



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGIA REPRODUCTIVA DE Croton suberosus (EUPHORBIACEAE)

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a :

CESAR AUGUSTO DOMINGUEZ PEREZ TEJADA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

	Pag.
I: INTRODUCCION.....	1
Sistemas de Reproducción Sexual.....	1
El Sistema Monoico de Reproducción.....	12
II: OBJETIVOS.....	17
III: CARACTERISTICAS DEL SITIO DE ESTUDIO.....	18
IV: METODO.....	20
V: RESULTADOS.....	22
Morfología.....	22
Fisonomía.....	24
Fisonomía y Reproducción.....	32
Inflorescencias.....	40
Fenología por Individuo.....	53
Fenología Poblacional.....	60
Sistema de Cruzamiento.....	66
VI: DISCUSION.....	70
Fisonomía.....	70
Inflorescencias.....	73
Individuos.....	78
Población.....	80
Sistema de Cruzamiento.....	83
VII: CONCLUSIONES.....	85
VIII: BIBLIOGRAFIA.....	86

SISTEMAS DE REPRODUCCION SEXUAL

La gran variación en los sistemas de reproducción de las angiospermas, ofrece una oportunidad de estudiar como las características reproductivas han evolucionado en función de una serie de compromisos que van desde incrementos en la tasa de recombinación, la optimización en la asignación de recursos y fenómenos involucrados con los polinizadores, depredadores y el ambiente.

Un sistema reproductivo puede definirse como el conjunto de patrones tanto temporales como espaciales en la producción de flores, la morfología y comportamiento de las flores mismas, el sistema de apareamiento, el desarrollo de los gametos, las relaciones de compatibilidad genética y la producción de frutos y semillas. Estos factores interactúan de manera que constituyen un mecanismo eficiente de perpetuación. Harper (1977) menciona que es razonable esperar que la variedad de sistemas reproductivos encontrados en la naturaleza representen una variedad de estrategias ancestrales, las cuales generaron sistemas bien adaptados.

La modificación de la sexualidad como forma principal de reproducción ha seguido caminos diversos en la evolución. De ésta manera se pueden encontrar una gran variedad de patrones de reproducción en las plantas. Bawa y Beach (1981) presentan una tabla de los sistemas de clasificación más comunmente usados (Tabla I). En ésta se aprecian los criterios en los que generalmente se basa la caracterización de los sistemas reproductivos, la cual puede estar en función de la distribución

TABLA I.- Clasificación de los sistemas de reproducción sexual (tomado de Bawa y Beach, 1981).

A: SISTEMAS BASADOS EN LA DISTRIBUCION ESPACIAL DE LOS ORGANOS REPRODUCTIVOS.

I.- Sistemas sexuales monomórficos:

- 1.- Hermafroditismo: Solo se producen flores bisexuales.
- 2.- Monoicismo: Las plantas producen flores macho y flores hembra.
- 3.- Andromonoicismo: Se producen flores bisexuales y masculinas.
- 4.- Ginomonoicismo: Se producen flores bisexuales y femeninas.

II.- Sistemas sexuales dimórficos:

- 1.- Dioicismo: Se producen o flores macho o flores hembra.
- 2.- Ginodioicismo: Se producen flores bisexuales o flores femeninas.
- 3.- Androdioicismo: Se producen flores bisexuales o flores masculinas.

B: SISTEMAS BASADOS EN LA DISTRIBUCION TEMPORAL DE LOS ORGANOS REPRODUCTIVOS.

- 1.- Protandria: El polen es removido de las anteras antes que los estigmas estén receptivos.
- 2.- Protoginia: Los estigmas son receptivos antes que el polen sea removido.

C: SISTEMAS BASADOS EN LA PRESENCIA O AUSENCIA DE ALELOS DE INCOMPATIBILIDAD.

- 1.- Autoincompatibilidad: Plantas polimórficas con respecto a la presencia de alelos de autoincompatibilidad; las polinizaciones que involucran polen y estigmas de los mismos alelos de incompatibilidad, no generan semillas.
- 2.- Autocompatibilidad: Plantas monomórficas y sin la presencia de alelos de incompatibilidad, todas las polinizaciones producen semillas.

D: SISTEMAS BASADOS EN LA VARIACION DE LA LONGITUD DEL ESTILO Y ESTAMBRES.

- 1.- Diestéflicos: Dos tipos de individuos que producen diferentes formas de flores: flores con estilos cortos y estambres largos y flores con estilos largos y estambres cortos, las polinizaciones y autopolinizaciones entre los mismos tipos de flor son incompatibles.
- 2.- Triestéflico: Tres tipos de individuos que producen flores con estilos largos cortos y medianos. Las anteras ocupan dos de las tres posibles posiciones. Polinizaciones compatibles resultan de cruas que involucran estigmas y anteras del mismo nivel.

temporal o espacial de los órganos sexuales, en la presencia o ausencia de alelos de incompatibilidad y en la longitud relativa de los estambres y estilos dentro y entre flores. Aunque estos sistemas de clasificación son útiles en la comparación de muchas especies (por ejemplo Bullock, 1985), es importante aclarar que cada una de éstas categorías no tiene límites bien definidos, pero son aquellas especies que no caen claramente dentro de los límites las que brindan mayor información sobre aspectos evolutivos. Por otra parte, en casos particulares, el criterio de clasificación no refleja características fisiológicas o ecológicas importantes de la reproducción de las plantas (Stephenson y Bertin, 1983).

Cuando la clasificación se basa en la distribución espacial y/o temporal de los órganos reproductivos (hermafrodita, monóico, dioico, protógino, protándrico, etc.) se siguen criterios puramente morfológicos, y no se considera la "sexualidad efectiva" de los individuos. Bawa (1977) mostró que flores de CUPANIA GUATEMALENSIS, morfológicamente perfectas, se comportan únicamente como pistiladas o estaminadas, cuando un criterio fisiológico definiría a la planta como monoica. Por otra parte, existen casos donde los patrones de maduración de los órganos sexuales son los que determinan la sexualidad de las plantas aún a costa del tipo de flor. Un ejemplo es el "dioicismo temporal" (Cruden y Hermann-Parker, 1977), de ésta manera Bullock (1983) demostró que CNIDOSCOLUS SPINOSUS una planta morfológicamente monóica, tiene desfasados los ciclos de producción de flores estaminadas y pistiladas, de tal manera que la planta es en un momento dado unisexual.

Los dos sistemas de clasificación restantes (incompatibilidad y heteroestílica), tienen el inconveniente de ser demasiado retringidos, de manera que solo establecen dos categorías (incompatibles, no incompatibles; heteroestílicos, no heteroestílicos) que en muchos casos no dicen mucho sobre la "sexualidad efectiva" de las plantas. Por otra parte en muchos sistemas clasificados como autoincompatibles, se ha concluido que el problema es más bien de tipo cuantitativo.

Por este tipo de problemas es que Lloyd (1980), caracteriza los patrones de reproducción por el valor promedio de la frecuencia de autofertilización en una población. De ésta manera, utiliza un solo criterio de clasificación para todos los sistemas reproductivos (ver también Cruden, 1977). Además estas frecuencias tienen un papel muy importante en la composición genética de las poblaciones y por lo tanto sobre la adecuación de los individuos bajo diferentes circunstancias ecológicas.

Explicar esta variación en los sistemas reproductivos de las angiospermas es un problema complejo. Se han desarrollado muchas ideas sobre los principales factores que han influido en esta diversificación. Entre ellos los más importantes son: Incrementos en la tasa de recombinación (Baker, 1959, 1963; Darlington, 1963; Grant, 1958; Stebbins, 1958); la influencia de la selección sexual (Lloyd y Bawa, 1984; Willson, 1979); una asignación de recursos óptima entre los sexos u órganos sexuales (Bertin, 1982; Bullock & Bawa, 1981; Lloyd, 1979; Primack & Lloyd, 1980; Willson, 1979, 1980, 1983); presiones por optimizar la actividad de los polinizadores y por lo tanto el flujo de polen entre flores (Augspurger, 1981; Baker, 1963; Bertin, 1982a, 1982b; Gentry, 1974; Lloyd, 1972, 1979; Snow, 1982; Webster & Webster, 1972; Willson, 1974, 1980); y una menor depredación sobre los frutos y las semillas (Bawa, 1980; Bertin, 1982; Janzen, 1977). A continuación se presenta una discusión sobre la probable influencia de estos factores.

FECUNDACION CRUZADA

Baker (1959), Darlington (1963), Grant (1958) y Stebbins (1958) proponen que la principal fuerza de selección en la evolución de los sistemas de reproducción es el aumento en la tasa de recombinación por medio de la fecundación cruzada. los principales argumentos son la

producción de una progenie cualitativamente superior, que se expresa como el vigor híbrido y una mayor variabilidad genética (Farris y Mitton, 1984). Esto parece reflejarse en la proporción de especies que requieren obligatoriamente de la fecundación cruzada; así en bosques tropicales caducifolios se han encontrado valores cercanos al 77% (en Venezuela: Zapata y Arroyo, 1978; en Costa Rica: Bawa, 1974; en México: Bullock, 1985). Otros factores como los hábitos de vida también están involucrados, habiéndose encontrado patrones consistentes entre incrementos en la proporción de especies con fecundación cruzada y aumentos en el tiempo entre las generaciones sexuales (Baker, 1959).

Los medios para alcanzar la fecundación cruzada son muy variables, entre ellos los más obvios se encuentran en los sistemas dimórficos como el dioicismo, ginodioicismo, andromonoicismo y las plantas heteroestéficas. Mientras que en las plantas monomórficas existen otro tipo de mecanismos para prevenir la autofecundación como alelos de autoincompatibilidad (Bawa, 1974; Bertin, 1977; Lewis, 1979; Snow, 1982; Stucky y Beckman, 1982; Zapata y Arroyo, 1978) y el desfase temporal de la función masculina y femenina (Bawa, 1977; Primack y Lloyd, 1980; Bullock, 1980, 1983; Eguiarte, 1983).

Sin embargo la autofertilización, ya sea por geitonogamia o por autogamia, tiene características que pudieran resultar ventajosas bajo ciertas condiciones, tanto abióticas como bióticas. Se ha observado (Baker, 1965; Henslow, 1879 en Lloyd, 1980), que la mayoría de las plantas Británicas que presentan altos espectros de dispersión de semillas son autofertilizadas (ver Baker, 1965). Se ha relacionado también esta forma de reproducción con pequeños tamaños de población y bajas densidades, hábitos herbáceos (Grime, 1979; Harper, 1977; Stucky & Beckman, 1982); especies pioneras herbáceas más que arbóreas (Bawa, 1974); y habitats insaturados (Henslow, 1879; Harper, 1977). Se postula por ejemplo que la

autocompatibilidad incrementa la probabilidad de polinización exitosa (Willson, 1983) y puede ser considerada como una ventaja si existe impredecibilidad en la polinización cruzada o bajas densidades de polinizadores. También se argumenta que la producción de una progénie con características genéticas muy similares tiene ventajas bajo circunstancias de poca competencia donde el genotipo ha mostrado "éxito". Es claro entonces que en este problema no solo están involucrados factores como la calidad genética de la progénie, sino también compromisos con los vectores del polen y el contexto ecológico. Que la fecundación cruzada sea alcanzada por diversos medios, hace pensar que un incremento en la tasa de recombinación no puede ser la única fuerza selectiva que actúe en la evolución de los sistemas sexuales de reproducción.

SELECCION SEXUAL

La Selección Sexual se ha definido como el éxito reproductivo diferencial de individuos del mismo sexo y especie, que han llegado a la edad reproductiva y son capaces de reproducirse (Stephenson y Bertin, 1983). El concepto de selección sexual se basa en dos componentes: la competencia entre los miembros de un sexo por conseguir consortes y la preferencia de los miembros del otro sexo por los ganadores, generando así una competencia intrasexual (Willson, 1979). El argumento principal se basa en que los gametos femeninos son más grandes y por lo tanto más costosos que los masculinos y porque la función femenina generalmente demanda más recursos por descendiente que la función masculina (Bateman, 1948).

