual se efectúa la unión del gameto masculino tal como el grano de polen con el gameto femenino como el óvulo, favoreciendo la fertilización de las plantas y posterior producción de frutos y semillas.

**Variables climáticas:** Medida del rango cada uno de los elementos climáticos tales como la temperatura, precipitación, entre otros y su variación durante un año y a otro.

# Resumen

## Los polinizadores y el nicho climático como predictores de la morfología floral en plantas del género *Mucuna* (Fabaceae - Phaseoleae)

**Meriele Rebolledo Contreras, Juan Pablo Gómez Echeverri**

Laboratorio de Ecología Evolutiva y Urbana

Departamento de Química y Biología,

Universidad del Norte, Km 5 Vía a Pto. Colombia, Barranquilla, Colombia

Una de las características más llamativas de las plantas angiospermas son las flores, las cuales poseen una amplia diversidad de formas y colores. La teoría de los síndromes de polinización predice que la morfología floral puede ser consistentemente predicha por los polinizadores, debido a que estos seleccionan las características florales. Alternativamente, existe evidencia que sugiere que el clima puede influir de forma directa sobre el tamaño y color de las flores. En este estudio nos enfocamos en entender si los polinizadores o las condiciones climáticas explican la variación en la morfología floral en 79 especies del género *Mucuna*. Con este fin, seleccionamos diez características florales asociadas con la ecología de la polinización, obtuvimos información sobre polinizadores e información de diecinueve variables bioclimáticas que describen el nicho climático de cada especie. Los resultados sugieren, al menos parcialmente, que tanto los polinizadores como el clima explican una proporción significativa de la variabilidad en la morfología floral. Un análisis de agrupación mostró que existe diferenciación entre las flores polinizadas por aves y por mamíferos, pero no encontramos evidencia de diferenciación entre flores polinizadas por diferentes grupos de mamíferos voladores y no voladores. Con respecto al clima, encontramos que la temperatura y la precipitación están positivamente relacionados con la variabilidad en las flores. Nuestros resultados apoyan parcialmente la teoría del síndrome de polinización soportando la idea que las aves y los mamíferos son atraídos a flores significativamente diferentes. Sin embargo, la diferenciación fue relativamente baja y es posible que haya otras características relacionadas con la recompensa floral que tengan una mayor diferenciación inclusive entre grupos de mamíferos. Adicionalmente, el hecho que la temperatura y la precipitación alta favorezcan una alta variabilidad en las flores puede llevar a una alta tasa de especiación comparadas con especies que habitan zonas más frías y secas. Esto es particularmente cierto, si los dos mecanismos, la selección por los polinizadores y la variabilidad mediada por las condiciones climáticas, se acoplan para generar un rápido asilamiento reproductivo por medio de la especificidad de los polinizadores.

**PALABRAS CLAVES:** *Mucuna*, Morfología Floral, Nicho Climático, Síndrome de Polinización, Variables Bioclimáticas, análisis de similitud, análisis discriminante.

## Abstract

### **Pollinators and climatic niche as predictors of floral morphology in plants of the genus *Mucuna* (Fabaceae - Phaseoleae)**

**Meriele Rebolledo Contreras, Juan Pablo Gómez Echeverri**

Laboratorio de Ecología Evolutiva y Urbana

Departamento de Química y Biología,

Universidad del Norte, Km 5 Vía a Pto. Colombia, Barranquilla, Colombia

One of the most striking features of angiosperm plants are their flowers, which have a wide variety of shapes and colors. Pollination syndrome theory predicts that floral morphology can be consistently predicted by pollinators, since they select for floral characteristics. Alternatively, there is evidence to suggest that climate can directly influence the size and color of flowers. In this study we focus on understanding whether pollinators or climatic conditions explain the variation in floral morphology in 79 species of the genus *Mucuna*. We selected ten floral characteristics associated with pollination ecology, obtained information on pollinators, and information on nineteen bioclimatic variables that described the climatic niche of each species. The results suggest, at least partially, that both pollinators and climate explain a significant proportion of the variability in floral morphology. A cluster analysis showed that there is differentiation between flowers pollinated by birds and mammals, but we found no evidence of differentiation between flowers pollinated by different groups of flying and non-flying mammals. Furthermore, we found that temperature and precipitation are positively related to flower variability. Our results partially support the pollination syndrome theory by supporting the idea that birds and mammals are attracted to significantly different flowers. However, the differentiation was relatively low, and it is possible that there are other characteristics related to floral reward that have a greater differentiation even between groups of mammals. In addition, the fact that high temperature and precipitation favor high flower variability may lead to a high rate of speciation compared to species that inhabit cooler and drier areas. This is particularly true if the two mechanisms, selection by pollinators and coincidence mediated by climatic conditions, couple to generate rapid reproductive isolation through pollinator specificity.

**KEYWORDS:** *Mucuna*, Floral Morphology, Climatic Niche, Pollination Syndrome, Bioclimatic Variables, similarity analysis, discriminant analysis.

# 1. Introducción

Las angiospermas es uno de los grupos más diversos de plantas sobre la tierra. Una de las características más llamativas de estas plantas son las flores, las cuales poseen una amplia diversidad de formas y colores. Desde hace más de 100 años, investigadores han estado fascinados con esta variedad de flores y se han preguntado cómo se genera esta variación. A pesar del gran esfuerzo histórico por comprender los orígenes de la variabilidad floral, en muchos grupos de angiospermas, aún se desconocen las fuerzas evolutivas que determinan los colores, formas y tamaños de dichas estructuras (Ho & Smith, 2016; Mekapogu *et al.*, 2020).

Los síndromes de polinización han sido una de las teorías explicativas que han permitido comprender los principios evolutivos y la importancia ecológica de la diversidad de las flores en las Angiospermas (Grant, 1994; Waser & Campbell, 2004). La variedad de fenotipos florales refleja la selección por diferentes polinizadores (Stebbins, 1970; Faegri & Pijl, 1979; Grant, 1994; Johnson & Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Ollerton *et al.*, 2009). Variación en el color de los pétalos, en la forma y longitud de las inflorescencias, así como en la simetría floral, no solo determinan el tipo de visitante, sino también, llevan a una interacción más estrecha con sus polinizadores promoviendo una polinización más eficiente (Schemske & Bradshaw, 1999; Ramsey *et al.*, 2003). Por ejemplo, en *Tritoniopsis revoluta* (Iridaceae) una especie con amplia distribución geográfica, la longitud del tubo floral está determinada por la longitud de la probóscide de los insectos polinizadores en los diferentes sitios de distribución (Anderson *et al.*, 2014). En otros casos, plantas lejanamente emparentadas muestran una alta similitud en su floración al ser polinizadas por un mismo polinizador o grupo de polinizadores (Freschet *et al.*, 2011; Anderson *et al.*, 2014).

Alternativamente, las condiciones ambientales pueden determinar la morfología de las flores, independientemente de los polinizadores (Koti, 2005; Weber *et al.*, 2020). Existe evidencia suficiente que el estrés hídrico, la radiación solar, la precipitación o la disponibilidad de agua en el suelo y los niveles de CO<sub>2</sub> influyen sobre estructuras como el color, tamaño de la flor e inclusive la recompensa floral (Colantoni *et al.*, 2018; Mekapogu *et al.*, 2020) (Carroll *et al.*, 2001). Por ejemplo, en las flores de *Ipomopsis* el

aumento de la longitud de la corola está fuerte y positivamente relacionada con la disponibilidad de agua en el suelo (Campbell & Powers, 2015a). En algodón y soja, la radiación ultravioleta produce flores con pétalos y estambres más pequeños (Koti, 2005) (Kakani, 2003). Los niveles de precipitación han sido asociados a la variación en el ancho de la corola en *Mertensia ciliata* (Campbell & Powers, 2015a). Finalmente, las flores de *Campanula rotundifolia* y *Phacelia hastata* expuestas a altos niveles de CO<sub>2</sub> y periodos prolongados de sequía disminuyen sus flores en hasta un 35% (Glenny et al., 2018). En general, estos estudios sugieren que el ambiente abiótico puede ser un factor de selección fuerte que tiene un alto potencial para explicar la variabilidad floral.

El principal objetivo de este estudio fue explorar como los polinizadores y las condiciones climáticas explican la variación en la morfología floral de especies del género *Mucuna*. *Mucuna* (Fabaceae) es un género de lianas tropicales que cuenta con 105 especies que se originaron en Asia y se diversificaron en zonas tropicales del viejo y nuevo mundo (Moura et al., 2016; Azani et al., 2017; Moura et al., 2018). Las especies del género muestran una alta variabilidad en su morfología floral las cuales son visitadas principalmente por Aves, Murciélagos y Mamíferos no voladores (Faegri & Pijl, 1979; Wilmot-Dear, 1992; Agostini, 2004), los cuales tienen una morfología y ecología contrastante. Están distribuidas a través de un amplio rango de elevación y sus diferentes especies están expuestas a una amplia variación en precipitación, temperatura y radiación solar. Estudios previos sugieren que la variabilidad en la longitud de las flores y sus estructuras puede deberse a adaptación a los polinizadores, pero aún existe gran incertidumbre sobre los factores que pueden explicar la alta variabilidad floral observada en este grupo (Kobayashi et al., 2019).

Por consiguiente, planteamos la siguiente pregunta: ¿Pueden los polinizadores y las condiciones climáticas explicar la alta variación en la morfología floral del género *Mucuna*? De acuerdo con la teoría de los síndromes de polinización, en ese sentido predecimos que (1) las especies de *Mucuna* que son polinizadas por el mismo grupo de polinizadores presentan flores más similares que aquellas especies con diferente grupo de polinizadores (Smith et al., 2009). Alternativamente, de acuerdo con la evidencia de la influencia de las condiciones climáticas sobre la morfología floral, predecimos que (2) las condiciones climáticas a las cuales están expuestas estas especies a lo largo de su

distribución explican una porción significativa de la variación en la morfología floral del género prediciendo las características florales para cada una de las especies.

## 2. Metodología

### 2.1 Variables morfológicas

Con el fin de evaluar cuales factores permiten predecir la morfología floral de este género se colectaron datos de 12 rasgos florales relacionados con la ecología de la polinización (**Tabla 1**). Estos caracteres han sido previamente identificados como importantes para la polinización o atracción de polinizadores en *Mucuna* (Agostini *et al.*, 2006; Fleming & Muchhala, 2008; Kobayashi *et al.*, 2019, 2021). Para obtener mediciones de la morfología floral primero se realizó una revisión de literatura que incluyó descripciones taxonómicas de 79 especies a partir de una búsqueda exhaustiva y utilizando las palabras claves Fabaceae\*, *Mucuna*\* y Pollinat\* en las bases de datos científicos Dialnet, Scopus y Web of Science. Para algunas de las especies, las medidas de estas variables fueron obtenidas directamente de las descripciones taxonómicas encontradas por medio de la búsqueda sistemática en la literatura. Con el fin de complementar la base de datos y tener una mayor representatividad de especies del género en esta, se analizaron colecciones de imágenes de herbario depositadas en las bases de datos de registros biológicos del GBIF, la colección biológica del Herbario de la Universidad Nacional de Colombia, el Instituto Alexander von Humboldt, Herbario de la Universidad de Antioquia y el Herbario Uno de la Universidad del Norte. Fueron seleccionados especímenes colectados con sus estructuras reproductivas tan completas como fuera posible. Para estimar las medidas de longitud se analizaron las imágenes de herbario utilizando el software ImageJ 1.46r (disponible online en: <http://rsb.info.nih.gov/ij/>), un programa de procesamiento de imagen digital que permite calcular la distancia de un objeto dentro de una imagen que tiene una referencia (Gonzalez 2018).