Se establecen dos estrategias diferentes: los machos tratan de optimizar la cantidad de cruzamientos, mientras que las hembras optimizan la calidad. En consecuencia el éxito en la reproducción de los machos

está limitado por su habilidad para dispersar el polen a estigmas conoespecíficos, mientras que el de las hembras usualmente está restringido por la cantidad de recursos disponibles para desarrollar embriones, semillas y frutos.

Willson (1979) propone que la selección sexual há tenido influencia sobre las proporciones de polen/ovulos tanto espacial como temporalmente, por lo que puede esperarse que actue como una fuerza selectiva en la diversificación de los sistemas sexuales de reproducción. Dicha influencia se manifiesta como una asignación diferencial de recursos entre la función masculina y femenina, que aumenta la adecuación del individuo. Por ejemplo: Bullock y Bawa (1981) proponen que la floración temprana en individuos masculinos de JACARATIA DOLICHAULA obedece a competencia intrasexual, de manera que son más "conocidos" por los polinizadores y por lo tanto más visitados. Lloyd y Yates (1982) discuten el papel de la selección intrasexual en la segregación temporal de polen y estigmas en flores perfectas de WAHLENBERGIA ALBUMARGINATA.

ASIGNACION DE RECURSOS

El principio de asignación estratégica dice que los organismos bajo el efecto de la selección natural optimizan la repartición de sus recursos (energía, nutrientes, tiempo, etc.) de forma que aumenten su adecuación. El concepto de asignación depende absolutamente de la idea que diferentes estructuras y/o actividades en una planta son opciones competitivas (Harper, 1977). Las principales actividades en que las plantas dividen sus recursos y que pueden considerarse como esenciales son el mantenimiento, el crecimiento y la reproducción (Fig. 1). Según Pianka (1978), la forma en que un organismo divide su energía y otros recursos entre varias demandas conflictivas es de fundamental interés, porque tales estrategias proveen evidencias de las interacciones entre

los individuos y su medio particular. El mismo autor señala que las variaciones en la asignación del presupuesto de los recursos, es una potente manera de adecuarse a cambios en el medio.

De acuerdo con lo anterior se podría esperar una variación en los patrones de asignación entre diferentes especies, edades y sexos de organismos y entre organismos de la misma especie en diferentes lugares (Roos & Quinn, 1977; Mc Namara & Quinn, 1977). Por ejemplo, Zapata & Arroyo (1978), proponen que el andromonoicismo y el monoicismo son estrategias que permiten un uso más eficiente de los recursos y sobre todo una plasticidad en la respuesta a condiciones variables.

La proporción del presupuesto total de los recursos asignada a la reproducción se denomina esfuerzo reproductivo (Harper y Ogden, 1970). La magnitud de este esfuerzo puede transformar a la reproducción en una actividad letal o semiletal y causar costos que pueden ser expresados en la reducción de la tasa de crecimiento o incrementos en la tasa de mortalidad, p.ej. plantas semélparas (Bazzaz & Carlson, 1979). La fecundidad puede estar limitada por recursos, lo cual es una situación muy común entre las plantas (Augspurger, 1981; Stephenson, 1981). Aún así se há encontrado que las flores y frutos que son verdes no dependen por completo de la planta en sus requerimientos de carbono (Bazzaz & Carlson, 1979).

De acuerdo con lo anterior es de esperarse que la diferencia en el esfuerzo reproductivo entre la función masculina y femenina podría ser una presión de selección importante en la evolución de los sistemas sexuales, por lo que el problema de la asignación de recursos se convierte en un componente de la selección sexual.

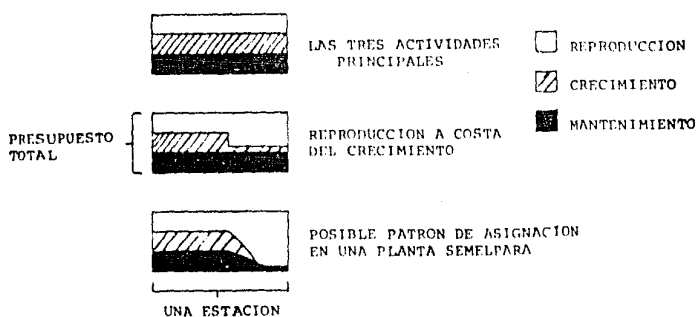


FIGURA 1.- Posibles patrones de asignación de recursos en plantas. (modificado de Willson, 1983).

SISTEMA DE POLINIZACION

La reproducción sexual en las angiospermas requiere del flujo de polen entre los órganos sexuales o individuos. La eficacia de este proceso depende de la integración existente entre los vectores del polen y la planta misma. Baker (1963) señala la gran cantidad de coadaptaciones que existen entre polinizadores y angiospermas y menciona que existen evidencias de una correlación entre el desarrollo de las capacidades sensoriales de los insectos que visitan flores y la evolución de los tipos de flor.

La integración entre los polinizadores y las plantas con flores no se ha restringido al desarrollo de flores más atractivas, sino que se pueden encontrar varios niveles de integración como en la fenología de la floración (Gentry, 1974), en arreglos temporales en la exposición de los sexos -dicogamia- (Bullock, 1983; Eguiarte, 1983) y en arreglos espaciales-monoclinos, diclinos-, -monomórficos, dimórficos- (Lloyd, 1972).

Cuando la actividad de los polinizadores es deficiente o existe una competencia por sus servicios, se pueden constituir en un factor limitante de la fecundidad (Bierzychudeck, 1981; Domínguez & Bullock, en prensa; Levin & Anderson; 1970; McDade, 1983; Snow, 1982). Desde este punto de vista existirían presiones de selección por hacer más eficiente la donación y recepción de polen, para asegurar así la fecundación y por lo tanto aumentar las posibilidades de producción de progenie. Esto conduciría a la modificación espacial o temporal de los órganos reproductivos. Bawa & Beach (1981) proponen la existencia de un conflicto entre las condiciones óptimas para la deposición y la remoción de polen. Esto se traduce como diferentes patrones en la asignación de recursos entre las funciones masculina y femenina (hermafroditas, monóicos, dioicos, etc.), los cuales surgen principalmente por efecto de una competencia entre el éxito reproductivo de cada sexo (selección sexual). La evolución de un patrón particular estaría determinada por la dinámica del sistema de polinización y el contexto ecológico en el que se

desarrolla la interacción. Por ejemplo, en plantas polinizadas por viento la estrategia más exitosa sería la de separar los órganos sexuales, evitando así la autopolinización como ocurre en el caso de las coníferas (Farris y Mitton, 1984).

Se puede pensar entonces que el sistema de polinización es el factor de prueba para un sistema de reproducción en un contexto ecológico dado. Este es el que en última instancia determina los patrones de flujo de polen entre individuos conspecíficos y por lo tanto la eficacia de los órganos reproductivos y su arreglo temporal o espacial.

DEPREDACION

La influencia de los herbívoros de flores, frutos y semillas sobre la evolución de los sistemas reproductivos no es muy evidente. Su efecto sobre la fase reproductiva de las plantas puede resumirse en dos fenómenos:

-Cuando la herbivoría se realiza sobre botones y flores cambia la proporción y el número efectivo de unidades de atracción en una planta, pudiendo alterar las conductas de forrajeo y el flujo de polen entre individuos.

-Cuando el daño se concentra en las semillas el tamaño (número) de la descendencia disminuye si los depredadores reducen el nivel de sobrevivientes por debajo de lo que lo harían fenómenos de mortalidad denso-dependiente (Harper, 1977). Por otra parte se há encontrado que la habilidad competitiva de la progenie está correlacionada, en algunas especies, con la cantidad de reservas de la semilla (Howe y Richter, 1982; Stanton, 1984). Existen eventos de herbivoría sobre la semilla que

no causan su muerte, pero que provocan disminuciones en el presupuesto de recursos que pueden tener implicaciones importantes en el destino de los individuos afectados (Howe y richter, 1982; Janzen, 1976).

Hasta que punto el impacto de los herbívoros constituye una presión selectiva en la diversificación de los sistemas sexuales de reproducción es un problema que debe ser más explorado.

Existen evidencias que muestran que el arreglo en características reproductivas puede disminuir la intensidad de los daños. Estos pueden ser de varios tipos como los temporales, por ejemplo la alta sincronización en la floración de HYBANTHUS PRUNIFOLIUS (Augsburger, 1981) o como en MABEA OCCIDENTALIS donde los frutos producidos muy temprano en la estación escapan completamente a la depredación (De Steven, 1981); existen también arreglos espaciales, ya sea en las flores de una inflorescencia, como en AESCULUS PAVIA, donde se encontró que la distribución de flores bisexuales en una inflorescencia estaba correlacionada negativamente con la intensidad de la depredación (Bertin, 1982), o bien entre plantas, como en una especie de CROTON (aparentemente no descrita) con un sistema sexual de reproducción monóico donde existen también individuos que solo producen flores femeninas, se demostró que los individuos femeninos tenían un daño sobre las semillas significativamente menor que los individuos monóicos (Domínguez y Bullock, inédito).

Dos estudios que muestran más claramente la influencia de los depredadores sobre los sistemas sexuales de reproducción, se realizaron en miembros de la familia Umbelliferae. En PASTINACA SATIVA (Hendrix y Trapp, 1981) y en HERACLEUM LANATUM (Hendrix, 1984), se observó que la herbivoría sobre las umbelas de primer orden produce un incremento compensatorio en la producción de semillas en las umbelas de segundo y tercer orden, principalmente aumentando el número de flores y la proporción de hermafroditas (ambas especies son andromonóicas).

Es de suponerse que todos estos arreglos son el resultado de la

selección natural, sin embargo con excepción de los dos últimos, no es claro si los herbívoros y depredadores fueron un componente fundamental en las presiones de selección que condujeron a esos arreglos florales. Es más correcto catalogar a los depredadores como un componente de la selección sexual, pues seguramente su impacto no tiene las mismas consecuencias para la función masculina o la femenina, este problema podría reflejarse en la asignación diferencial de recursos entre ambas funciones (Bawa y Opler, 1978; Oyama, 1984) y/o en la adecuación via ovulos o polen.

Para los fines de este trabajo son de especial importancia las Euphorbiaceae, por ser la especie estudiada un miembro de esta familia. Sin embargo, las razones más importantes son: En primer lugar, el hecho de que en algunas especies del género CROTON se encontraron tres arreglos diferentes en la forma de exponer las flores, estos arreglos producen una separación de los sexos cada vez más acentuada (Domínguez y Bullock, inédito), haciendo que el sistema de los CROTON monóicos sea interesante para estudiar aspectos evolutivos de los sistemas sexuales de reproducción. En segundo lugar, en la estación de Chamela existen poblaciones de CROTON SUBEROSUS expuestas a condiciones ecológicas muy contrastantes generadas por fenómenos de sucesión, ésta situación ofrece la posibilidad de estudiar como afecta el componente ambiental la expresión sexual de las plantas.

Las flores de las Euphorbiaceae son principalmente unisexuales (Gandhi y Dale, 1983) aunque existe un reporte (Rao, 1973) donde se mencionan flores hermafroditas para CICCA ACIDA. En términos generales los sistemas de reproducción en las Euphorbiaceae se distribuyen en monóicos y dioicos; aunque existen algunos géneros principalmente monóicos como SAPIUM (Pittier, 1976) y ARGYTHAMNIA (Ingram, 1967). Por el hecho de haber trabajado con una especie monóica, en esta revisión solo

se desarrolló el sistema monóico se reproducción.

EL SISTEMA MONOICO DE REPRODUCCION

Las plantas monóicas se caracterizan por presentar flores unisexuales. A diferencia de las plantas dioicas, éstas presentan ambos sexos en un mismo individuo. Este sistema de reproducción está bien representado en las gimnospermas (Baker, 1963). Para angiospermas Bawa (1974) encontró valores del 10% en un bosque tropical caducifolio en Costa Rica y Bullock (1985) del 13% en un sitio comparable en México.

El estudio de la evolución del monoicismo es un campo que aún no se ha agotado y en el que todavía persisten muchas dudas. Baker (1963) dice que el monoicismo de las gimnospermas representa un sistema poco eficiente en la transferencia de polen entre individuos y que ésto explica la dominancia de las angiospermas, las cuales presentan flores hermafroditas y en muchos casos, sistemas de autincompatibilidad, lo que asegura una tasa óptima de recombinación. Otro enfoque está dado por Lloyd (1972), donde se propone la evolución del dioicismo a partir del ginomonoicismo para el género COTULA (Compositae). El monoicismo estaría en una situación intermedia de una secuencia lineal donde se incrementaría una dependencia para la fertilización de los factores externos. Esta dependencia sería también una medida indirecta de la tasa de recombinación. Por otra parte Bawa y Beach (1981) dan más peso a factores ecológicos y proponen que el sistema de polinización es una de las principales fuerzas de selección en la evolución del monoicismo.

En contra de los argumentos que proponen que el sistema monóico ha evolucionado como mecanismo para incrementar la fecundación cruzada, se oponen evidencias que muestran la existencia de sistemas hermafroditas, andromonóicos y monóicos que cuentan con sistemas desarrollados de

autoincompatibilidad (Bawa, 1974; Bertin, 1982; Godley, 1955; Zapata y Arroyo, 1978), lo cual señala que el monoicismo no es solo una respuesta a incrementar la fecundación cruzada, pues ésta puede alcanzarse por otros medios. Por lo tanto deben existir presiones de otra naturaleza que hicieran posible el establecimiento del monoicismo.

Willson (1983) resume las supuestas ventajas de los sistemas monóicos:

- Aumenta la fecundación cruzada, pero usualmente permite también la autofecundación y por lo tanto reduce el problema de encontrar consortes.
- Puede permitir la distribución de flores para su mejor funcionamiento en masculinas y femeninas, evitando también conflictos entre las dos.
- Permite cambios en las proporciones sexuales de las flores.
- Contribuye a la economía de producción de flores.

A continuación se resumen los principales argumentos sobre los que se basan estas proposiciones.

La disposición de los órganos sexuales en las flores hermafroditas genera altas posibilidades de autofecundación, principalmente por autogamia. Esto podría hacer que la tasa de recombinación disminuyera de manera importante. Por otra parte, Bawa y Opler (1975) sugieren que los granos de polen incompatibles que se depositan en el estigma de plantas autoincompatibles, disminuyen mucho la probabilidad de que el polen compatible pueda germinar y alcanzar el ovario, principalmente por razones de espacio. Zapata y Arroyo (1978) proponen que la menor fecundidad de hermafroditas autoincompatibles en comparación con especies dioicas (para un bosque tropical caducifolio secundario en Venezuela), podría deberse a los efectos inhibitorios de los granos de polen incompatibles.

De acuerdo con lo anterior se há propuesto que un factor de gran importancia en la evolución del monoicismo, es la interferencia generada por el polen de la planta hacia el polen de otras plantas conespecíficas,

ya sea compitiendo por lugares para germinar en el estigma, o cuando la disposición de los órganos masculinos dificulta la deposición de polen xenógamo. Es decir, cuando las condiciones óptimas para el éxito reproductivo masculino o femenino muestran diferencias importantes. De ésta manera un arreglo en la disposición de las flores u órganos sexuales, puede desembocar en un sistema reproductivo que presente tasas de recombinación mayores que hermafroditas compatibles y evite problemas como los de hermafroditas autincompatibles. Este arreglo evita entonces la autogamia, pero en condiciones de limitación de consortes permite aún la geitonogamia, garantizando la producción de descendencia.

La divergencia entre las funciones sexuales puede tener otras ventajas, como la distribución óptima de cada tipo de flor dentro de la planta de acuerdo a sus requerimientos particulares, o una mayor eficiencia en la asignación de recursos al especializar cada tipo de flor. Webster y Webster (1972) proponen que el arreglo de las flores en el género DALECHAMPIA es una función de adaptaciones para optimizar la actividad de los polinizadores. En plantas zoófilas donde la conducta de forrajeo de los polinizadores es típicamente de la parte de abajo hacia la de arriba (Bawa y Beach, 1981), sería ventajoso situar las flores femeninas en la parte basal y las masculinas en la apical, generando un sistema que aumenta la tasa de recombinación. Este arreglo de las flores dentro de una inflorescencia es típico de las euphorbiaceae. Arreglos de éste tipo pueden tener también ventajas físicas o fisiológicas, ya que la posición basal de las flores femeninas asegura su precedencia en la captura de recursos garantizando la maduración de frutos y semillas. Los recursos restantes pueden asignarse a la función masculina generando un sistema muy flexible (Bullock, 1983).

El hecho de que las flores sean unisexuales, permite que la proporción sexual dentro de una planta pueda estar sujeta a variaciones. Estas pueden estar en función de las condiciones ambientales imperantes y

responder de tal manera que favorezcan la adecuación vía óvulos o polen.

Se há encontrado que la distribución y número de flores en plantas monóicas están controlados por múltiples factores. En ATRIPLEX CANESCENS un invierno especialmente frío provocó que las proporciones sexuales cambiaran de manera significativa, reduciendo el número de plantas con flores pistiladas únicamente y aumentando el de monóicas (Mc Arthur, 1977). En especies como la calabaza y el maíz, la proporción de flores masculinas a flores femeninas puede ser modificada (incrementarse) con variaciones en la longitud del fotoperíodo, el cual actúa sobre los niveles internos de hormonas (Rudich et.al., 1972). Primack y Lloyd (1980) mencionan que los factores que afectan la distribución y proporción de flores en un individuo son la temperatura, nutrición mineral, luz, factores edáficos y hormonas vegetales. La posibilidad de variar las proporciones sexuales en una planta genera ventajas relacionadas con la asignación de recursos, tales como el ahorro en la producción de flores cuyo éxito en ese momento no es alto y la producción de flores con alta probabilidad de encontrar consortes y producir descendencia (Willson, 1983).

Por último, es necesario mencionar el fenómeno de dicogamia, el cual puede generar una variación temporal en las proporciones sexuales de una planta al desincronizar la producción de cada tipo de flor. Este fenómeno puede afectar de manera importante el sistema de cruzamiento y la composición genética de la progenie. Bullock (1983) menciona que las complicaciones potenciales son múltiples, ya que pueden ser afectadas por la fenología del desarrollo a varios niveles de organización, por ejemplo: entre flores, en inflorescencias, individuos y poblaciones. Estos desfases pueden ocurrir en cada uno de esos niveles, de tal manera que previenen casi totalmente la autogamia. Es por esto que el argumento más socorrido para explicar la evolución de la dicogamia, es que significa una adaptación para incrementar la tasa de recombinación y por lo tanto para evitar la autofecundación. Sin embargo, esto no es

necesariamente cierto, pues a menos que todas las flores de un individuo se produzcan sincrónicamente, quedan aún posibilidades de geitonogamia (Bullock, 1983). Bawa y Beach (1981) sostienen que si el aumento en la tasa de recombinación fuera la única presión selectiva, se podría esperar que tanto la protándria como la protoginia tuvieran las mismas frecuencias en la naturaleza y estuvieran distribuidas al azar entre las angiospermas. Por lo tanto proponen que las fuerzas de selección más importantes en la evolución de la dicogamia son producto de interacciones coevolutivas entre los polinizadores y los sistemas sexuales de reproducción de las plantas. De acuerdo con esto Bullock (1981), encontró ambos sistemas en una misma familia y localidad, relacionando las diferencias con los polinizadores asociados a cada tipo.

Los sistemas protándricos podrían ser favorecidos en condiciones de alta competencia por consortes femeninos. En cambio los sistemas protóginos serían ventajosos cuando existieran presiones de selección en contra de la obstrucción de los estigmas por polen autógeno, o cuando existe incertidumbre en la fecundación cruzada, por lo tanto si el esfuerzo inicial por asegurar la fecundación cruzada falla, aún quedan posibilidades de autofecundación (Bawa y Beach, 1981; Schemske et.al., 1978).

La conclusión que salta a la vista, es que los sistemas sexuales de reproducción son el resultado de la interacción de varias presiones selectivas. Estas han generado sistemas que aseguran la producción de descendencia en un contexto ecológico dado y dependiendo del contexto ha cambiado la prioridad de los compromisos a cumplir. En este trabajo se investigarán las características del sistema de reproducción de C.SUBEROSUS así como la influencia que ejerce sobre él el contexto ecológico.

OBJETIVOS

El presente trabajo pretende cubrir dos objetivos sobre la biología reproductiva de CROTON SUBEROSUS en una selva tropical caducifolia en la región de Chamela, Jalisco.

-El primer objetivo trata de determinar los principales componentes del sistema reproductivo de CROTON SUBEROSUS, analizando para ésto la mayor cantidad de parámetros posibles. Dentro de éstos se incluyen:

- El tipo de expresión sexual.
- Los componentes fenológicos del sistema a diferentes niveles de organización.
- Cuantificación de la salida reproductiva, expresada como el número de flores, frutos y semillas.
- Evaluación del sistema de fecundación y su eficiencia.

- En el segundo objetivo se intentan comparar éstas características en relación con el habitat ocupado por las plantas y su probable asociación con fenómenos de sucesión, como incrementos en la intensidad de la competencia y disminución en la disponibilidad de luz.

CARACTERÍSTICAS DEL SITIO DE ESTUDIO

El sitio de estudio se encuentra en la Estación de Biología Chamela, una reserva perteneciente al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta se localiza en la costa suroeste del estado de Jalisco, a la altura del Km 59 de la carretera Barra de Navidad - Puerto Vallarta, dentro del municipio de la Huerta (19 30' N y 105 03' W), (Fig.2)

El tipo de vegetación del área es un bosque tropical caducifolio, excepto en las cañadas y arroyos donde se encuentra una vegetación del tipo de bosque tropical subcaducifolio (Lott et. al., inédito; terminología de Rzedowski, 1978).

El bosque tropical caducifolio es el tipo de vegetación que da la fisonomía general del área, ya que domina las laderas y las partes altas de los cerros, entre sus principales características está que la altura de sus componentes dominantes no sobrepasa los 15 m de altura (Solis, 1980) pero sobre todo la pérdida total del follaje durante la época de secas.

La familia dominante es la Leguminosae, seguida después por las Euphorbiaceae (Lott, inédito).

El clima de la zona presenta una marcada distribución estacional de las lluvias. Generalmente éstas se inician a mediados de junio. El período entre julio y principios de noviembre comprende el 81% del total de la precipitación anual; el resto se distribuye como lluvias esporádicas en los meses de enero y febrero (Bullock, inédito).

Se disponen de datos de precipitación para siete años (1977-1984), la precipitación promedio anual es de 733 mm, siendo el valor más alto de 916 mm y el más bajo de 585 mm. La temperatura promedio más baja es para el mes de enero con 20.6° c, y la más alta para el mes de agosto con 26.6° c (Fig.3).