**Tabla 1.** Variables de la Morfología floral asociadas al síndrome de polinización.

Variable	Importancia funcional en la polinización	Referencia
Longitud del pedúnculo	Fija y sostiene la inflorescencia de una planta dentro del follaje. Las flores colgantes optan una posición relativa en el follaje que permiten el acceso a los polinizadores.	(Faegri & Pijl, 1979; Willmer, 2011; Moura <i>et al.</i> , 2016)

Número de flores por inflorescencias	Oferta de recurso	(Agostini <i>et al.</i> , 2006; Tschapka & von Helversen, 2007; Agostini <i>et al.</i> , 2011a)
Color de las flores (Tono y Saturación)	La medida del color en términos de saturación y brillo son caracteres atractivos de las flores para atraer diferentes animales. En visitantes de flores como los vertebrados se asume que puede haber una preferencia innata por colores particulares. Por tanto, en la ecología de la polinización la exhibición de un color de flor apropiado puede determinar la atracción de a los visitantes deseados y/o potenciales.	(Fenster <i>et al.</i> , 2004; Willmer, 2011; Aguilar <i>et al.</i> , 2015)
Longitud de la flor	Contribuye al acoplamiento y ajuste con el cuerpo del polinizador al momento del proceso de polinización.	(Faegri & Pijl, 1979; Ollerton <i>et al.</i> , 2009; Willmer, 2011)
Longitud del pétalo de la quilla	Guarda las estructuras reproductivas (Estambres y estigma) que al momento de la llegada el polinizador son liberadas para la deposición del polen en el cuerpo del animal.	(Willmer 2011)
Longitud del pétalo del estándar	Pétalo superior de la corola de la flor. Su estructura cóncava refleja el sonido de algunos polinizadores y sirve de guía acústica para los polinizadores	(von Helversen & von Helversen, 1999)
Longitud del pétalo del ala	Pétalos que forman proyecciones laterales a las que el visitante puede aferrarse.	(Willmer 2011)
Variabilidad de la Longitud del pétalo de la quilla	La variación en la longitud de la quilla permite orientarnos hacia cual podría ser el potencial polinizador. Allí se guardan las estructuras reproductivas.	(Willmer 2011)
Variabilidad de la Longitud del pétalo del estándar	La variación en la longitud del estándar permite entender esta estructura en función de si el polinizador utiliza guía acústica.	(Willmer 2011)
Variabilidad de la Longitud del pétalo del ala	La variabilidad en la que estas proyecciones laterales le dan soporte a los visitantes para poder aferrarse durante la polinización.	(Willmer 2011)

El color fue obtenido a partir de las descripciones para cada especie de carácter cualitativo. Estas medidas las codificamos a una escala cuantitativa en valores RGB (De tres canales: rojo, verde y azul) utilizando las siguientes plataformas: <https://rgb.to/>, <https://encycolorpedia.es/>, [https://www.w3schools.com/colors/colors\\_names.asp](https://www.w3schools.com/colors/colors_names.asp). Estos valores fueron transformados a una nueva escala cuantitativa bivariada transformándolas a tono del color del pétalo (H) como la escala visible y saturación del color del pétalo (S) que representa la intensidad del color. Se utilizó la función “*rgb2hsv*” en la versión del paquete base del software Rstudio 2.15 (Ortiz-Acevedo *et al.*, 2020). Autores demuestran que probablemente una de las características importantes para los polinizadores vertebrados es la secreción del néctar en las flores (Agostini *et al.*, 2011b; Kobayashi *et al.*, 2018), sin



embargo, los estudios acerca de la polinización de las especies de este género no fueron significativos al momento de cuantificar la cantidad de néctar y la composición química del mismo, por lo cual no fue incluido este carácter en el estudio.

## 2.2 Variables climáticas

Para determinar si el clima influye de forma directa sobre la morfología floral, obtuvimos 7.350 registros de ubicaciones espaciales (latitud y longitud) para 68 especies (min 5, max 2281 registro por especie) del género *Mucuna* de la base de datos de registros biológicos de GBIF.org (26 febrero 2021 GBIF Occurrence Download

<https://doi.org/10.15468/dl.pymf5t>). Posteriormente, se procedió a la limpieza de los datos como la eliminación de ocurrencias sin coordenadas, exclusión de registros con coordenadas 0,0, eliminación de duplicados y coordenadas en el agua, en zonas urbanas y las que no abarcan el rango de distribución natural de las especies (Gonzalez V. H. et al. 2021). Después, se procedió a la extracción de la información de las 19 variables bioclimáticas de WorldClim versión 2.0 (**Tabla 2**) para cada uno de los registros obtenidos de GBIF. Las variables de WorldClim son variables bioclimáticas calculadas a partir de información de precipitación y temperatura mensual proveniente de estaciones climatológicas a nivel mundial y posteriormente interpoladas para generar capas de información con diferente resolución. En este caso, se utilizó la resolución más alta posible que corresponde a 1 km<sup>2</sup> en el Ecuador. Los valores en cada uno de los pixeles corresponden a promedios de cada variable entre los años 1970 y 2000 (<http://www.worldclim.org/bioclim>).

**Tabla 2.** Las 19 variables bioclimáticas usadas para la descripción del clima para cada localidad de cada uno de los registros de las especies de *Mucuna*.

Variable	Descripción de la variable
BIO1	Temperatura promedio anual
BIO2	Promedio mensual de los rangos diurnos (temp max – temp min)
BIO3	Isotermalidad (BIO1/BIO7) * 100
BIO4	Estacionalidad en temperatura (desviación estándar * 100)
BIO5	Temperatura máxima en el mes más caluroso
BIO6	Temperatura mínima en el mes más frío
BIO7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura promedio del trimestre más húmedo
BIO9	Temperatura promedio del trimestre más seco
BIO10	Temperatura promedio del trimestre más caluroso

BIO11	Temperatura promedio del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación en el mes más húmedo
BIO14	Precipitación en el mes más seco
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación en el trimestre más húmedo
BIO17	Precipitación en el trimestre más seco
BIO18	Precipitación en el trimestre más caluroso
BIO19	Precipitación en el trimestre más frío

## 2. Análisis estadísticos

Para evaluar el efecto de los polinizadores y las condiciones climáticas sobre la morfología floral del género *Mucuna* se realizó un análisis de componentes principales (PCA), que permitió resumir la información obtenida para cada una de las variables de entrada sobre la morfología floral en unas pocas variables ortogonales. Las variables fueron centradas y estandarizadas para tener una media de cero y desviación estándar de uno previo a la construcción de los componentes principales (PC).

Con el fin de establecer si existe una similitud en la morfología floral entre las especies del género *Mucuna* Adans que sea consistente sus polinizadores se utilizaron tres métodos diferentes. Inicialmente, para establecer si las plantas del género *Mucuna* forman tres grupos diferenciados por su morfología floral respondiendo a las diferentes presiones de selección por sus polinizadores, se utilizó un análisis de agrupación jerárquico con estimación del número de grupos por medio del método de  $k$  medias. Segundo, con el fin de comprobar si la morfología floral correctamente predice la presencia de cada una de las especies en grupos dados por su polinizador principal, se realizó un análisis lineal discriminante evaluando su sensibilidad a través de la capacidad de asignar las especies en los grupos formados por especies con polinizadores similares. Finalmente, para determinar si la variación en la morfología floral de las especies polinizadas por un mismo tipo de polinizador sea menor que la variación entre grupos de especies polinizadas por diferentes polinizadores se utilizó el análisis de similitud. El primero fue un análisis exploratorio para determinar el número de grupos potenciales en el conjunto de datos completo, y los otros dos, permitieron evaluar la correspondencia en la morfología entre especies polinizadas por el mismo organismo. Mientras que el primer análisis se realizó con el conjunto de datos

completo, el segundo y tercer análisis se realizó utilizando el subconjunto de especies para los que se obtuvo información sobre sus polinizadores.

El análisis de agrupación jerárquico se realizó utilizando el método de promedios implementado en la función “*hclust*” del paquete Stats en el software R. La agrupación fue construida a partir de una matriz de distancia morfológica euclidiana multivariada, para la cual fueron realizados dos análisis de agrupación, uno incluyendo las variables crudas y el segundo utilizando los componentes principales construidos con estas variables. A continuación, el método de  $k$  medias permitió evaluar cuantitativamente el número más probable de grupos en los datos. Este método compara la suma de la varianza intra-grupo cuando el conjunto de datos se divide en  $k$  grupos. De esta forma, el número óptimo de grupos será aquel en el que se minimice la suma de la varianza intra-grupo. Con esto en mente, se construyeron agrupaciones constituidas por 1 hasta 15 grupos. El número de grupos óptimo, es el mínimo de grupos en el que la varianza intra-grupo no disminuye notablemente cuando se compara con la varianza inter-grupal dividiendo el conjunto de datos en más grupos. Por ejemplo, si la varianza intra grupal de un conjunto de datos dividido en 3 grupos, es mucho menor que la varianza del conjunto de datos dividida en 2 grupos, pero similar a la varianza de los datos divididos en 4 grupos, esto quiere decir que el número de grupos presente en los datos es probablemente 3. La estimación de la varianza intra-grupos fue calculada utilizando la función “*kmeans*” en R.

Segundo, se estimó la probabilidad de asignar correctamente una especie a un polinizador dadas sus características morfológicas por medio de un análisis lineal discriminante (ALD), utilizando solo las especies para las que se obtuvo información sobre sus polinizadores. Posteriormente, para evaluar la sensibilidad (probabilidad de asignar correctamente una especie a su síndrome de polinización) del ALD, se dividió el conjunto de datos en un conjunto de entrenamiento que consistía en el 80% de los datos y un conjunto de prueba con el 20% restante. Empleando el conjunto de entrenamiento se estimó la función discriminante y subsecuentemente utilizamos estas funciones discriminantes para predecir el síndrome de polinización de las especies en el conjunto de prueba. Esta operación se repitió 1000 veces tomando en cada interacción un conjunto de datos de entrenamiento y prueba diferente, pero manteniendo la proporción de 80% de

entrenamiento y 20% de prueba. Finalmente, utilizamos el promedio de estas 1000 interacciones como la sensibilidad promedio del análisis. Esta probabilidad es directamente proporcional al grado de diferenciación en la morfología entre especies con diferentes síndromes de polinización.

Tercero, utilizamos un análisis de similitud, basado en la matriz de distancia euclidiana entre las especies. Este análisis de similitud permite evaluar por medio de permutaciones si la similitud entre las especies de un mismo grupo es mayor que la similitud entre especies de diferentes grupos. La hipótesis nula sugiere que la diferencia entre grupos es similar a la diferencia encontrada dentro de los grupos, por lo tanto, no hay diferencias morfológicas entre las especies con diferentes síndromes de polinización. En caso de rechazar esta hipótesis nula el modelo de síndromes de polinización se vería soportado. Este análisis también se realizó solamente con el subconjunto de las especies para las cuales tenía información sobre sus polinizadores.

Cuarto, para determinar si el clima influencia la morfología floral, las 19 variables bioclimáticas fueron reducidas a dos variables ortogonales por medio de un análisis de componentes principales. Para el cual usamos las variables originales estandarizadas para que tuvieran media de cero y varianza igual a uno. Posteriormente, para determinar si las variables climáticas predicen la morfología floral, utilizamos dos medidas del nicho climático de las especies que corresponde al conjunto de valores de variables climáticas en las que las especies pueden sostener poblaciones viables (Grinnell 1917). El centroide del polígono convexo corresponde al valor medio de condiciones ambientales en las que la especie puede sobrevivir y el volumen del polígono convexo corresponde a la variabilidad ambiental que la especie puede soportar (Cornwell y Ackerly 2006). Una especie ampliamente distribuida tendrá un volumen mayor que una especie restringida a pesar de que las dos especies pueden tener valores similares de la posición (centroide) del nicho. Para estimar el centroide y el volumen del mínimo polígono convexo (MCP) climático de cada una de las especies, se seleccionaron solo aquellas con diez o más coordenadas únicas. El cálculo del centroide y el volumen se realizó utilizando los dos primeros componentes construidos con las variables climáticas. Posteriormente, fue calculado un único valor para el centroide utilizando un escalamiento multidimensional, con el fin de estimar la posición

climática de cada especie con respecto a las demás. Este procedimiento es equivalente al análisis de coordenadas principales o PCOA (Gower, 1966). El centroide y volumen del mínimo polígono convexo fue calculado con la función “*convhulln*” del paquete *geometry* (Nguyen *et al.*, 2019) mientras que para el escalamiento multidimensional se utilizó la función “*cmdscale*” de R de la librería (“*mva*”). Con la ordenación métrica de la posición relativa del nicho de las especies en relación con las demás especies en la base de datos, se calcularon las covarianzas o correlaciones entre las medias de cada especie de los componentes principales 1 y 2 y la posición del nicho. Esto permitió interpretar climáticamente el ordenamiento del centroide del nicho climático. Finalmente, para estimar la relación entre la morfología floral y el nicho climático de cada especie se realizaron cuatro modelos lineales uno con cada uno de los componentes principales de la morfología que corresponde a cuatro dimensiones diferentes de la morfología floral como variables dependientes y la posición y el volumen del polígono convexo como independientes. Todos los análisis fueron realizados utilizando el software Rstudio 2.15 (R desarrollo Core Team 2015. Disponible online en: <https://cran.r-project.org/bin/windows/base/>).

### 3. Resultados

La revisión de la literatura arrojó 10.333 resultados utilizando la palabra *Mucuna*\* y 796 artículos científicos utilizando la combinación de palabras *Mucuna*\* y *Pollinat*\* de los cuales 27 contuvieron información sobre descripciones taxonómicas y 24 artículos con información sobre la descripción de la biología de polinización. Obtuvimos información de la morfología floral para 452 ejemplares de herbario lo suficientemente bien conservados que representan 79 de las 105 especies pertenecientes al género *Mucuna* con distribución Pantropical. El número de individuos empleado para la descripción morfológica tuvo un mínimo de 2 y un máximo de 10 individuos por especie. Así mismo se obtuvo información sobre los polinizadores para 22 de las 79 especies en el análisis morfológico (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.3**).