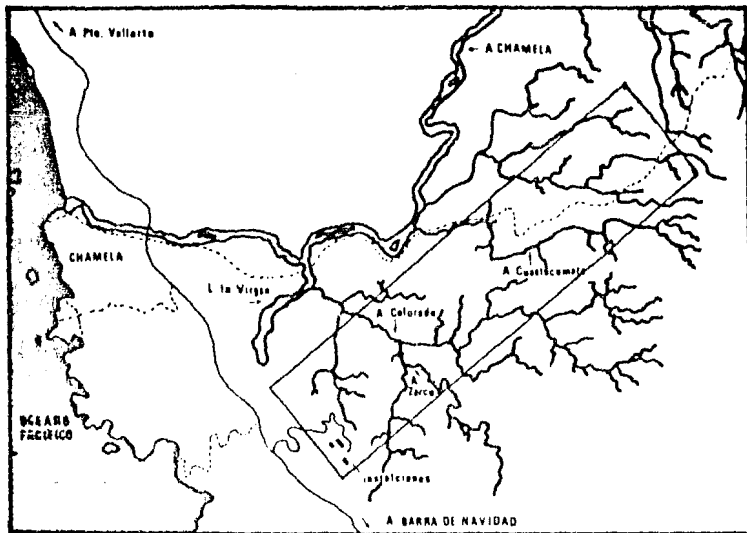


FIGURA 2.- Localización geográfica de la zona de estudio, Estación de Biología "Chamela"; del Instituto de Biología de la UNAM. (modificado de Martínez, 1984).

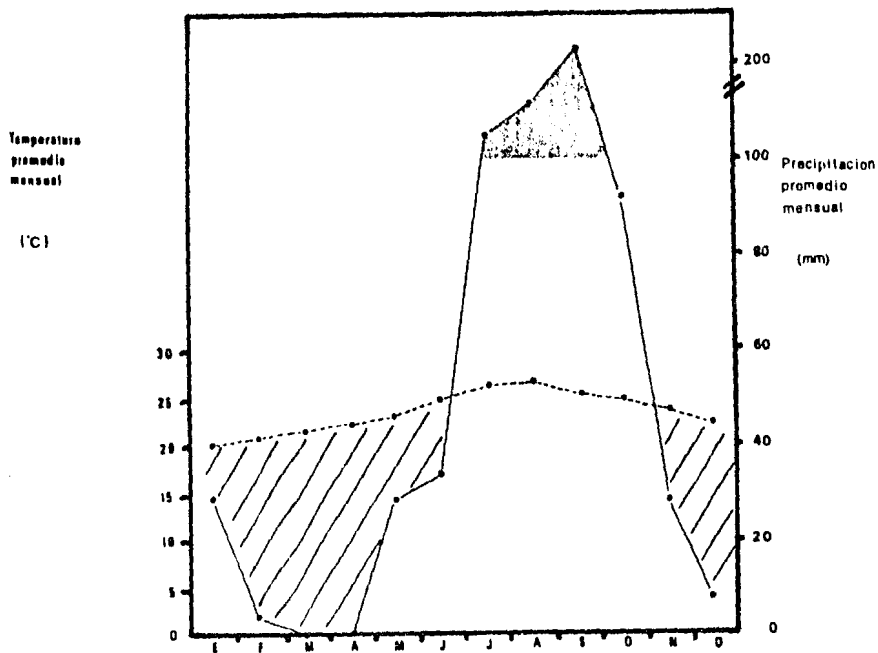


FIGURA 3.- Climograma Ombrotérmico para la estación de biología "Chamela". Datos promedio del período 1977-1983, obtenidos en la estación meteorológica de la misma estación.
 Temperatura promedio anual: 23.6°C
 Precipitación promedio anual: 733 mm.

METODO

CROTON SUBEROSUS es un arbusto que puede llegar a medir hasta tres metros aproximadamente. Se há encontrado que su distribución no es homogénea. De esta manera, es más abundante en sitios con fuerte perturbación; encontrándose que existen diferencias muy marcadas entre las plantas que se establecen en la selva o en claros (ésto se demostrará en seguida). Estos sitios son por lo tanto contrastantes en cuanto a luminosidad y perturbación.

Se observó una muestra de 30 arbustos cada cuatro días, desde el 16 de junio de 1983 hasta el 25 de agosto del mismo año. La mitad de estos individuos se encontraba situado a lo largo de aproximadamente 100 m de la carretera de acceso a la estación; en un lugar completamente perturbado, donde casi la totalidad del estrato arbustivo estaba compuesto por CROTON SUBEROSUS y el estrato arbóreo estaba ausente. La otra mitad de la muestra se localizó a lo largo de las veredas y brechas de la estación, en los margenes de la selva o muy cerca de ellos; las condiciones aquí eran diferentes pues el estrato arbóreo estaba bien representado y en el arbustivo existían muchas especies.

Para cada arbusto se marcaron cinco ramas. Cada rama se definió como un segmento de 50 cm de longitud desde la inflorescencia terminal hacia el centro del arbusto, ésta longitud cambió durante el desarrollo del trabajo por causa del crecimiento de las ramas. Siempre se tomó como referencia la marca colocada al principio del trabajo. La selección de las ramas dentro de un individuo se hizo procurando que cada una de ellas tuviera una orientación diferente. En cada rama se marcaron todas las inflorescencias presentes y se siguió su desarrollo. Se registraron así el número de flores de cada sexo, el número de botones y el número de frutos presentes en cada momento. Un registro más, fue el número de frutos que alcanzaron a dispersar sus

semillas, tomando como parámetro la aparición de las líneas de dehiscencia.

En los treinta individuos de la muestra se llevaron a cabo algunas otras mediciones que incluyeron el área basal a 10 cm del suelo, el número de ramas por individuo y la altura en la que el arbusto comenzaba a ramificarse.

Con objeto de no perturbar el comportamiento de las plantas bajo observación, las siguientes evaluaciones se realizaron en una población de C. SUBEROSUS que se encontraba junto a las instalaciones de la estación, ésta zona había sido recientemente perturbada. Las especies que dominaban junto con C. SUBEROSUS eran principalmente del tipo herbáceo, algunas gramíneas e individuos juveniles del árbol HELIOCARPUS PALLIDUS.

Se midió la producción de nectar a diferentes tiempos, embolizando inflorescencias en botón y colectando el nectar a partir de las 0/00 hrs. Se usaron las mismas flores a lo largo del día y en cada ensayo, tratando de imitar las condiciones que encontraría un insecto forrajeando si la flor hubiera sido visitada anteriormente. Estas pruebas se realizaron en flores de los dos sexos.

Un parámetro más que se investigó fué la posible existencia de alelos de incompatibilidad, la principal metodología usada fué el realizar polinizaciones controladas, las cuales incluyeron: fecundación cruzada, autofecundación y pruebas de exclusión con bolsas de malla para evaluar el papel del viento como vector de polen.

Con objeto de determinar intensidades de depredación predispersión sobre las semillas y la tasa de abortos por fruto, se examinaron las condiciones de las semillas de una muestra de frutos, éstas se catalogaron en tres grupos: sanas, comidas y abortadas.

Todas las pruebas estadísticas se basaron en los textos de Daniels (1977) y Zar (1974). En todos los casos se reporta promedio y desviación estandar.

RESULTADOS

MORFOLOGIA

C. SUBEROSUS es un arbusto que se ramifica a partir de cierta altura del tronco principal, la intensidad de la ramificación depende al parecer de factores ambientales que afectan también la altura en que la planta comienza a ramificarse. Todos los individuos observados son monóicos, aunque se observó uno que solamente producía flores femeninas. Las inflorescencias se producen en las partes terminales de las ramas, y conforme éstas crecen se producen más inflorescencias.

Todas las inflorescencias presentan los dos tipos de flor, aunque las flores femeninas se localizan solo en la parte inferior, mientras que en los rangos superiores de la inflorescencia se producen solo flores masculinas. El desarrollo de las flores ocurre desde abajo hacia la parte superior, por lo que las flores femeninas maduran antes que las masculinas.

Las flores femeninas son poco vistosas, de color verde, su rasgo más característico son los estilos que se originan en forma radial sobre el ovario y dan la impresión de tentáculos (fig.4A). Esta apariencia resulta de la existencia de tres pistilos, cada uno de ellos con los estilos divididos dos o tres veces; la longitud de los estilos tuvo un promedio de 0.75 cm con una desviación estandar de 0.09 cm (n=10). La longitud de la flor desde la inserción de los tépalos hasta la inserción de los estilos fue en promedio de 0.5 cm con una desviación estandar de 0.08 cm. El ovario representa después de los estilos la parte más sobresaliente de la flor, en todos los casos presentó tres carpelos unilobulados, como es característica de la familia Euphorbiaceae.

Las flores masculinas son más vistosas, de color blanco y característicamente tienen 15 estambres. La longitud de la flor desde la inserción de los tépalos hasta el extremo de los estambres fué de 0.5 cm con una desviación estandar de 0.07 cm (n=10, fig.4B).

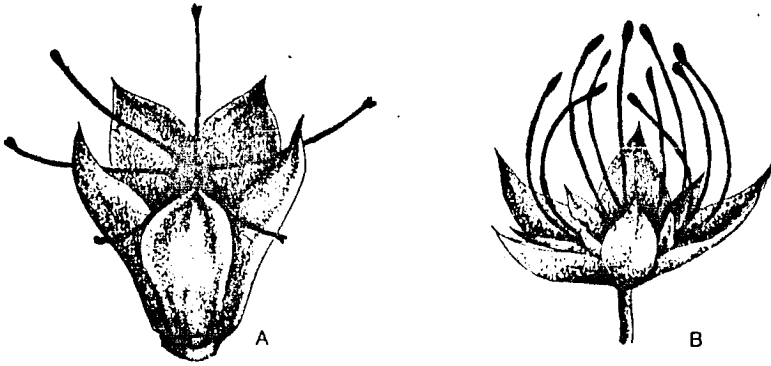


FIGURA 4.- Características morfológicas de las flores de C. suberosus.
Flores femeninas A, flores masculinas B.

FISIONOMIA

Antes de presentar los resultados de fenología y reproducción se muestran algunas características vegetativas que cambian entre las poblaciones y que podrían estar relacionadas con la producción de progenie, principalmente como resultado de las restricciones en la posición de las inflorescencias. Por lo tanto se hizo necesario un análisis de la relación entre estas características y los componentes de la reproducción.

Observaciones en el campo muestran que la fisionomía de las plantas establecidas en condiciones de luz difiere fuertemente de plantas establecidas en la sombra. Los caracteres en que se encontró más variación fueron el tamaño de los individuos (expresado como área basal o como número de ramas por planta) y la altura en la que se encontraba la primera ramificación (APR).

El área basal de las plantas muestra una distribución diferente entre las poblaciones (Fig.5). La gama de tamaños en la población de luz es más amplia. Para la población de sombra se puede observar que el total de la muestra se restringe solo a dos categorías de área basal, con ningún representante para las categorías de área basal grande ($> 7.0 \text{ cm}^2$).

Otra de las características en que se encontró mucha variación entre las poblaciones fue la altura que existe del suelo a la primera ramificación de la planta (APR). En las condiciones de luz parece existir una tendencia a ramificarse muy cerca del suelo, contrariamente a lo que ocurre en la sombra (Fig.6). Las plantas en la luz concentran el 73.7% de la muestra en la primera categoría, es decir menos de 18 cm. En las plantas en la sombra ésta categoría está mal representada (6.0%), y se nota que la APR está arriba de 50 cm en más del 50% de las plantas.

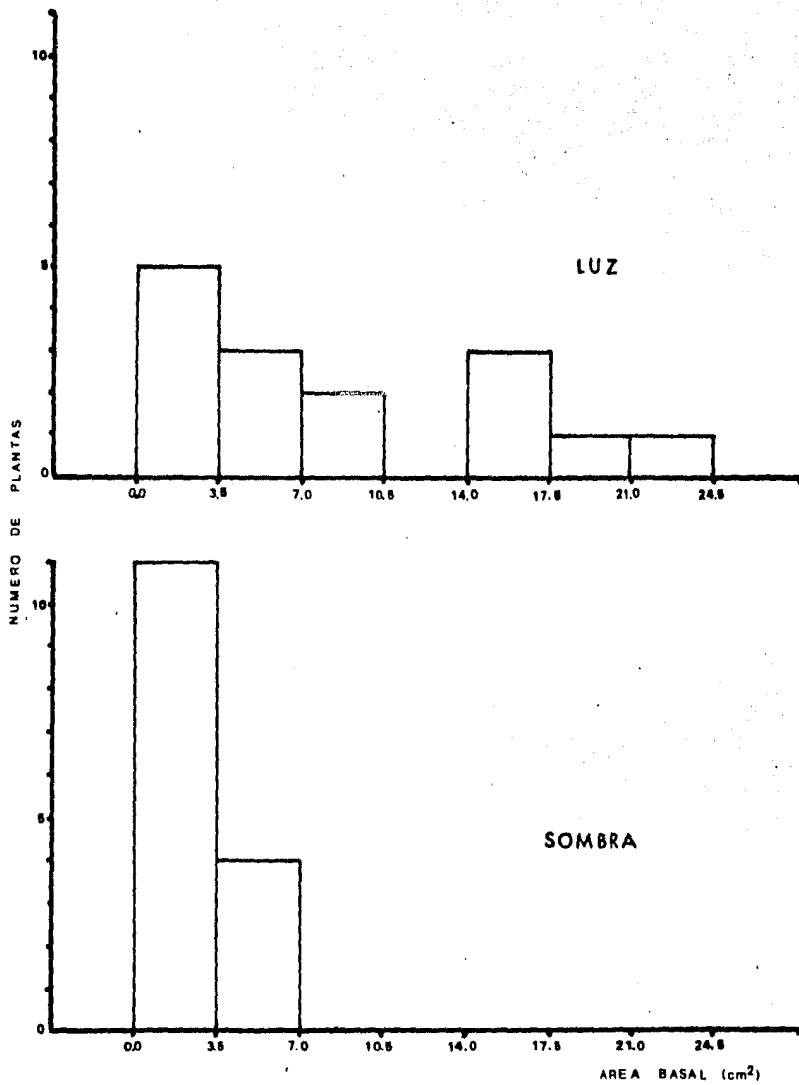


FIGURA 5.-Distribución de frecuencias de categorías de area basal.

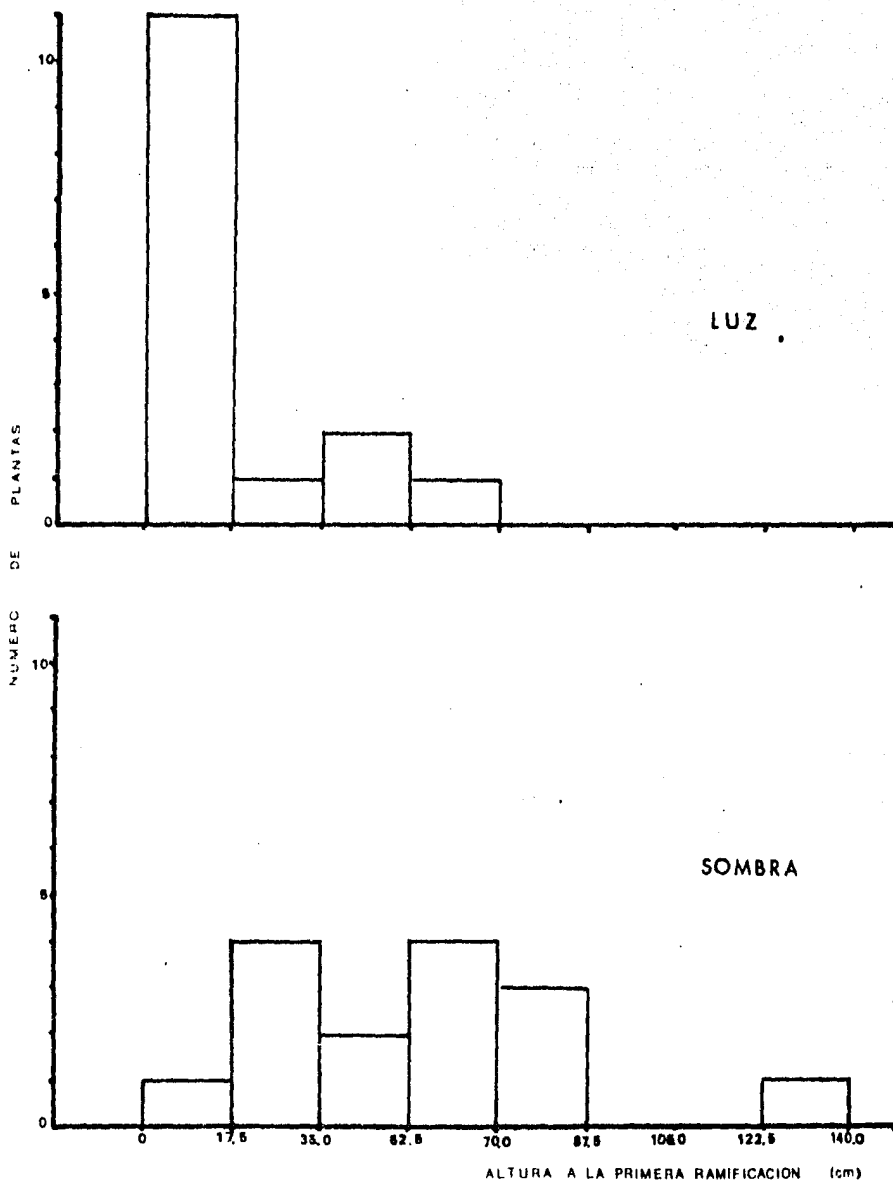


FIGURA 6.- Distribución de frecuencias de categorías de altura de la primera ramificación.

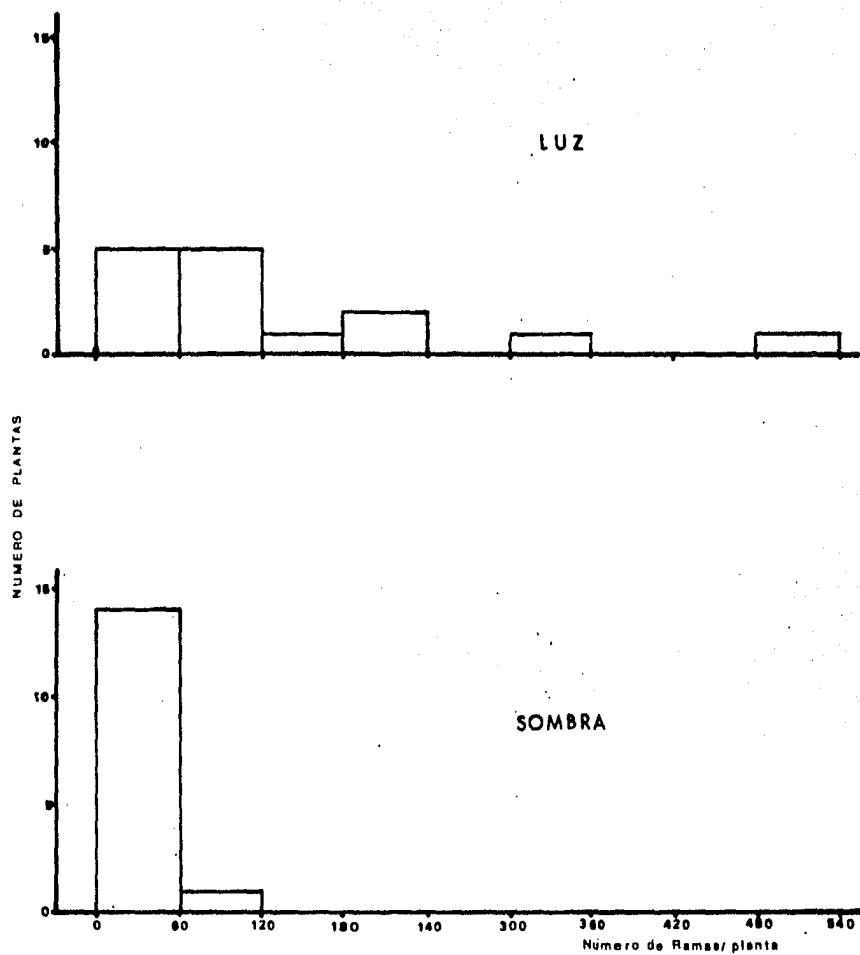


FIGURA 7.- Distribución de frecuencias de categorías de número de ramas por planta.

Para evaluar posibles diferencias entre la capacidad fotosintética de las plantas en las dos poblaciones, se tomó como parámetro de comparación el número de ramas por planta (Fig.7). Se encontró que en las plantas situadas en condiciones de sombra la producción de ramas por planta es muy pobre (94% con menos de 60 ramas); a diferencia de la población de luz, en donde encontramos que el número de ramas producidas por planta se distribuye en una mayor gama de valores (30% con más de 120 ramas), y que el 60% de la población de luz tiene un número de ramas mayor de 60.

Más interesante resulta la correlación de la producción de ramas por planta y el área basal para las dos poblaciones (Fig.8), en los dos casos se encuentran buenas correlaciones ($r=0.95$ y $r=0.89$ para luz y sombra respectivamente); sin embargo las pendientes de las dos rectas muestran diferencias significativas ($0.025 < P < 0.1$, prueba de t). Por lo tanto para los mismos valores de área basal encontramos diferente número de ramas producidas por individuo. Entonces las plantas en la luz tienen la potencialidad de producir comparativamente más inflorescencias, simplemente por el hecho de contar con más unidades de producción (ramas).

Al graficar el área basal contra la APR se encuentra una distribución muy particular (Fig.9). Se nota que los valores para cada población se separan en dos grupos la mayoría de los datos para la población de luz se agrupan en valores de APR muy bajos y en todos los rangos de área basal; mientras que la población de sombra agrupa el total de sus valores por arriba de la línea media, con áreas basales muy reducidas y APR relativamente elevadas. Esto podría estar hablando de respuestas extremas al enfrentar condiciones contrastantes de luz.

La última correlación que se efectuó con características vegetativas fué entre la APR y el número de ramas por planta. En la figura 10A se graficaron los datos de las plantas de luz. Se puede observar claramente que el número de ramas tiene una fuerte tendencia