**Tabla 3.** Síndrome de polinización reportado para algunas especies a partir de la literatura.

Espece	Distribución	Grupo polinizador	Referencia
<i>Mucuna argyrophylla</i> Standl.	México, a Nicaragua	Murciélagos	(Moura et al. 2016; Moura et al. 2018)

<i>Mucuna bennettii</i> F.Muell.	Nativa de Papúa Nueva Guinea	Aves	(Wiriadinata, et al. 2016)
<i>Mucuna birdwoodiana</i> Tutcher	China, Filipinas y Hong Kong	Mamíferos no voladores	(Kobayashi, Gale, et al. 2019)
<i>Mucuna championii</i> Benth.	Endémica en el sureste de China en Hong Kong	Murciélagos y mamíferos no voladores	(Kobayashi, Gale, et al. 2021)
<i>Mucuna flagellipes</i> Vogel ex Hook.f.	África tropical - zonas húmedas desde Sierra Leona a Camerún, República Centroafricana, República Democrática del Congo, Ruanda y Uganda, al sur con el norte de Angola	Murciélagos	(Wiriadinata, et al. 2016)
<i>Mucuna gigantea</i> (Willd.) DC.	Estados Unidos (Hawái), Sur África y Australia	Murciélagos	(Geiselman 2010)
<i>Mucuna holtonii</i> (Kuntze) Moldenke	MesoAmerica y Colombia	Murciélagos	(Von Helversen y von Helversen 1999)
<i>Mucuna japira</i> A.M.G.Azevedo, K.Agostini & Sazima	Endémica de Brasil	Aves	(Agostini, et al. 2006)
<i>Mucuna killipiana</i> Hern.Cam. & C.Barbosa	Endémica de Colombia	Aves	(Wiriadinata, et al. 2016)
<i>Mucuna macrocarpa</i> Wall.	China, Japón, Tailandia, Vietnam	Mamíferos no voladores	(Kobayashi et al. 2015; Kobayashi, Denda, et al. 2018)
<i>Mucuna macropoda</i> Baker f.	Papúa Nueva Guinea	Murciélagos	(Hopkins y Hopkins 1993)
<i>Mucuna mollis</i> (Kunth) DC.	Endémica de Colombia	Murciélagos	(T. M. Moura et al. 2016)
<i>Mucuna monosperma</i> Roxb. ex Wight	India y Tailandia	Murciélagos	(Geiselman 2010)
<i>Mucuna mutisiana</i> (Kunth) DC.	República dominicana, Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela	Murciélagos	(Rebolledo Contreras 2021)
<i>Mucuna pruriens</i> (L.) DC.	Pantropical	Murciélagos	(Geiselman 2010)
<i>Mucuna reticulata</i> Burck	Indonesia y Filipinas	Murciélagos	(Geiselman 2010)
<i>Mucuna rostrata</i> Benth.	Las Antillas, Centro América y Sur América hasta Brasil	Aves	(Wiriadinata, et al. 2016)
<i>Mucuna sempervirens</i> Hemsl.	China, Japón, Belgium	Mamíferos no voladores	(Gao et al. 2013, Liu et al. 2013)
<i>Mucuna sloanei</i> Fawc. & Rendle	A través de todo el Neotrópico	Aves	(Agostini, et al. 2006, Wiriadinata, et al. 2016)
<i>Mucuna stanleyi</i> C.T.White	Papúa Nueva Guinea	Mamíferos no voladores	(Wiriadinata, et al. 2016)
<i>Mucuna thailandica</i> Niyomdham & Wilmot- Dear	Tailandia	Mamíferos no voladores	(Kobayashi, Panha, et al. 2021)
<i>Mucuna urens</i> (L.) Medik.	Las Antillas, Centro América y Sur América hasta Brasil	Murciélagos	(Fleming, et al. 2009; Sazima 1999)

### 3.1 Variabilidad morfológica explicada por los diferentes síndromes de polinización

Los cuatro primeros componentes principales construidos a partir de las variables morfológicas explicaron el 72.53 % de la variabilidad en la morfología floral, donde los dos primeros componentes explicaron el 32,38 % y 17,54% de la variación respectivamente (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.4). El primer componente principal está negativamente relacionado con la longitud de las flores, longitud del pétalo de la quilla, longitud del pétalo del estándar y la longitud del pétalo del ala, que se puede interpretar como la medida del tamaño de la flor y sus pétalos. El segundo componente principal estuvo principalmente asociado negativamente con la variabilidad de la longitud de las flores, variabilidad de la longitud del pétalo de la quilla, variabilidad de la longitud del pétalo del estándar, variabilidad de la longitud del pétalo del ala, que se puede interpretar como la medida de la variabilidad de las flores. El tercer componente está asociado negativamente con longitud del pedúnculo y una relación positiva con respecto a la saturación del color del pétalo (S), que se puede interpretar como la medida de la exposición de las flores para la atracción de sus polinizadores. Finalmente, el cuarto componente principal estuvo asociado positivamente con el número de flores por inflorescencia y negativamente con la longitud del pedúnculo y la variabilidad de la longitud del pétalo estándar.

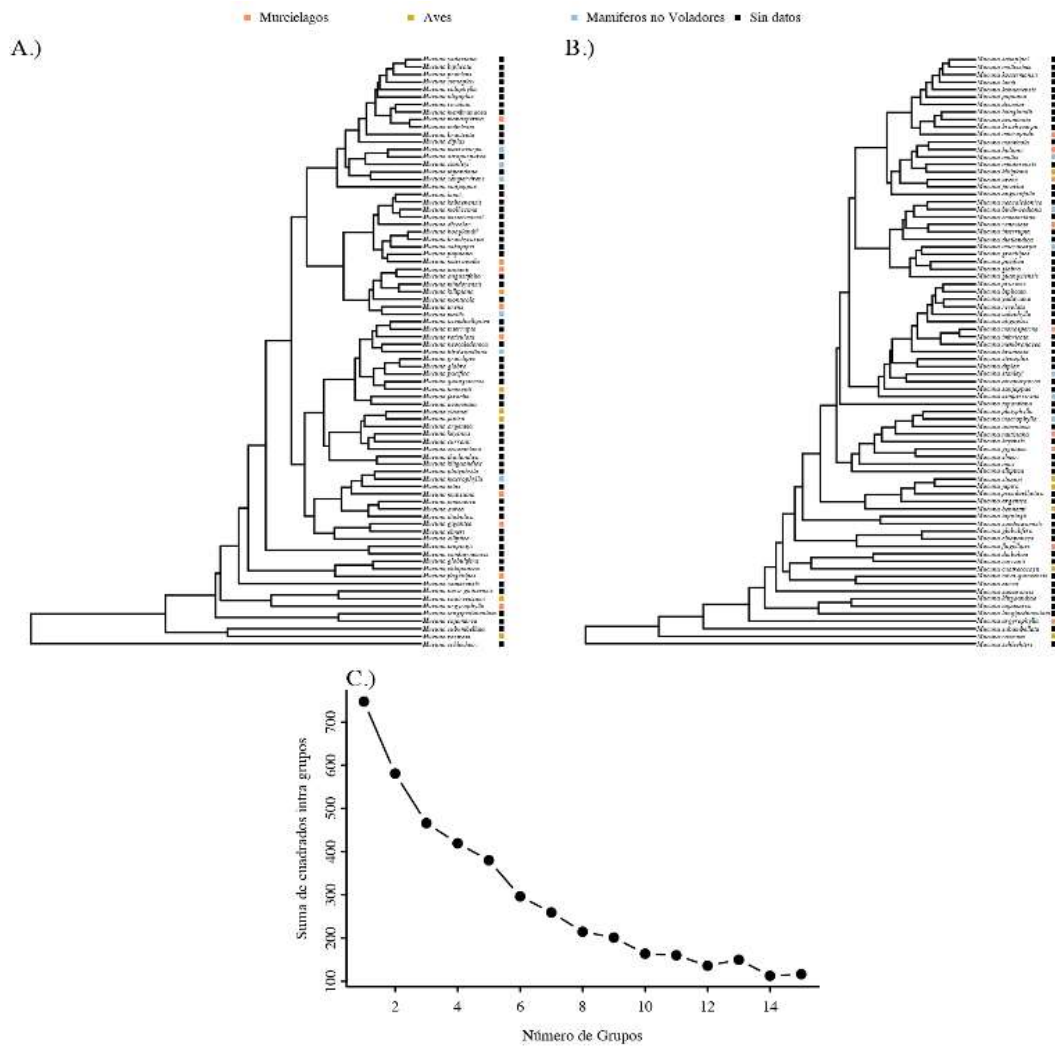
**Tabla 4.** Matriz de cargas factoriales arrojadas por los PCA para las variables de morfología floral. En negrilla se resaltan las variables asociadas con cada uno de los componentes. Presento adicionalmente las desviaciones estándar y la variación explicada por cada uno de los componentes.

Variabes fenológicas florales	PC1	PC2	PC3	PC4
Longitud del pedúnculo	0.018	-0.260	<b>-0.455</b>	<b>-0.405</b>
Numero de flores por inflorescencia	0.012	-0.234	-0.316	<b>0.588</b>
Longitud de las flores	<b>-0.450</b>	0.208	-0.009	-0.020
Variabilidad de la longitud de las flores	-0.260	<b>-0.432</b>	-0.051	0.026
Longitud del pétalo de la quilla	<b>-0.458</b>	0.213	-0.017	0.078
Variabilidad de la longitud del pétalo de la quilla	-0.174	<b>-0.408</b>	0.367	0.294
Longitud del pétalo del estándar	<b>-0.400</b>	0.231	-0.104	-0.241
Variabilidad de la longitud del pétalo del estándar	-0.150	<b>-0.406</b>	-0.129	<b>-0.440</b>
Longitud del pétalo del ala	<b>-0.451</b>	0.195	-0.038	0.132
Variabilidad de la longitud del pétalo del ala	-0.254	<b>-0.338</b>	0.380	0.0351
Tono del color del pétalo (H)	0.199	0.252	0.291	-0.007
Saturación del color del pétalo (S)	0.021	-0.045	<b>0.545</b>	-0.353

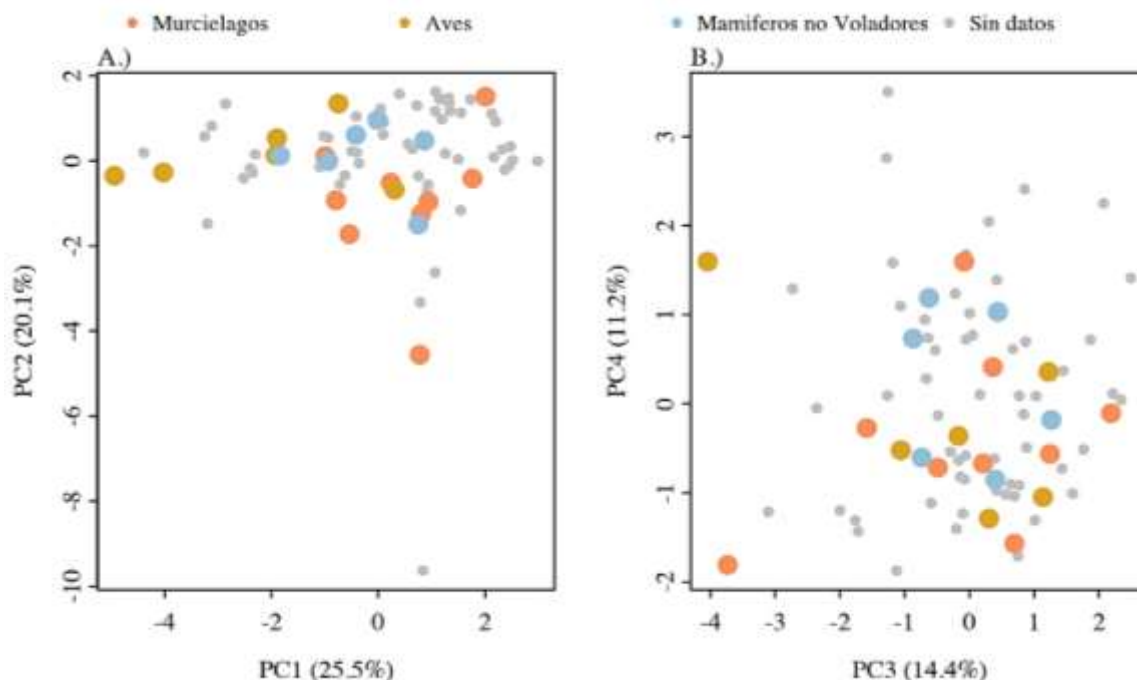
Desviación Estandar (1,..., p=9):	1.971	1.451	1.281	1.035
Varianza	32,38 %	17,54 %	13,68 %	8,93 %

A partir de la revisión de la literatura obtuve información sobre los polinizadores de 22 de las 79 especies en el análisis morfológico (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Los datos no muestran una agrupación clara entre las especies para las que la literatura reporta polinizadores similares (Figura 1. Dendrograma resultante para las distancias euclidianas con los resultados del A.) análisis de componentes principales para las variables morfológicas y B.) las variables morfológicas crudas. Figura 1). El número de grupos óptimo en el cual se pueden dividir los datos es de por lo menos siete, lo cual no es consistente con los tres grupos de polinizadores reportados en la literatura para el género (Figura 1). El análisis discriminante tuvo una probabilidad de asignación correcta de 0.86 y el análisis de sensibilidad sugirió que la sensibilidad promedio del ADL fue de 0.55 (Cuantiles 2.5 y 97.5: 0, 0.8). Finalmente, el análisis de similitud mostró que la variación intra grupal dada por las especies con los mismos polinizadores fue significativamente menor que la variación entre grupos (ANOSIM:  $R = 0.1715$ ,  $p = 0.024$ , número de permutaciones = 999; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).





**Figura 1.** Dendrograma resultante para las distancias euclidianas con los resultados del A.) análisis de componentes principales para las variables morfológicas y B.) las variables morfológicas crudas. C) muestra la suma de cuadrados cuando se dividen los datos entre 1 y 14 grupos.



**Figura 2.** Distribución morfológica de 82 especies de plantas del género *Mucuna* descrita por cuatro componentes principales. La variabilidad en la morfología explicada por (A) los componentes principales 1 y 2 y (B) los componentes principales 3 y 4. La variabilidad explicada por cada uno de los componentes principales está dada entre paréntesis. Los diferentes síndromes de polinización están representados en los diferentes colores.

### 3 Variabilidad morfológica explicada por el clima

Se obtuvieron datos de ubicaciones espaciales (latitud y longitud) de 7.350 individuos para 68 especies (min 5, max 2281 registro por especie). Los cuatro primeros componentes principales construidos a partir de las variables climáticas explicaron el 87,72% de la variabilidad en la del clima donde los dos primeros componentes explicaron el 34,6 % y 29,93 % de la variación respectivamente (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). El primer componente principal está negativamente relacionado con la precipitación del trimestre más húmedo y del trimestre más frío, se puede interpretar este componente como una medición de las lluvias en las temporadas frías y húmedas. El segundo componente principal estuvo principalmente asociado positivamente con la estacionalidad en la temperatura, la temperatura mínima en el mes más frío y la temperatura promedio en el trimestre más seco, este componente se puede interpretar como la medida de cuanto varían los datos de temperatura mínima en el mes más frío y el promedio de la temperatura durante el trimestre las seco. El tercer componente está relacionado

negativamente con la temperatura máxima del mes más caluroso, la temperatura promedio del trimestre más húmedo. Finalmente, el cuarto componente principal estuvo positivamente relacionado con la temperatura promedio del trimestre más caluroso y negativamente relacionado con la temperatura promedio del trimestre más frío. En estos dos últimos componentes mide principalmente la temperatura.

**Tabla 5.** Matriz de cargas factoriales arrojadas por los PCA para las variables climáticas. En negrilla se resaltan las variables asociadas con cada uno de los componentes. Presento adicionalmente las desviaciones estándar y la variación explicada por cada uno de los componentes.

VARIABLES AMBIENTALES	PC1	PC2	PC3	PC4
Temperatura promedio anual	<b>-0.349</b>	0.171	0.111	-0.059
Promedio mensual de los rangos diurnos (temp max – temp min)	0.022	0.134	-0.223	0.225
Isotermalidad (BIO1/BIO7) * 100	-0.251	-0.142	-0.316	0.229
Estacionalidad en temperatura (desviación estándar * 100)	0.291	0.137	0.265	-0.242
Temperatura máxima en el mes más caluroso	-0.196	0.299	0.206	-0.141
Temperatura mínima en el mes más frío	<b>-0.383</b>	0.013	0.007	0.009
Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)	0.281	0.197	0.138	-0.109
Temperatura promedio del trimestre más húmedo	-0.218	0.235	0.290	-0.231
Temperatura promedio del trimestre más seco	<b>-0.378</b>	0.079	-0.019	0.045
Temperatura promedio del trimestre más caluroso	-0.225	0.264	0.263	-0.202
Temperatura promedio del trimestre más frío	<b>-0.383</b>	0.064	-0.036	0.060
Precipitación anual	-0.097	<b>-0.363</b>	0.240	0.050
Precipitación en el mes más húmedo	-0.039	-0.196	<b>0.409</b>	<b>0.382</b>
Precipitación en el mes más seco	-0.084	<b>-0.336</b>	0.011	<b>-0.355</b>
Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)	0.066	0.288	0.171	<b>0.439</b>
Precipitación en el trimestre más húmedo	-0.040	-0.218	<b>0.415</b>	<b>0.346</b>
Precipitación en el trimestre más seco	-0.092	<b>-0.349</b>	0.013	<b>-0.338</b>
Precipitación en el trimestre más caluroso	0.107	-0.225	<b>0.352</b>	-0.053
Precipitación en el trimestre más frío	-0.186	-0.254	-0.011	-0.010
Desviación Estándar (1,..., p=19):	2.555	2.325	1.690	1.350
Varianza				

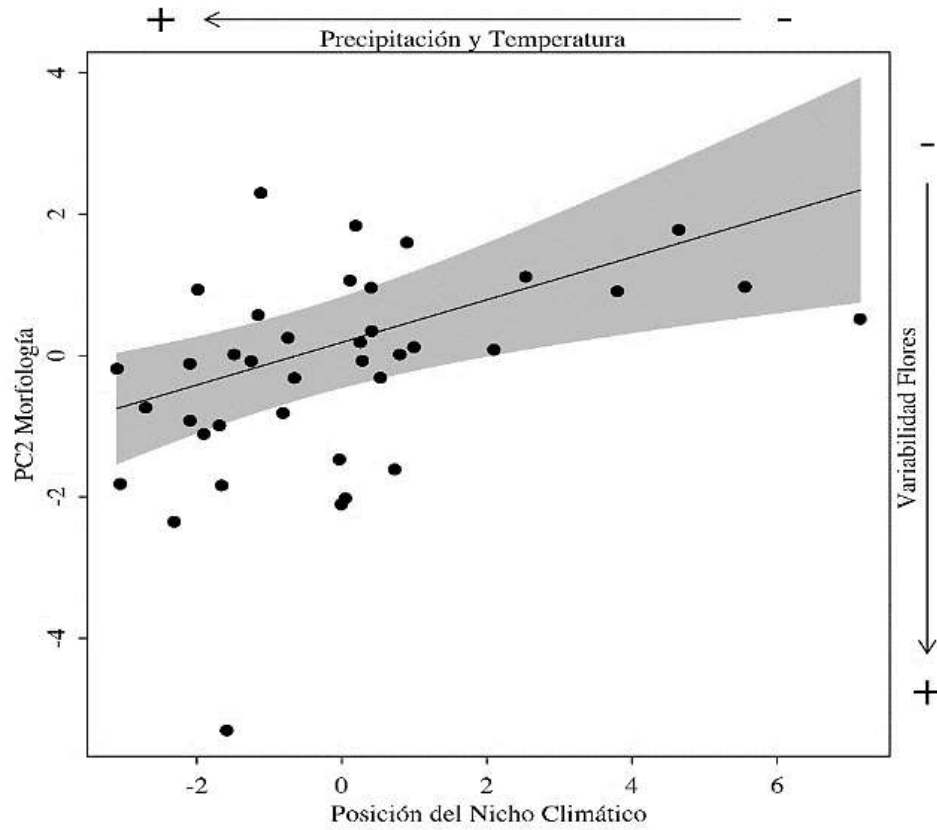
### Contribución relativa de las variables climáticas a la morfología floral

Los resultados muestran que la posición del nicho está positiva y fuertemente correlacionada con los dos primeros componentes principales de las variables bioclimáticas (PC1: 0,79 y PC2: 0,69). De nuestros cuatro modelos propuestos, el único modelo que explicó una proporción de la variación significativa fue la relación entre el PC2 de la morfología y la posición y el volumen del nicho climático (**Tabla 6** y **Error! No se encuentra el origen de la referencia.3**). Los resultados sugieren que la posición del nicho está positivamente

relacionada con el eje de la morfología mientras que el volumen no está asociado con la morfología. Dado que el componente PC2 de la morfología es una medida de la variabilidad de las flores y la posición del nicho esta negativamente relacionado con la precipitación y la temperatura, la relación entre la posición del nicho y el PC2 morfológico sugiere que, en ambientes de mayor temperatura y precipitación, las flores son más variables dentro de la misma especie. El coeficiente negativo del volumen en este modelo tiene una interpretación similar pues a mayor volumen del nicho climático mayor variabilidad en la morfología. Sin embargo, este coeficiente no fue significativo.

**Tabla 6.** Coeficiente de regresión y su significancia para los cuatro modelos de regresión lineal que examinan la relación entre el nicho climático (posición y volumen) en la variabilidad de la morfología floral.

	Estimado	Std estándar	t valor	Pr (>  t )	P-valor
<b>PC Mod 1</b>					
(a) PC1 Morfología: principalmente relacionado negativamente con la longitud de las flores y de los pétalos de la quilla, el estándar y el ala.					
(Intercepto)	0.600940	0.474616	1.266	0.214	
Posición	0.049442	0.139750	0.354	0.726	
Volumen	-0.013394	0.008981	-1.491	0.145	0.3402
<b>PC Mod 2</b>					
(b) PC2 Morfología: principalmente relacionado negativamente con el rango de la longitud de las flores y de los pétalos de la quilla, el estándar y el ala.					
(Intercepto)	0.18411	0.32393	0.568	0.57341	
Posición	0.30133	0.09538	3.159	<b>0.00325 **</b>	
Volumen	-0.01026	0.00613	-1.674	0.10297	<b>0.008818</b>
<b>PC Mod 3</b>					
(c) PC3 Morfología: principalmente relacionado negativamente con la longitud del pedúnculo y positivamente con la saturación del color.					
(Intercepto)	-0.398695	0.282323	-1.412	0.167	
Posición	-0.040859	0.083130	-0.492	0.626	
Volumen	0.007852	0.005342	1.470	0.151	0.3474
<b>PC Mod 4</b>					
(d) PC4 Morfología: principalmente relacionado negativamente con el rango de la longitud del pétalo estándar y la saturación del color.					
(Intercepto)	-0.549084	0.259795	-2.114	<b>0.0418 *</b>	
Posición	-0.002171	0.076497	-0.028	0.9775	0.4125
Volumen	0.006462	0.004916	1.315	0.1972	



**Figura 3.** Relación entre la posición del nicho de polinización y el PC2 de la morfología floral de las especies de plantas del género *Mucuna*.

## 4 Discusión

Se estudio la especialización en la polinización y la contribución relativa de los polinizadores y el clima para explicar la variación en la morfología floral a nivel interespecífico utilizando 79 especies del género *Mucuna*. Los resultados de los análisis muestran que tanto los polinizadores como el clima contribuyen en la variación de la morfología floral. Aquí, consideramos que el tamaño de las flores está fuertemente ligado a los patrones y tipo de visitante cuyas preferencias podrían estar determinando de forma directa la variedad de las flores de *Mucuna* mostrando evidencia en favor de los síndromes de polinización por aves y mamíferos. Además, encontramos evidencia que el nicho climático e hídrico de las especies determina la variabilidad de las flores, donde especies que poseen nichos con temperatura y precipitación alta tienen flores con mayor variabilidad en la longitud de las flores y sus pétalos.

### 4.1 Los síndromes de polinización contribuyen a la explicación de la variación en la morfología floral.

La morfología floral de las especies de *Mucuna* parece ser significativamente diferente de acuerdo con sus polinizadores. Las flores de *Mucuna* polinizadas por aves tienden a ser más grandes, contrario a las especies polinizadas por mamíferos que suelen ser más pequeñas. Este patrón se evidencia con la agrupación de especies polinizadas por aves y mamíferos a lo largo del PC1 morfológico (**Figura 2**), el cual muestra una relación negativa con respecto al tamaño de la flor y sus pétalos. Estadísticamente, este resultado es soportado por la prueba da ANOSIM, el cual muestra que la variación intragrupal es significativamente menor que la variación intergrupala (**Figura 2**). Por lo tanto, es probable que aves y mamíferos ejerzan presiones de selección diferentes sobre el tamaño de la flor en estas especies (Agostini *et al.*, 2011b; Gao *et al.*, 2013). Especies de mucuna polinizadas por aves grandes como *Cacicus haemorrhous* o *Psarocolius decumanus*, poseen generalmente flores grandes con pedúnculos cortos. Este es el caso específico de *Mucuna japura*, polinizada por *C. haemorrhous* (Agostini *et al.* 2006). Por el contrario, las especies del género, polinizadas por murciélagos neotropicales como *Glossophaga commissarisi*, *Glossophaga soricina* y *Glossophaga longirostris*, tienden a tener flores considerablemente

más pequeñas que las polinizadas por aves (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019; Rebolledo Contreras, 2021; von Helversen & von Helversen, 1999). Sin embargo, estas flores polinizadas por estos murciélagos tienen variación considerable en otras características como el color.