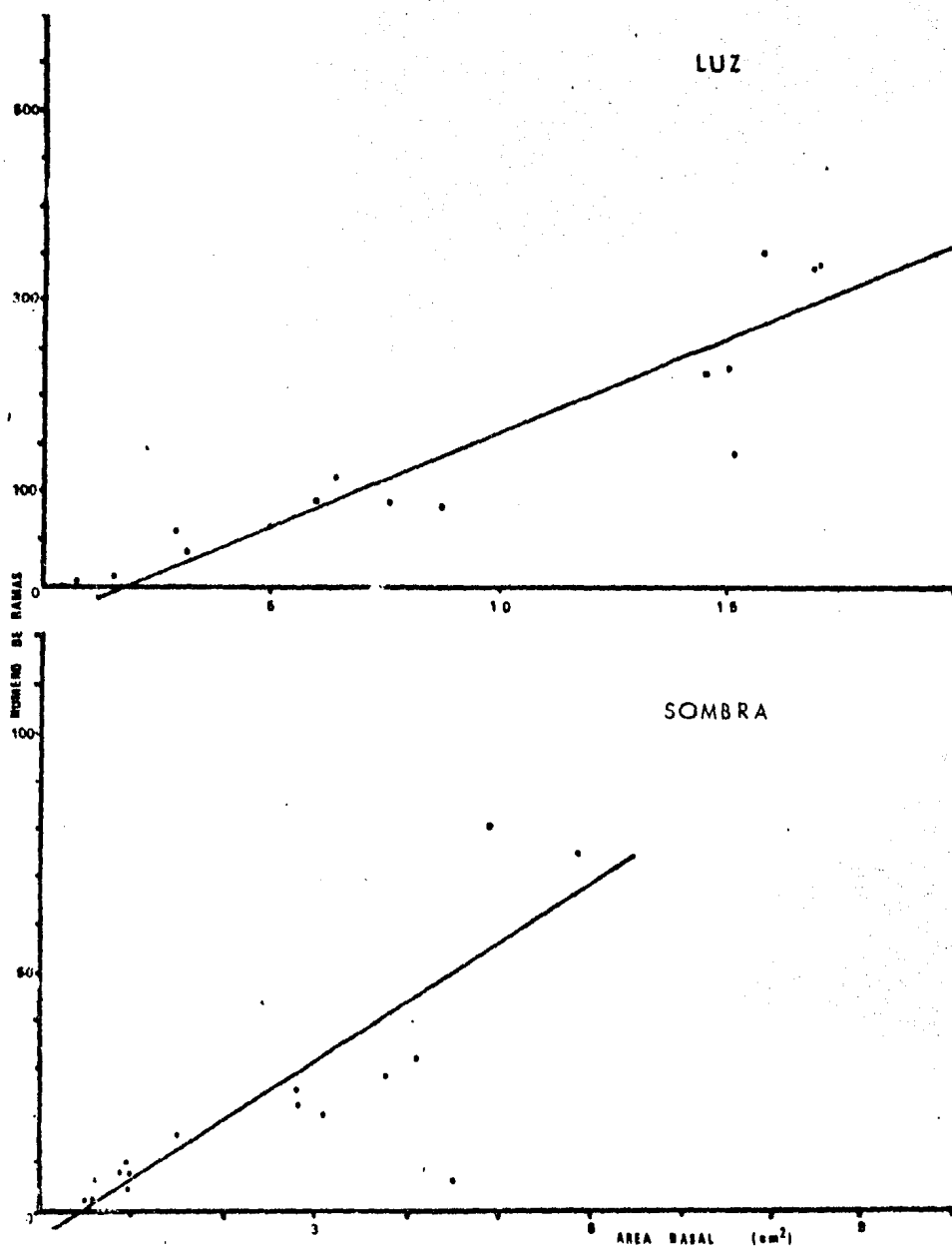


FIGURA 8.- Regresiones entre el número de ramas por planta y el área basal para las dos poblaciones. En ambos casos las pendientes difieren significativamente de cero ($P < 0.005$).

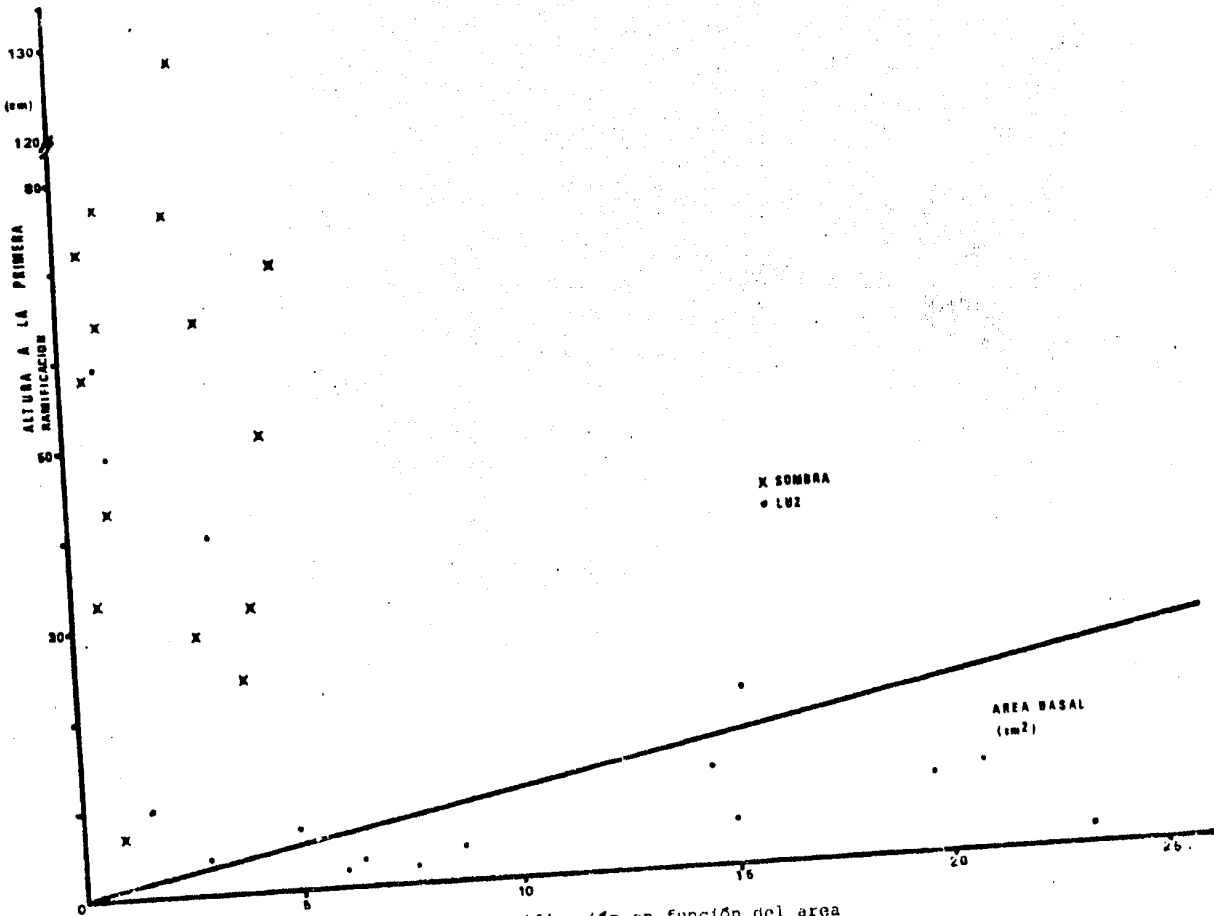


FIGURA 9.- La altura de la primera ramificación en función del área basal. Notese que los puntos para cada población se distribuyen de diferente manera.

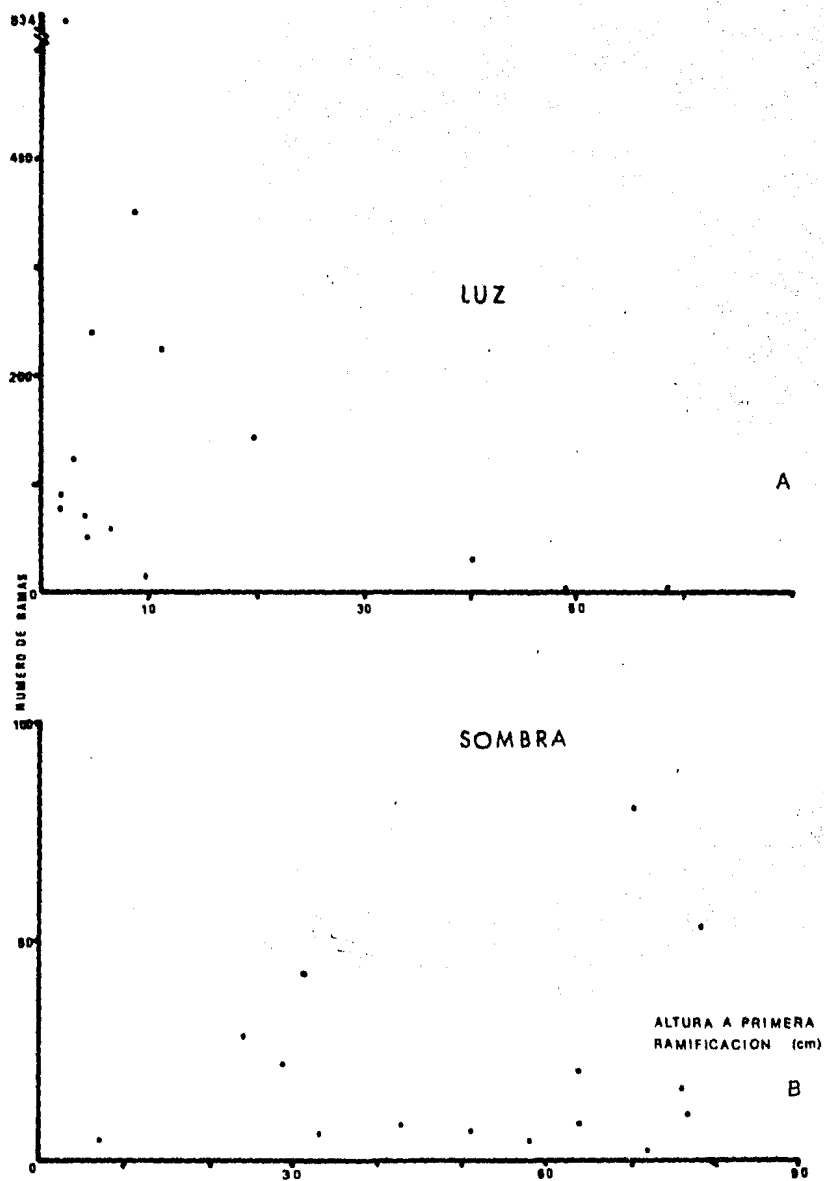


FIGURA 10.- Número de ramas por planta en función de la altura de la primer ramificación para las dos poblaciones. En la parte superior la población de luz y en la inferior la de sombra. Notese que las escalas son diferentes.

a aumentar conforme decrece la APR, así a valores altos de APR los de número de ramas decrecen mucho. Cuando se consideran pequeños valores de APR (< 20.0 cm), encontramos un mayor número de ramas producidas por planta. Esto no sigue una tendencia definida, sino por el contrario a valores parecidos de APR podemos encontrar diferentes valores en el número de ramas. Lo cual puede deberse a la edad de las plantas; pues es claro que solo ocurren cuando las APR son pequeñas, al parecer la capacidad de ramificación decrece conforme aumenta la APR. Entonces el número de ramas y la APR son el resultado de la interacción entre el medio ambiente y la planta. La figura 10B muestra la gráfica para las plantas de sombra, en éstas no se observa ninguna tendencia clara, pero podemos notar que con excepción de una planta todas producen menos de 50 ramas, en contraste a lo que pasa en la población de luz. Por lo tanto podemos decir que están ocurriendo diferentes expresiones del fenómeno en las dos poblaciones.

En condiciones de luz aproximadamente el 80% de la población tiene una APR de menos de 10 cm, en este grupo de plantas solo una tiene menos de 50 ramas. Para la población de sombra la situación es diferente el 93.3% de la población tiene una altura a la primera ramificación mayor de 20.0 cm y solo una de estas plantas presentó más de 50 ramas (Fig.10).

Las características vegetativas mostradas tienen que ser relacionadas con características reproductivas. El siguiente apartado intenta establecer esa relación.

FISONOMIA Y REPRODUCCION

Las diferencias en forma y tamaño se analizaron en términos de producción de frutos, número de flores de ambos sexos producidas por individuo y número de ciclos de producción de inflorescencias por rama. Estos parámetros fueron evaluados como el promedio de las

inflorescencias para cada individuo considerado. Para los ciclos de producción de inflorescencias se consideraron los promedios por rama para cada planta. Estas características se compararon contra el área basal y la APR.

Los ciclos de producción de inflorescencias por rama y el promedio de flores masculinas por inflorescencia en la población de sombra, mostraron correlaciones significativas con el área basal ($\alpha = 0.01$ y $\alpha = 0.024$ respectivamente) y en ambos casos con pendientes diferentes de cero ($P < 0.005$ para los ciclos por rama y $P < 0.05$ para el número de flores masculinas por inflorescencia). Estas correlaciones solo fueron significativas para la población de sombra.

- Ciclos por rama contra área basal: Los promedios del número de ciclos de producción de inflorescencias por rama para cada planta se compararon entre plantas con diferente área basal. Los datos para plantas en condiciones de luz no mostraron correlación y su pendiente no difiere significativamente de cero. La situación cambia cuando se analizan los datos para plantas en la sombra (Fig.11), en donde vemos un incremento en el número de ciclos por rama conforme aumenta el área basal (la pendiente difiere significativamente de cero; $P < 0.005$). Parece interesante notar que los máximos valores en los ciclos por rama que se alcanzaron en la población de sombra son parecidos al promedio para la población de luz (promedio para la población de luz = 3.0 ciclos/rama, máximo valor alcanzado en la población de sombra = 3.0 ciclos/rama).

- Flores masculinas por inflorescencia contra área basal: Nuevamente solo la población en la sombra tiene una correlación entre el promedio de flores masculinas producidas por inflorescencia y el área basal (Fig.12); la pendiente para los datos de las plantas en la luz no difiere significativamente de cero, en contraste con las plantas de sombra ($P < 0.05$). Las plantas en la luz tienden a mantenerse en un valor promedio de producción de flores masculinas por inflorescencia de 10.0 (± 3.2) flores; mientras las plantas de

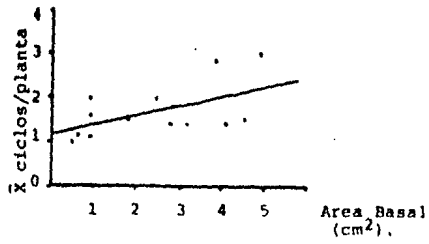


FIGURA 11.- Ciclos de producción de inflorescencias en función del area basal para cada planta de la población de sombra ($P < 0.01$). En la población de luz no se encontró correlación.

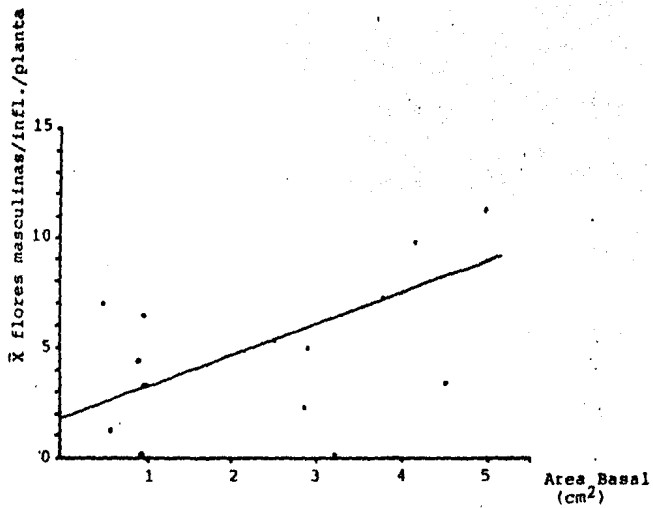


FIGURA 12.- Número promedio de flores masculinas por inflorescencia por planta en función del area basal ($P < 0.05$) para la población de sombra. En la población de luz no se encontró correlación.

sombra aumentan el número de flores masculinas conforme aumenta el área basal, aunque siempre por debajo de la población de luz.

No se encontraron relaciones significativas en los otros casos (flores masculinas y ciclos de producción para las plantas de sol; y producción de frutos y flores femeninas en las dos condiciones), lo cual obedece a que los promedios por inflorescencia para estas características muestran una gran variación (Tabla II). Al parecer las diferencias se producen a nivel de inflorescencia pudiéndose considerar que éstas responden individualmente y no como un conjunto dentro de una planta.

Para obtener patrones generales entre la producción de frutos y las características vegetativas consideradas, se calculó el promedio de frutos producidos por planta y se comparó en función del área basal, APR y número de ramas.

Se considera que la producción está subestimada pues los valores se refieren a una muestra de cinco ramas por planta; faltaría por lo tanto extrapolar la producción de esta muestra al total de ramas de cada planta. De no hacerlo, consideraríamos que todos los individuos son iguales en esta característica (número de ramas).

Tomando en cuenta lo anterior se pueden observar las tendencias generales; la figura 13 muestra la producción promedio por planta para el área basal (A); altura a la primera ramificación (B); y el número de ramas por individuo (C). En estas figuras se ilustra la proporción del total de frutos con que contribuyen las poblaciones de luz o sombra en cada categoría. Se puede observar (Fig.13.A), que la mayor producción de frutos está generada por la población de luz (94.4%). Al parecer existe una tendencia a producir más frutos conforme aumenta el área basal, aunque debemos recordar que no se encontró una correlación significativa entre estas dos variables para ninguna de las dos poblaciones. Existe un marcado pico de producción para la categoría de 7.0-10.5 cm². En la figura 13.B se puede notar que nuevamente la mayor

Tabla II.- Resumen de características de tamaño y producción de inflorescencias de *C. suberosus*.
Las plantas 1-16 corresponden a la población de luz, el resto a la de sombra.

PLANTA NUMERO	AREA BASAL (cm ²)	NUMERO DE RAMAS	PRIMERA RAMIFICACION (cm)	\bar{X} FLORES ♀ INF/PLANTA	\bar{X} FLORES ♂ INF/PLANTA	\bar{X} FRUTOS INF/PLANTA	\bar{X} CICLOS/PLANTA
1	8.7	79	4.0	10.6 +- 7.7	12.6 +- 8.1	6.8 +- 5.2	5.8 +- 2.4
2	1.6	13	10.0	15.7 +- 7.7	9.1 +- 6.1	5.2 +- 5.6	3.4 +- 0.5
3	7.6	87	2.0	9.0 +- 3.3	10.0 +- 4.5	8.7 +- 3.8	3.6 +- 0.8
4	6.0	93	2.0	12.2 +- 5.3	11.0 +- 6.4	6.8 +- 5.2	3.6 +- 0.8
5	15.0	231	5.0	10.8 +- 4.2	7.6 +- 4.7	8.4 +- 5.0	3.4 +- 0.5
6	19.6	352	8.0	11.5 +- 3.8	6.2 +- 6.1	7.4 +- 4.8	2.6 +- 0.9
7	14.5	224	11.0	1.5 +- 1.2	8.8 +- 4.2	2.5 +- 2.5	1.8 +- 0.4
8	6.4	115	3.0	11.2 +- 4.7	12.2 +- 5.2	8.7 +- 5.9	2.8 +- 0.8
9	5.0	61	7.0	21.7 +-16.9	9.7 +- 7.1	11.2 +- 4.6	2.6 +- 0.9
10	23.3	534	2.0	17.1 +- 6.4	15.1 +- 4.9	10.1 +- 4.7	2.8 +- 0.4
11	2.9	54	4.0	12.6 +- 3.6	18.7 +- 4.8	9.8 +- 3.8	2.8 +- 0.4
12	0.8	4	59.0	7.0 +- 3.6	12.5 +- 3.5	2.6 +- 2.3	3.3 +- 0.5
13	0.5	3	49.0	6.0 +- 0.0	11.5 +- 2.1	2.2 +- 3.0	2.0 +- 0.5
14	3.2	37	40.0	11.5 +- 6.9	7.2 +- 5.4	8.0 +- 6.0	2.4 +- 0.9
15	15.2	141	20.0	10.0 +- 3.2	9.2 +- 5.5	5.6 +- 5.6	2.6 +- 0.5
16	2.8	25	128.0	0.0 +- 0.0	5.0 +- 5.6	9.5 +- 7.5	1.4 +- 0.5
17	2.5	16	76.0	16.2 +- 8.2	5.3 +- 5.6	8.0 +- 4.5	2.0 +- 0.7
18	3.8	28	24.0	7.2 +- 6.6	7.2 +- 5.9	2.6 +- 4.0	2.8 +- 0.4
19	4.9	80	70.0	14.7 +- 6.9	11.2 +- 4.2	6.2 +- 7.1	3.0 +- 0.0
20	0.9	8	64.0	1.7 +- 2.3	4.4 +- 4.8	4.6 +-11.2	1.4 +- 0.5
21	1.0	10	77.0	0.0 +- 0.0	6.5 +- 5.4	0.2 +- 0.7	1.6 +- 0.5
22	0.6	6	33.0	17.0 +-10.6	1.2 +- 1.5	0.0 +- 0.0	1.2 +- 0.4
23	1.0	4	7.0	15.3 +- 6.3	0.0 +- 0.0	5.7 +- 9.0	2.0 +- 1.0
24	0.5	2	58.0	9.5 +- 4.5	+++++++	9.5 +-13.4	1.0 +- 0.0
25	1.0	8	43.0	8.0 +- 7.3	3.3 +- 4.1	2.3 +- 5.7	1.2 +- 0.5
26	2.8	22	29.0	17.4 +- 9.6	2.3 +- 2.1	7.2 +- 6.5	1.8 +- 0.4
27	4.1	42	32.0	13.0 +- 3.5	9.8 +- 2.7	6.2 +- 6.4	1.4 +- 0.5
28	3.1	20	64.0	0.0 +- 0.0	0.0 +- 0.0	5.4 +- 7.1	1.4 +- 0.5
29	4.5	6	51.0	14.5 +-11.0	3.3 +- 3.2	1.8 +- 2.0	1.5 +- 0.6
30	0.5	2	72.0	5.0 +- 0.7	7.0 +- 2.8	5.0 +- 7.0	1.0 +- 0.0

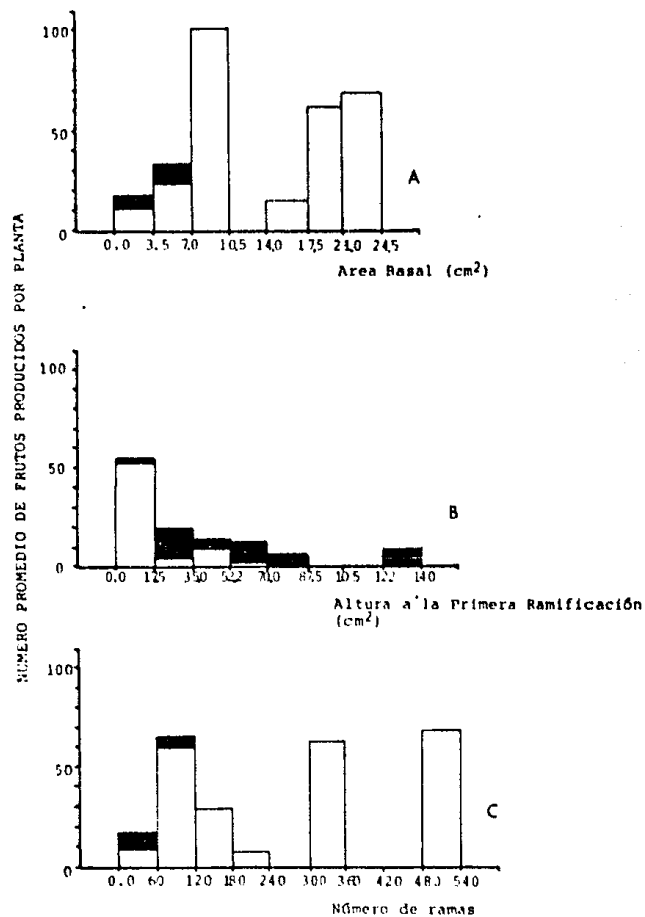


FIGURA 13.- Producción promedio de frutos por planta en función del area basal (A), la altura de la primera ramificación (B) y el número de ramas (C). Las partes oscuras corresponden a la proporción de la producción realizada por la población de sombra.