A pesar de la evidencia que muestran nuestros resultados, estos soportan parcialmente los síndromes de polinización por aves y mamíferos, aunque aún no es clara la asignación de un polinizador en las especies de *Mucuna* dentro del modelo de diferenciación clásica del síndrome de polinización quiropterofílico y mamíferos no voladores. La ausencia de correlación entre las variables como el color de las flores, la longitud del pedúnculo y de los pétalos con el clásico sistema de polinización quiropterofílico y mamíferos no voladores, sugiere que, la asociación entre estos rasgos y los polinizadores es más débil y menos consistente. Es posible que, primero, las características seleccionadas en este estudio presentan una relación sustancialmente baja para la atracción del polinizador, por lo tanto se recomienda seleccionar otras características involucradas en la transferencia directa del polen como la oferta y calidad del néctar o la posición de las estructuras reproductivas para explorar desde otra perspectiva como la variación funcional de estos rasgos morfológicos analizados en este estudio influyen en el nicho de polinización y el respectivo emparejamiento de rasgos funcionales relativamente importantes como impulsores de estas interacciones. Estas últimas, podrían ser más importantes en el momento de la selección de la flor por parte del polinizador (Armbruster *et al.* 2004; Dellinger *et al.* 2019; Fenster, Martén-Rodríguez, y Schemske 2009). Un estudio por ejemplo, evaluó la consistencia en los caracteres de las flores de la subfamilia Meranieae (Melastomataceae) y sus polinizadores, reportando que los rasgos de eficiencia más que de atracción que fueron más importantes para la circunscripción de un síndrome de polinización (Dellinger *et al.* 2019).

Dado que, podría ser que los rasgos de las flores que determinan la selección de los polinizadores no se estén efectuando de forma independiente, si no, todas las características florales en combinación, un estudio más detallado del conjunto de variables morfológicas puede darnos un mejor entendimiento de los procesos de selección por parte de los polinizadores. En este sentido, sugiero la integración concerniente a variables relacionadas con el éxito reproductivo de las especies, la variabilidad en sus estructuras reproductivas de

las flores, sistemas de recompensa para polinizadores (Calidad y cantidad del néctar), atractores como el olor (Composición de las esencias volátiles), además de los requisitos que poseen estas especies de plantas para acceder a sus potenciales polinizadores en el espacio y el tiempo, que permitan delimitar con mayor claridad las características seleccionadas por polinizadores eficientes. El hecho de no incluir suficientes caracteres dentro del análisis, podría ser una posible explicación del bajo poder de asignación de un polinizador dentro del síndrome de polinización quiropterofílico y por mamíferos no voladores. En ese sentido es pertinente estudiar como los rasgos funcionales de ambas plantas y polinizadores para generar una mejor resolución de cómo se encuentra direccionando la selección en el mantenimiento de este importante proceso ecológico como la polinización.

#### **4.2 La Posición y volumen del nicho climático explica la variación en la morfología floral.**

Los resultados indican que el clima explica significativamente la variación de la morfología de las flores de *Mucuna*. En particular, encontramos que las flores que habitan regiones con temperatura y precipitación elevada tienden a tener una mayor variación en sus flores. Este patrón es difícil de explicar por medio de un efecto directo del clima sobre la morfología floral. En general, regiones con temperatura y precipitación anual elevada se ubican en zonas tropicales, las cuales tradicionalmente se ha reconocido por tener una mayor heterogeneidad de los hábitats que zonas templadas de temperaturas y precipitación baja. Esta variabilidad en el microhábitat puede generar variabilidad en las condiciones ambientales que se reconoce tienen un efecto sobre el tamaño de las flores (Espíndola y Pliscoff, 2019; Colantoni et al., 2018; Mekapogu et al., 2020; Carroll et al., 2001). Hasta la fecha se desconocen otros estudios que hayan reportado este patrón por lo que es importante hacer una investigación más a fondo sobre los efectos directos del clima sobre la variabilidad floral.

Una explicación alternativa al patrón observado de alta variabilidad floral en plantas que habitan zonas con temperatura y precipitación elevada está relacionada con la diversidad de los polinizadores. Las regiones tropicales de bosque húmedo son conocidas por tener la mayor diversidad del planeta. Esto no excluye a los posibles polinizadores o



visitantes florales. Consecuentemente, es posible que estas plantas que habitan regiones tropicales tengan una mayor diversidad de visitantes florales. En ese sentido, si las plantas son visitadas por una mayor variedad de organismos y una porción de estos realizan la polinización, no habría selección hacia un solo fenotipo si no hacia una variabilidad alta en la morfología floral. En todo caso, este no sería un efecto directo de las condiciones climáticas sobre la morfología floral, sino más bien uno indirecto a través de los polinizadores. Esta observación genera una predicción interesante y es que especies tropicales deberían tener una mayor variedad de visitantes florales y una mayor variabilidad floral que las especies de plantas de zonas templadas. Adicionalmente, el hecho que la temperatura y la precipitación alta favorezcan una alta variabilidad en las flores puede llevar a una alta tasa de especiación comparadas con especies que habitan zonas más frías y secas. Esto es particularmente cierto, si los dos mecanismos, la selección por los polinizadores y la variabilidad mediada por las condiciones climáticas, se acoplan para generar un rápido asilamiento reproductivo por medio de la especificidad de los polinizadores.

## **5. Agradecimientos**

Agradecimientos al Dr. a Juan Pablo Gómez E. por sus comentarios sobre borradores anteriores de este manuscrito y gran apoyo en la investigación, la Dr. María Cristina Martínez por sus aportes en el área de la Botánica y a los tres revisores anónimos por sus útiles comentarios. Este trabajo fue desarrollado como requisito para la titulación de Magister con énfasis en investigación por tal motivo se agradece al departamento de Matemáticas por la formación académica y al grupo de investigación del departamento de Química y Biología de la Universidad del Norte.

## 6. Referencias

- Agostini, K. (2004) ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE MUCUNA SP. NOV. (FABACEAE) NO LITORAL NORTE DE SÃO PAULO, BRASIL. 97.
- Agostini, K., Sazima, M. & Galetto, L. (2011a) Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. *Naturwissenschaften*, **98**, 933–942.
- Agostini, K., Sazima, M. & Galetto, L. (2011b) Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. *Naturwissenschaften*, **98**, 933–942.
- Agostini, K., Sazima, M. & Sazima, I. (2006) Bird Pollination of Explosive Flowers While Foraging for Nectar and Caterpillars I. *Biotropica*, **38**, 674–678.
- Aguilar, R., Marten-Rodríguez, S., Avila-Sakar, G., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M. & Quesada, M. (2015) A global review of pollination syndromes: A response to Ollerton et al. 2015. *Journal of Pollination Ecology*, **17**.
- Aguilar-Rodríguez, P.A., Tschapka, M., García-Franco, J.G., Krömer, T. & MacSwiney G, M.C. (2019) Bromeliads going batty: pollinator partitioning among sympatric chiropterophilous Bromeliaceae. *AoB PLANTS*, **11**, plz014.
- Anderson, B., Ros, P., Wiese, T.J. & Ellis, A.G. (2014) Intraspecific divergence and convergence of floral tube length in specialized pollination interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20141420.
- Azani, N., Babineau, M., Bailey, C.D., Banks, H., Barbosa, ArianeR., Pinto, R.B., Boatwright, JamesS., Borges, LeonardoM., Brown, GillianK., Bruneau, A., Candido, E., Cardoso, D., Chung, K.-F., Clark, RuthP., Conceição, A. deS., Crisp, M., Cubas, P., Delgado-Salinas, A., Dexter, KyleG., Doyle, JeffJ., Duminil, J., Egan, AshleyN., De La Estrella, M., Falcão, MarcusJ., Filatov, DmitryA., Fortuna-Perez, A.P., Fortunato, RenéeH., Gagnon, E., Gasson, P., Rando, J.G., Azevedo Tozzi, A.M.G. de, Gunn, B., Harris, D., Haston, E., Hawkins, JulieA., Herendeen, PatrickS., Hughes, ColinE., Iganci, JoãoR.V., Javadi, F., Kanu, S.A., Kazempour-Osaloo, S., Kite, GeoffreyC., Klitgaard, BenteB., Kochanovski, FábioJ., Koenen, ErikJ.M., Kovar, L., Lavin, M., Roux, M. le, Lewis, GwilymP., de Lima, HaroldoC., López-Roberts, M.C., Mackinder, B., Maia, V.H., Malécot, V., Mansano, VidalF., Marazzi, B., Mattapha, S., Miller, JosephT., Mitsuyuki, C., Moura, T., Murphy, DanielJ., Nageswara-Rao, M., Nevado, B., Neves, D., Ojeda, Dariol., Pennington, R.T., Prado, DariénE., Prenner, G., de Queiroz, L.P., Ramos, G., Ranzato Filardi, FabianaL., Ribeiro, PétaLaG., Rico-Arce, M. de L., Sanderson, MichaelJ., Santos-Silva, J., São-Mateus, WallaceM.B., Silva, MarcosJ.S., Simon, MarceloF., Sinou, C., Snak, C., de Souza, ÉlviaR., Sprent, J., Steele, KellyP., Steier, JuliaE., Steeves, R., Stirton, CharlesH., Tagane, S., Torke, BenjaminM., Toyama, H., Cruz, D.T. da, Vatanparast, M., Wieringa, JanJ., Wink, M., Wojciechowski, MartinF., Yahara, T., Yi, T. & Zimmerman, E. (2017) A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny – The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon*, **66**, 44–77.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der (1979) *The principles of pollination ecology*, 3d rev. ed. Pergamon Press, Oxford ; New York.

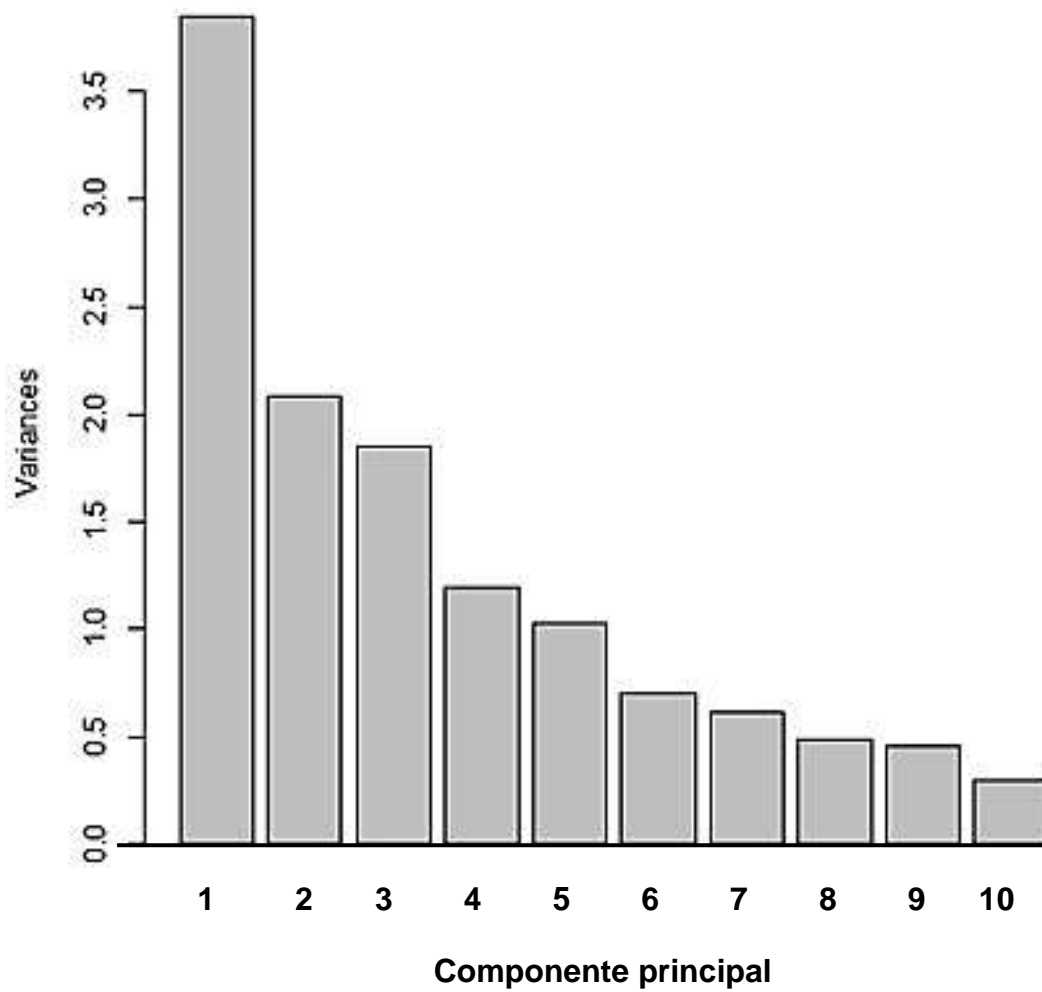
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004) Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 375–403.
- Fleming, T.H. & Muchhala, N. (2008) Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, **35**, 764–780.
- Freschet, G.T., Dias, A.T.C., Ackerly, D.D., Aerts, R., van Bodegom, P.M., Cornwell, W.K., Dong, M., Kurokawa, H., Liu, G., Onipchenko, V.G., Ordoñez, J.C., Peltzer, D.A., Richardson, S.J., Shidakov, I.I., Soudzilovskaia, N.A., Tao, J. & Cornelissen, J.H.C. (2011) Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages: Global patterns in plant species assembly. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 755–765.
- Gao, C., Ruirui, Z., Kun, D., Weichang, G. & Yongpeng, M. (2013) Scented nectar of *Mucuna sempervirens* and its ecological function: Scented nectar of *Mucuna sempervirens* and its ecological function. *Biodiversity Science*, **20**, 360–367.
- Gonzalez, A. (2018) Image J: una herramienta indispensable para medir el mundo biológico.
- Gower, J.C. (1966) Some Distance Properties of Latent Root and Vector Methods Used in Multivariate Analysis. 15.
- von Helversen, D. & von Helversen, O. (1999) Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature*, **398**, 760–760.
- Ho, W.W. & Smith, S.D. (2016) Molecular evolution of anthocyanin pigmentation genes following losses of flower color. *BMC Evolutionary Biology*, **16**, 98.
- Kobayashi, S., Denda, T., Liao, C., Lin, Y., Wu, S. & Izawa, M. (2018) Floral traits of mammal-pollinated *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae): Implications for generalist-like pollination systems. *Ecology and Evolution*, **8**, 8607–8615.
- Kobayashi, S., Gale, S.W., Denda, T. & Izawa, M. (2019) Civet pollination in *Mucuna birdwoodiana* (Fabaceae: Papilionoideae). *Plant Ecology*, **220**, 457–466.
- Kobayashi, S., Gale, S.W., Denda, T. & Izawa, M. (2021) Rat- and bat-pollination of *Mucuna championii* (FABACEAE) in HONG KONG. *Plant Species Biology*, **36**, 84–93.
- Mekapogu, M., Vasamsetti, B.M.K., Kwon, O.-K., Ahn, M.-S., Lim, S.-H. & Jung, J.-A. (2020) Anthocyanins in Floral Colors: Biosynthesis and Regulation in Chrysanthemum Flowers. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, 6537.
- Moura, T.M., Vatanparast, M., Tozzi, A.M.G.A., Forest, F., Wilmot-Dear, C.M., Simon, M.F., Mansano, V.F., Kajita, T. & Lewis, G.P. (2016) A Molecular Phylogeny and New Infrageneric Classification of *Mucuna* Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) including Insights from Morphology and Hypotheses about Biogeography. *International Journal of Plant Sciences*, **177**, 76–89.
- Moura, T.M.D., Lewis, G.P., Mansano, V.F. & Tozzi, A.M.G.A. (2018) A revision of the neotropical *Mucuna* species (Leguminosae—Papilionoideae). *Phytotaxa*, **337**, 1.
- Nguyen, L.K., Song, C., Ryu, J., An, P.T., Hoang, N.-D. & Kim, D.-S. (2019) QuickhullDisk: A faster convex hull algorithm for disks. *Applied Mathematics and Computation*, **363**, 124626.

- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N.M., Price, M.V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C.I. & Rotenberry, J. (2009) A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, **103**, 1471–1480.
- Ortiz-Acevedo, E., Gomez, J.P., Espeland, M., Toussaint, E.F.A. & Willmott, K.R. (2020) The roles of wing color pattern and geography in the evolution of Neotropical Preponini butterflies. *Ecology and Evolution*, **10**, 12801–12816.
- Rebolledo Contreras, M. (2021) Polinización de *Mucuna mutisiana* (Kunth) D.C. por murciélagos *Glossophaga soricina* y *Glossophaga longirostris* (Phyllostomidae: Glossophaginae) en el Bosque Seco Tropical (BsT) al norte de Colombia. *Revista Novedades Colombianas*, **16**, 77–99.
- Smith, S.D., Ané, C. & Baum, D.A. (2009) MACROEVOLUTIONARY TESTS OF POLLINATION SYNDROMES: A REPLY TO FENSTER ET AL. *Evolution*, **63**, 2763–2767.
- Tschapka, M. & von Helversen, O. (2007) Phenology, nectar production and visitation behaviour of bats on the flowers of the bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **23**, 385–395.
- Willmer, P. (2011) *Pollination and floral ecology*, Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Wilmot-Dear, C.M. (1992) A Revision of *Mucuna* (Leguminosae: Phaseoleae) in Thailand, Indochina and the Malay Peninsula. *Kew Bulletin*, **47**, 203.

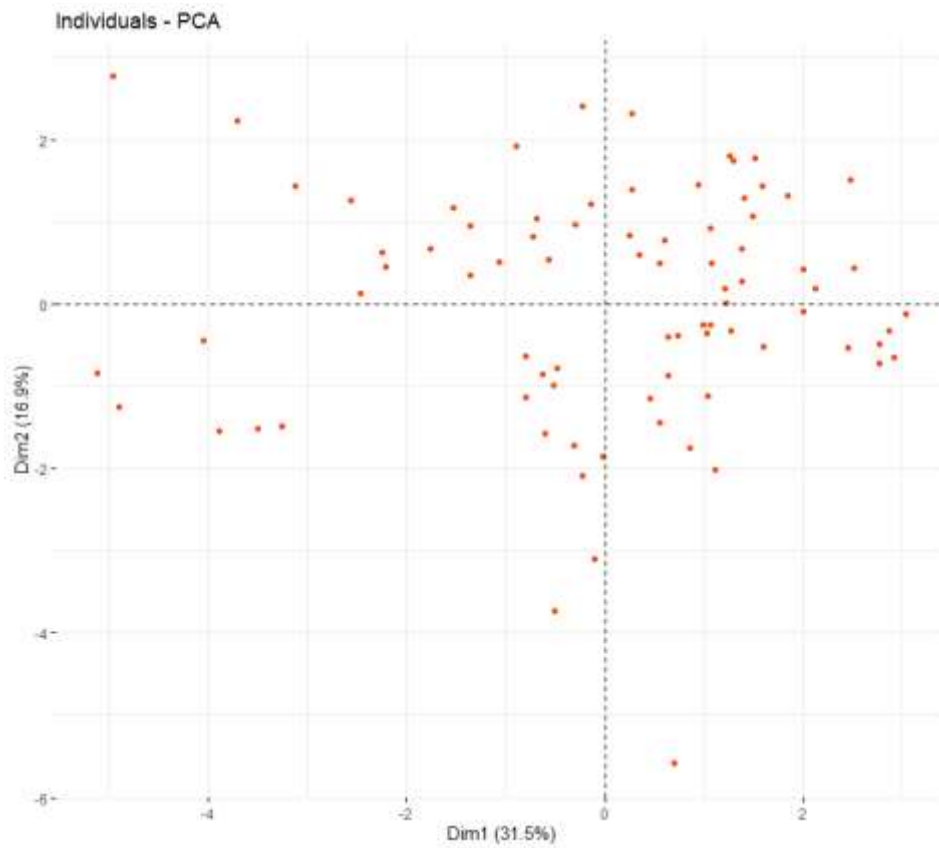
## 7. Anexos

**Anexo 1.** Proporción de variabilidad explicada por cada componente para los datos de la morfología floral. En el eje X se encuentra cada componente principal y en el eje Y la

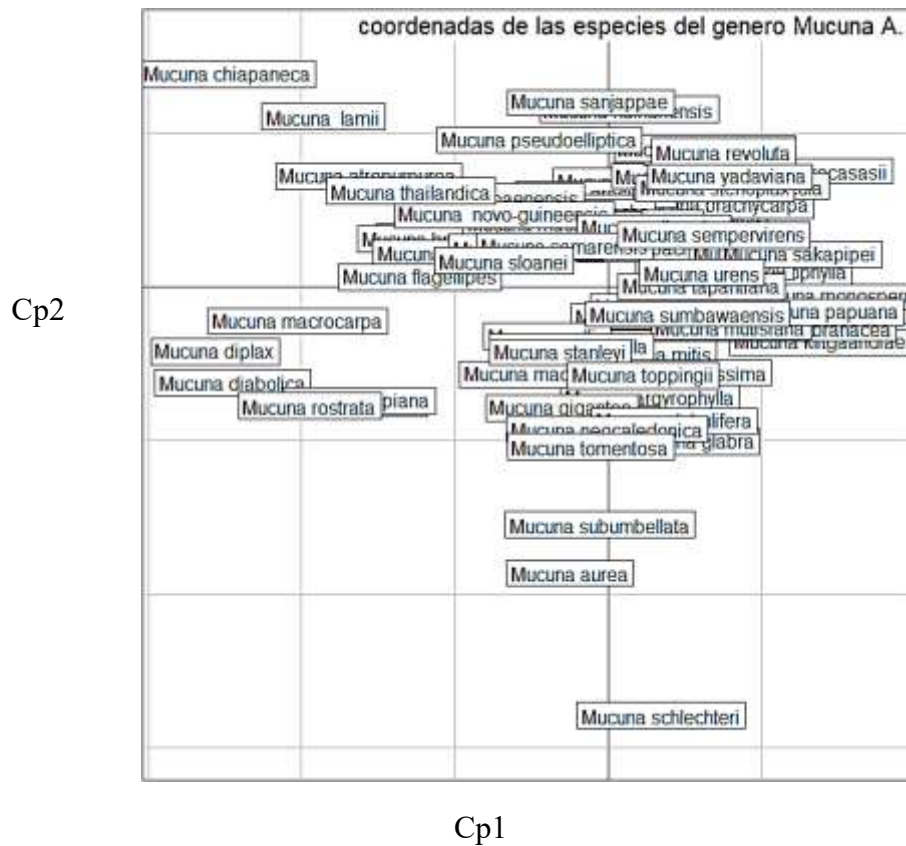
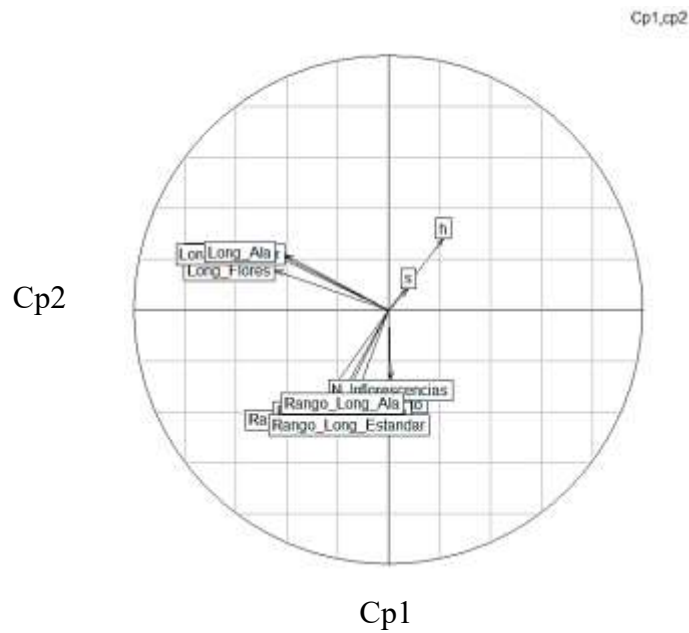
proporción de la varianza explicada para las variables. La mayor variabilidad se registró en los primeros cuatro PCA.  $\pm$ SD PC1: 1,459,  $\pm$ SD PC2: 1,264,  $\pm$ SD PC3: 1,247,  $\pm$ SD PC4: 1,039.



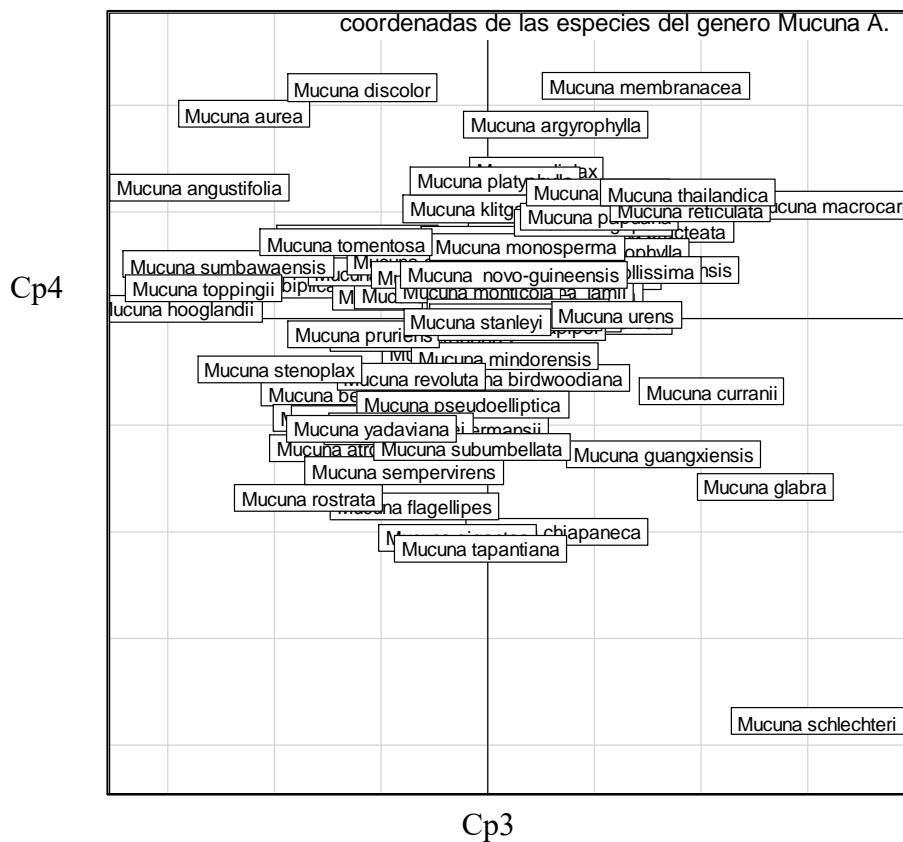
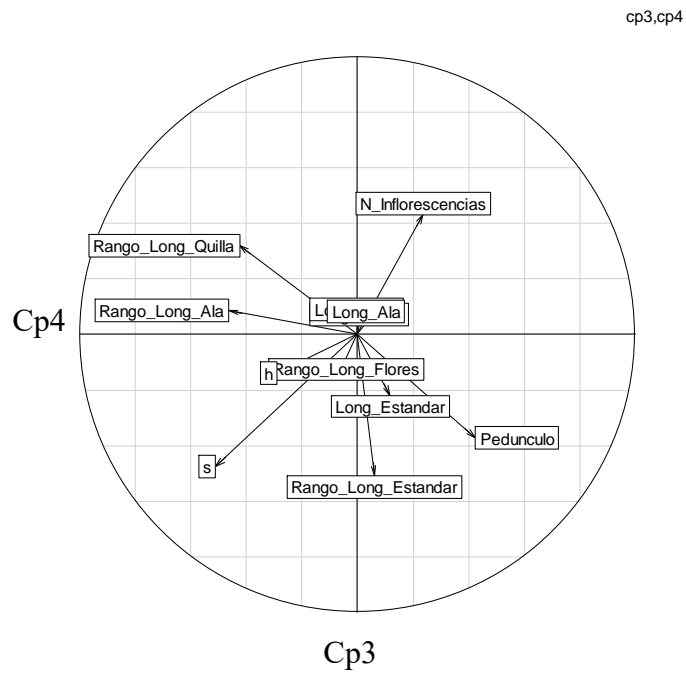
**Anexo 2.** Distribución de las especies de *Mucuna* A. de acuerdo las dimensiones de los componentes principales para la morfología floral.



**Anexo 3.** Círculos de correlaciones de las variables morfológicas y coordenadas de las especies del género *Mucuna* A. para los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2).

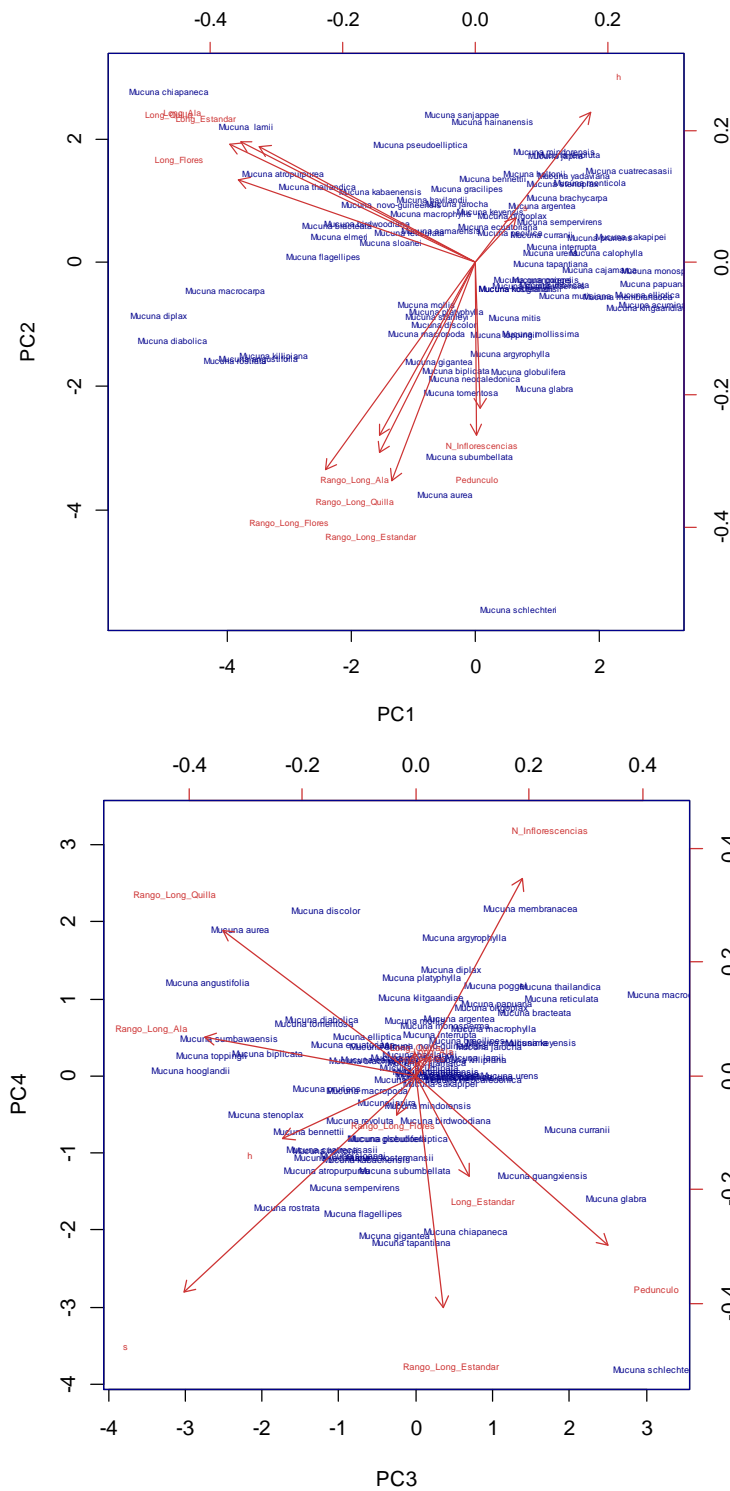


**Anexo 4.** Círculos de correlaciones de las variables morfológicas y coordenadas de las especies del género *Mucuna* A. para los dos primeros componentes principales (CP3 y CP4).

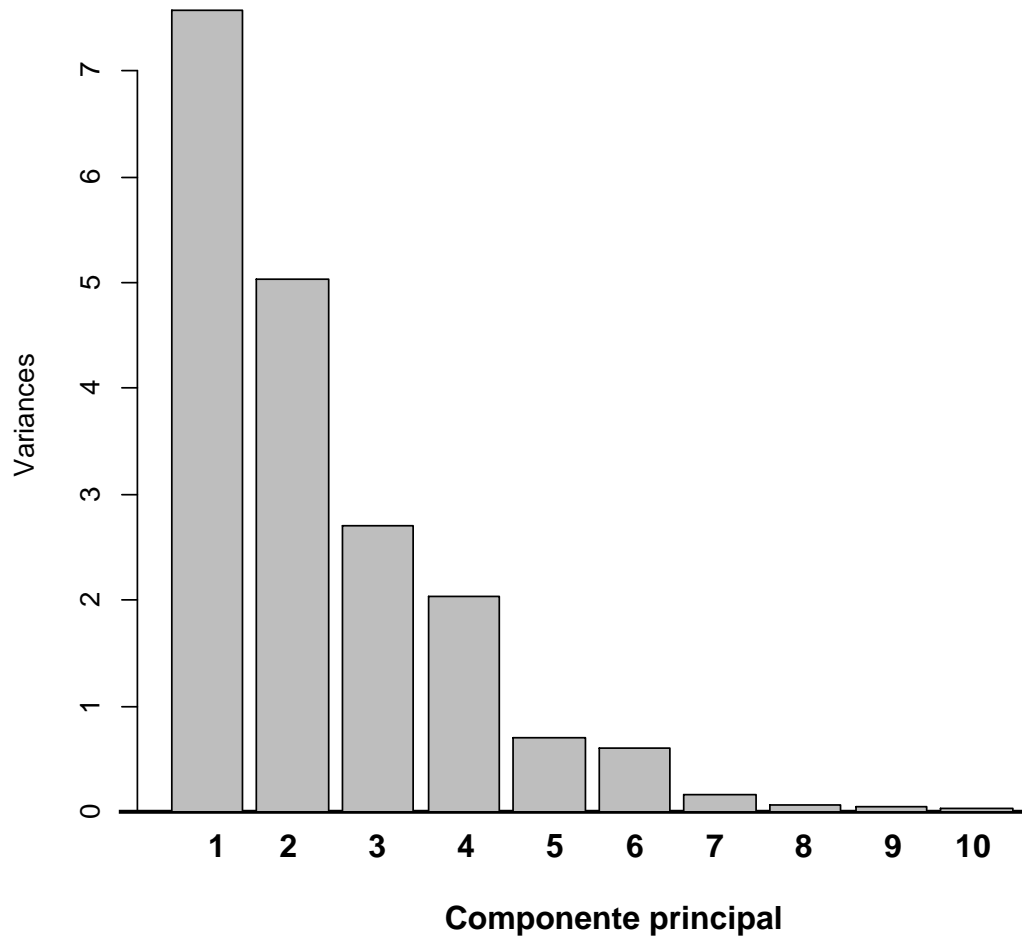




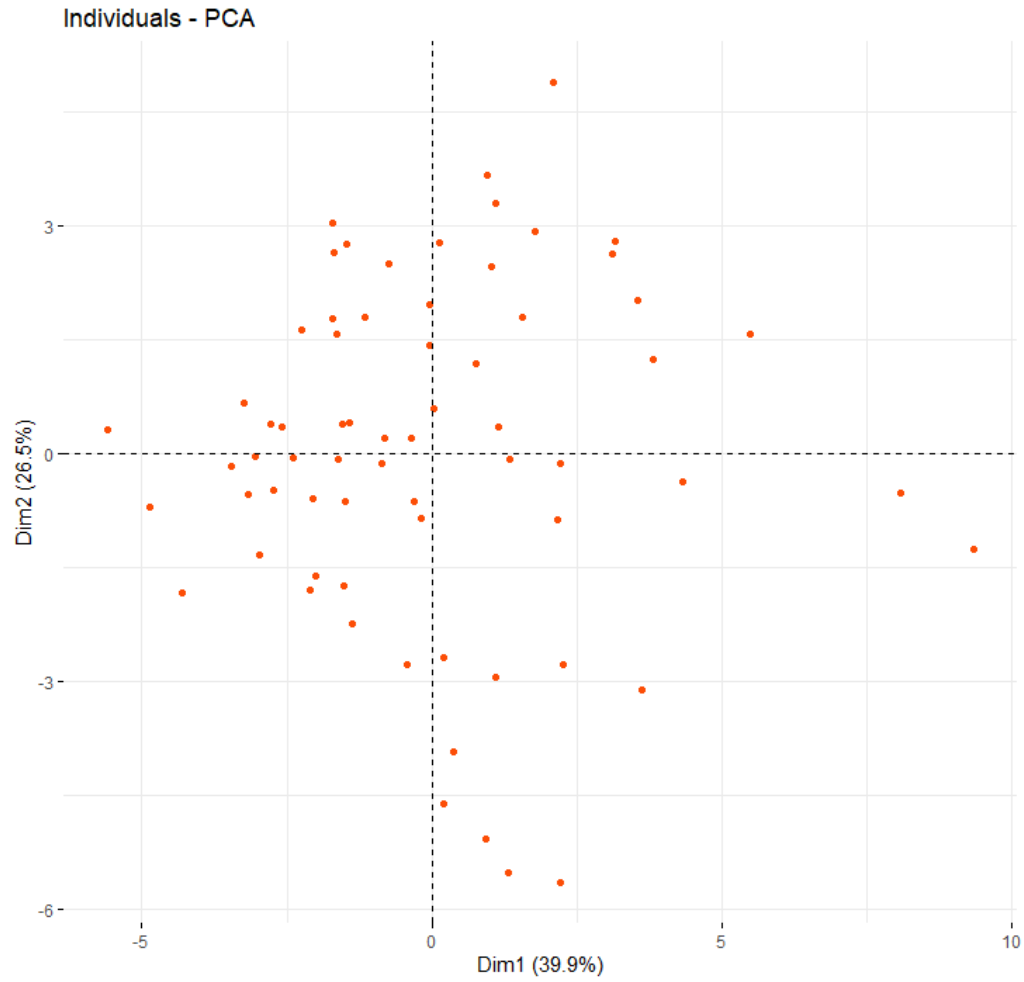
Anexo 5. Diagrama de las variables morfológicas y las coordenadas de las especies del género Mucuna A. para los componentes principales CP1 y CP2, CP3 y CP4.



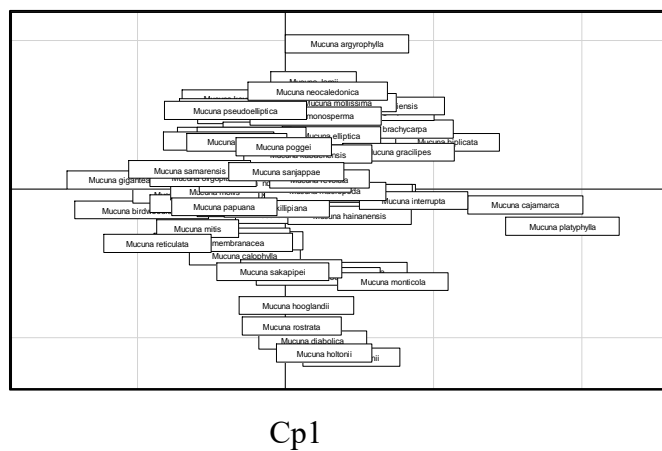
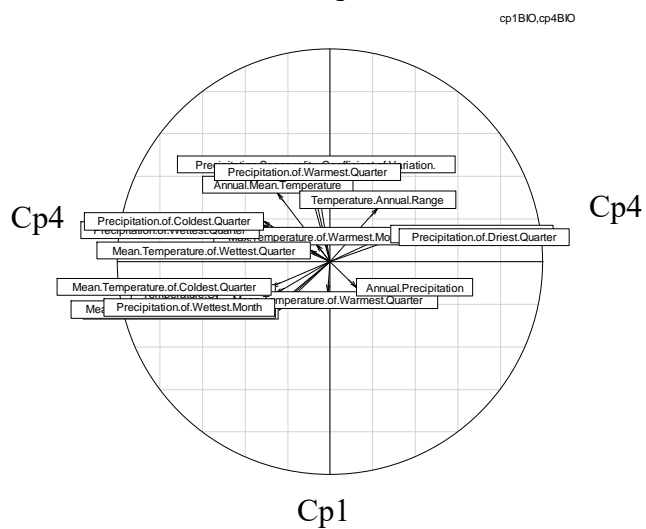
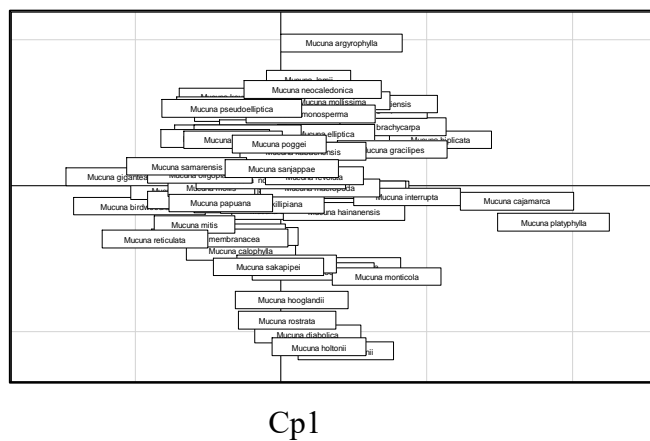
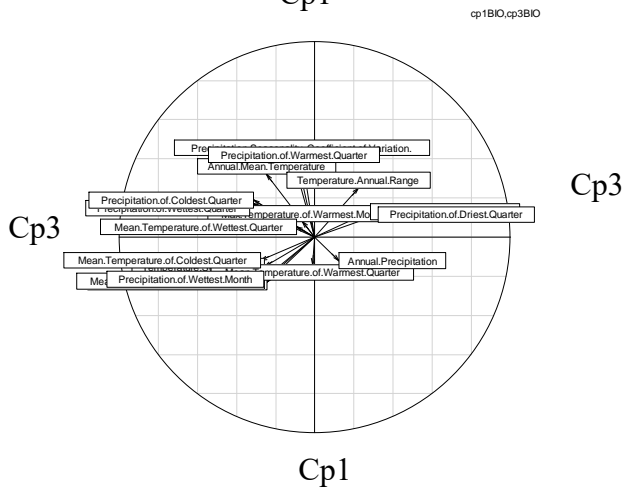
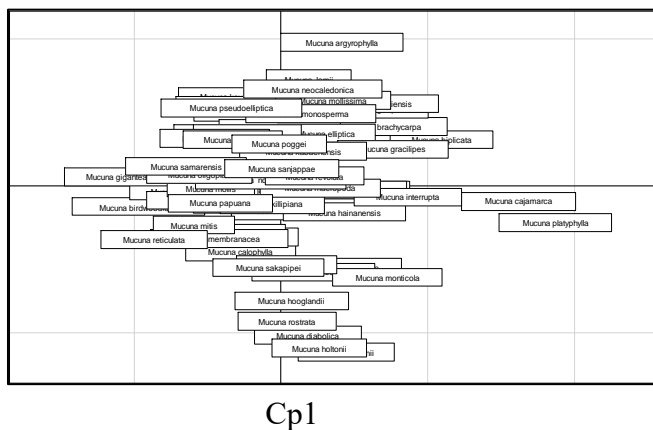
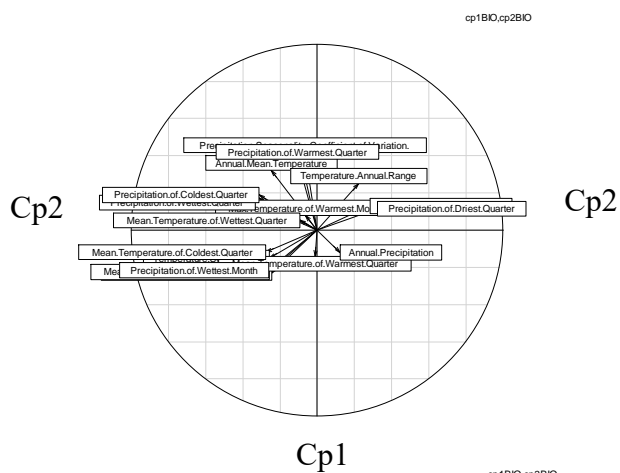
**Anexo 6.** Proporción de variabilidad explicada por cada componente para los datos de las variables climáticas. En el eje X se encuentran cada componente principal y en el eje Y la varianza expresada para las variables. La mayor variabilidad se registró en los primeros cuatro PCA.  $\pm$ SD PC1: 2,751e+0,  $\pm$ SD PC2: 2,244e+0,  $\pm$ SD PC3: 1,643e+0,  $\pm$ SD PC4: 1,429e+0.



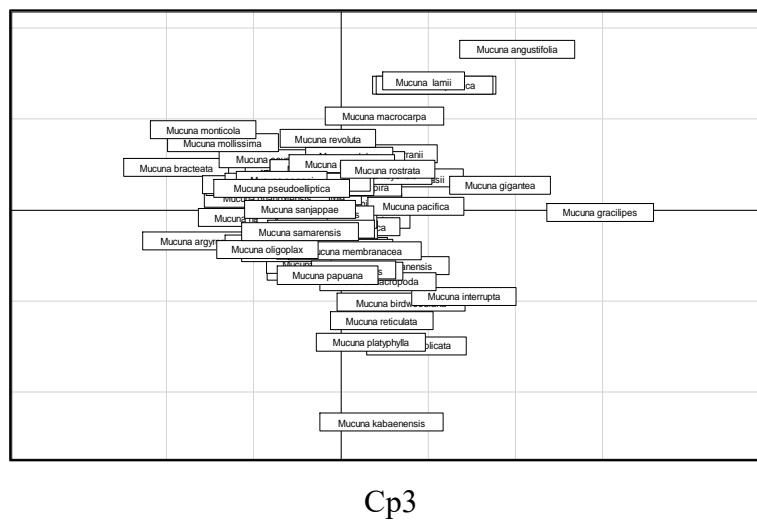
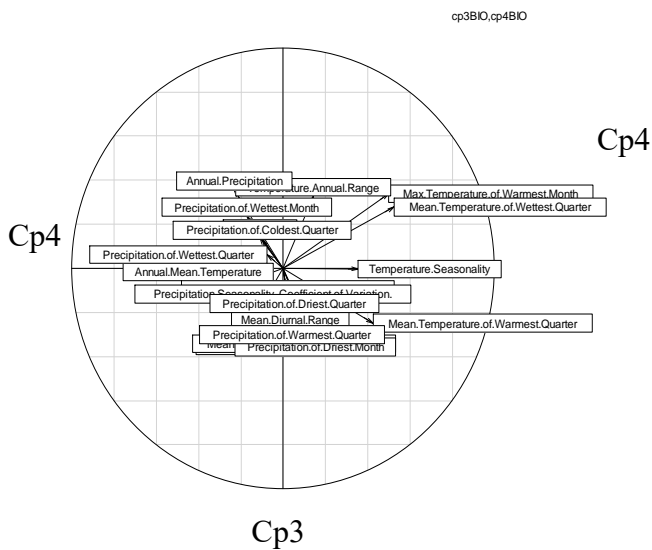
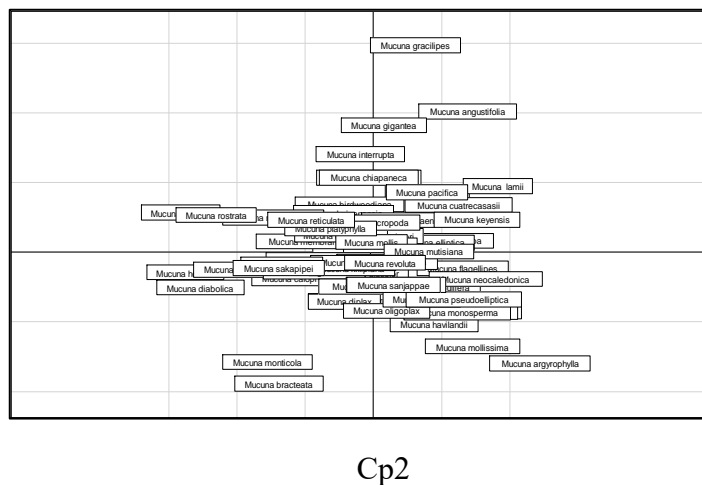
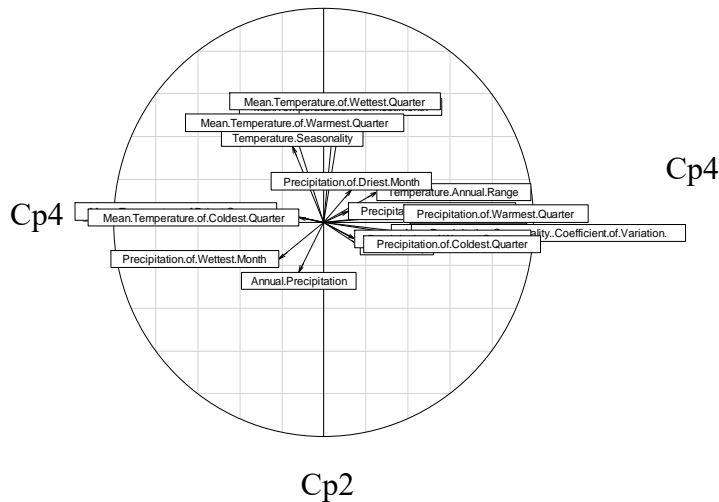
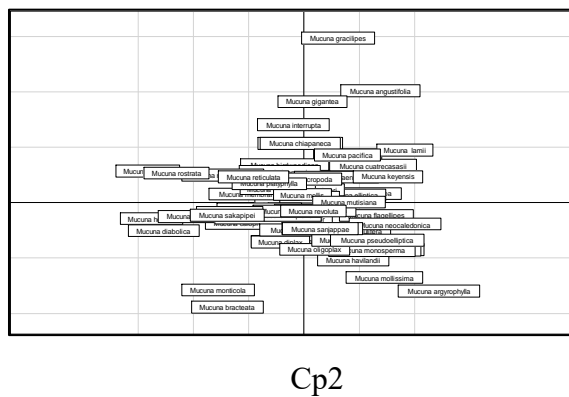
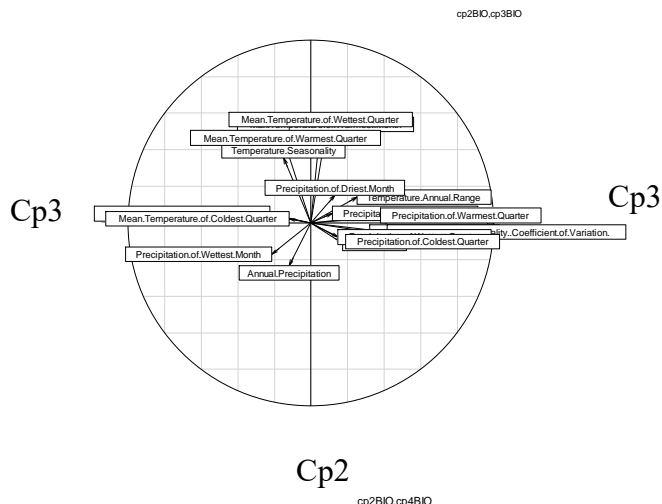
**Anexo 7.** Distribución de las especies de *Mucuna* A. de acuerdo las dimensiones de los componentes principales para las variables climáticas.



**Anexo 8.** Círculos de correlación de las variables climáticas junto a las coordenadas de las especies del género *Mucuna* A. Cp1 y Cp2, Cp1 y Cp3, Cp1 y Cp4.



**Anexo 9.** Círculos de correlación de las variables climáticas junto a las coordenadas de las especies del género *Mucuna* A. Cp2 y Cp3, Cp2 y Cp4, Cp3 y Cp4.



**Anexo 10.** Diagrama de las variables climáticas y las coordenadas de las especies del género *Mucuna* A. para los componentes principales CP1 y CP2, CP3 y CP4.