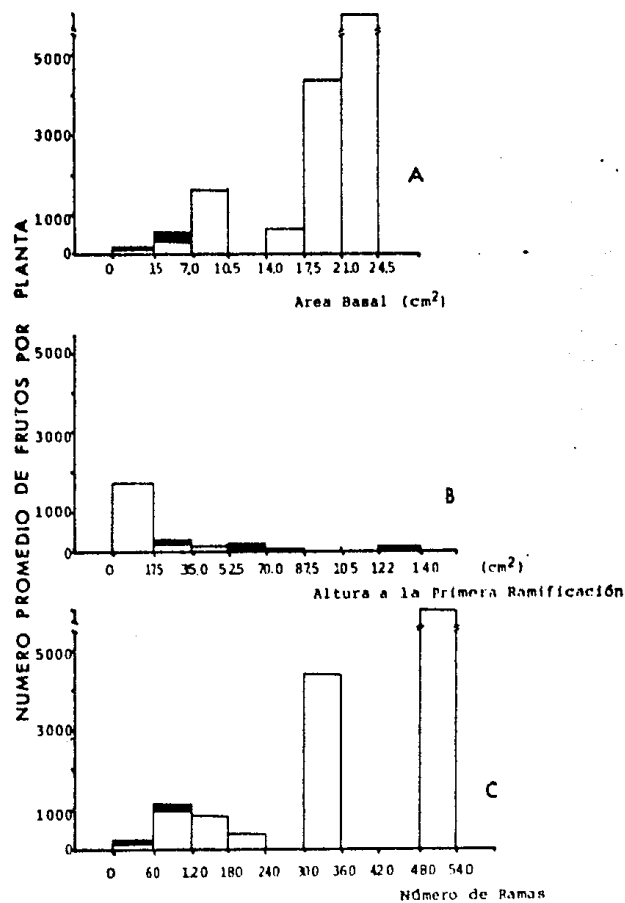


FIGURA 14.- Producción promedio de frutos por planta en función del area basal (A), altura de la primera ramificación (B), y número de ramas (C). La producción está extrapolada para el número total de ramas de cada planta. Las partes oscuras corresponden a la proporción de la producción realizada por la población de sombra.

producción de frutos la lleva a cabo la población de luz (39% sombra vs 61% luz), aunque esto es menos acentuado que en el caso anterior. Se nota que la categoría más productiva corresponde a la de APR más pequeñas (0.0 - 17.5 cm), en la cual están mal representadas las plantas de sombra. La figura 13.C ilustra la misma tendencia que las dos anteriores. Nuevamente la mayor proporción de la producción de frutos descansa en la población de luz. Al parecer existe una independencia entre el número de ramas por planta y la producción de frutos por rama. Esta conclusión se desprende al ver que los valores promedio de producción de frutos son muy parecidos para diferentes categorías.

Para ilustrar el efecto del tamaño, el cual no se considera en ninguna de las figuras anteriores, se construyeron gráficas que tomaran en cuenta el número de ramas por planta. Esto se realizó extrapolando la producción de cinco ramas (Fig.13), al número total que presentaba cada planta. Después, se calculó el promedio para cada categoría (Fig.14).

Es notable el cambio en la distribución de los valores para cada una de las gráficas presentadas. En la figura 14.A, se ve claramente la tendencia hacia producir más frutos conforme aumenta el área basal. Esta tendencia solo es un reflejo del incremento en el número de ramas, que nos habla del aumento de unidades de producción de frutos y semillas. Es claro que la contribución de las plantas de sombra es poco significativa (sombra 0.9% vs luz 99.1%). En 14.A el pico de producción que se veía en la figura 13.A desaparece. Esto es producto de considerar el número de ramas por planta, pero aún así, la consecuencia lógica sería que las categorías intermedias de área basal son más eficientes en la producción de frutos por rama; pues estas categorías producen más frutos por rama que categorías mayores, pero menos cuando consideramos la producción total. La figura 14.B sigue la misma tendencia que la 13.B, pero ahora la contribución de la población de sombra ha disminuido considerablemente (39% en 13.b y 12.1% en 14.B). En la figura 14.C las categorías mayores de 60 ramas

se han incrementado mucho y se ve una dominancia acentuada en la producción de las plantas de luz.

Al parecer existen dos factores principales de la diferencia en la producción de frutos entre las dos poblaciones:

Primero.- Diferencias debidas a características vegetativas (Fig.13), impuestas por el habitat sombreado: área basal < 7.0 cm; APR > 17.5 cm y # de ramas < 60 .

Segundo.- El efecto de la replicación de unidades productoras de inflorescencias (ramas), que a su vez se subordina al primer factor.

INFLORESCENCIAS

En esta sección se describe la fenología y el desarrollo de CROTON SUBEROSUS a nivel de inflorescencia. Se resaltan las diferencias que existen entre las dos poblaciones y se hace hincapié en las particularidades que muestra cada una de ellas.

Un ejemplo de las diferencias tan acentuadas que existen en el desarrollo y producción de órganos reproductivos entre las dos poblaciones está ilustrado por la figura 15. Es claro que la duración, fenología y número de flores y frutos dispersados difiere entre las dos poblaciones. Hay que hacer la aclaración que los dos ejemplos son casos de inflorescencias típicas, las cuales se seleccionaron porque sus valores en tiempo y producción eran muy parecidos a los promedios para la población. A continuación se detalla la fenología y el desarrollo de las inflorescencias.

Las inflorescencias muestran un desarrollo que en general empieza con la antésis de las flores femeninas y termina con la caída de flores masculinas, pasando por un período de dispersión de semillas. Las inflorescencias tienen una duración en promedio de 31.8 (+8.0) días cuando se efectúa el cálculo para toda la muestra. Pero si se separan los datos de sombra de los de luz, se obtienen los siguientes resultados:

Población	Duración promedio	Desviación estandar	N
LUZ	32.2	6.8	84
SOMBRA	27.9	11.2	34

Los valores difieren significativamente $0.05 > P > 0.01$, prueba de z. (días)

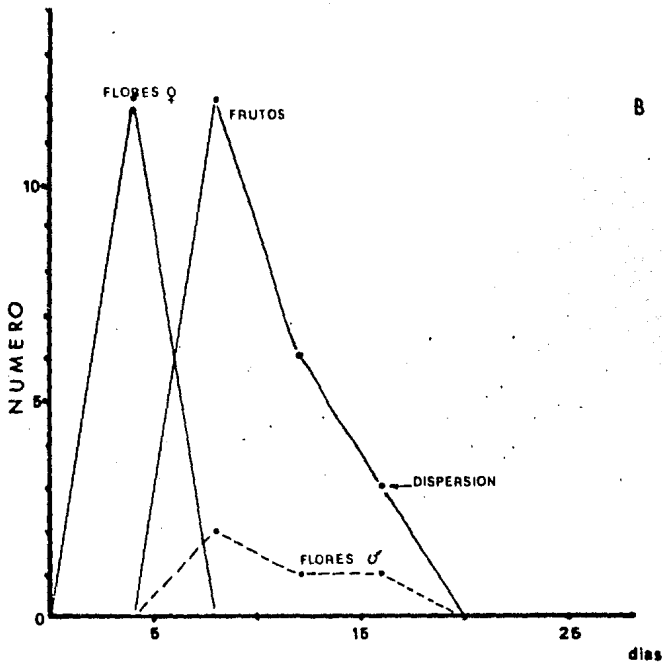
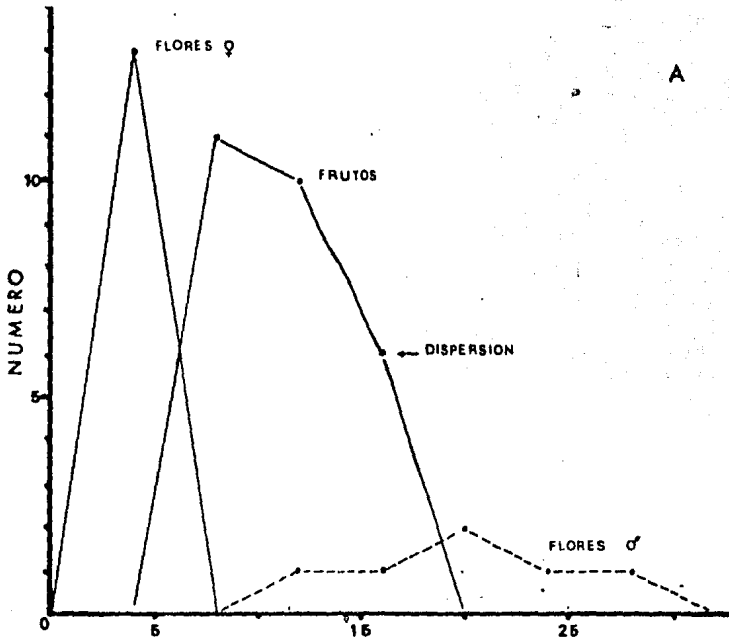


FIGURA 15.- Fenología de inflorescencias típicas para la población de luz (A), y para la población de sombra (B).

Es claro que las inflorescencias de C. SUBEROSUS de las plantas en luz duran en promedio cuatro días más. Es importante señalar que la duración de las inflorescencias en las condiciones de luz es mucho más constante que en la sombra, esto queda indicado por los valores de las desviaciones estandar (o varianzas), en cada caso (las varianzas difieren significativamente $\alpha = 0.005$, prueba de razón de varianzas).

El patrón de desarrollo de las inflorescencias es en general como sigue: Aparición de la inflorescencia como un conjunto de botones con la apariencia de una pirámide. Los botones disminuyen en tamaño conforme se avanza hacia arriba, siendo esto producto de la secuencia de maduración. Después de un tiempo, que varía dependiendo de las condiciones (con un promedio de 11.0 (+/- 6.0) días (N=112) para las condiciones de luz y 13.7 (+/- 7.0) días (N=49) para la sombra), los botones de la inflorescencia comienzan a madurar, por lo tanto el tiempo necesario para iniciar la maduración es mayor en la sombra ($P < 0.05$, prueba de t).

Como se mencionó anteriormente los primeros botones en madurar son los que se encuentran en posición basal, que en la mayoría de los casos corresponden a las flores femeninas, de manera que las inflorescencias son típicamente protóginas. Existen algunas excepciones a esto las cuales serán consideradas más adelante. Solo en ocho inflorescencias de un total de 307 se encontraron flores de los dos sexos en un estado aparentemente funcional, es decir que la probabilidad de presentar los dos sexos simultáneamente en una inflorescencia fue de tan solo 0.026.

Las inflorescencias tienen flores femeninas durante 4.8 (+/- 1.9) días y 4.5 (+/- 2.5) días en las condiciones de luz y sombra respectivamente (los valores no difieren significativamente, prueba de t). Se piensa que es más correcto considerar que las flores femeninas son producidas en un solo día por cada inflorescencia pues en el 83% de los casos el número de flores no varió de un censo dado a otro.

Las flores femeninas son aparentemente receptivas desde las 0600 hrs. hasta las 1800 hrs., la receptividad de las flores se evaluó por la apariencia del estigma y la presencia de exudados en su parte terminal. Se consideró que las flores no estaban en condiciones de ser fecundadas cuando el estigma se secaba y tornaba amarillento.

Desde la antesis de las flores en la mañana, comienza la producción de nectar en la flor, el cual se acumula entre los tépalos y el ovario, de donde es colectado activamente por hormigas, avispa y mariposas principalmente. De esta manera se observa que la producción de nectar alcanza un pico a las 0900 hrs., pero esto no es constante para todas las flores como queda indicado por las desviaciones estandar tan grandes (Fig.16, N=14).

Una vez terminado el período hembra de la inflorescencia, es decir cuando todas las flores femeninas han sido fecundadas o bien dejaron de ser receptivas, comienza la antesis de las flores masculinas. Esto ocurre aproximadamente entre las 0600 y las 0700 hrs., pero solo hasta las 1000 hrs. empieza la producción de nectar (Fig.16, N=17). La apertura de las anteras ocurrió a la misma hora en el sitio de estudio (1000 hrs.). Llama la atención que también a esta hora el sol comenzaba a hacer subir la temperatura en el sitio, lo cual hace pensar en alguna relación entre la apertura de las anteras y el aumento en la temperatura o insolación (Whithead, 1983).

Las inflorescencias tienen un período de producción de flores masculinas que difiere entre las dos poblaciones estudiadas. En la población de luz las inflorescencias duran en fase masculina un promedio de 17.4 (+ 6.1) días, en cambio las inflorescencias en la población de sombra se mantienen en ésta fase durante 11.9 (+ 7.5) días, ($0.02 > P > 0.01$, prueba de t).

En la tabla III se resumen algunos valores sobre los tiempos de desarrollo entre las dos poblaciones.

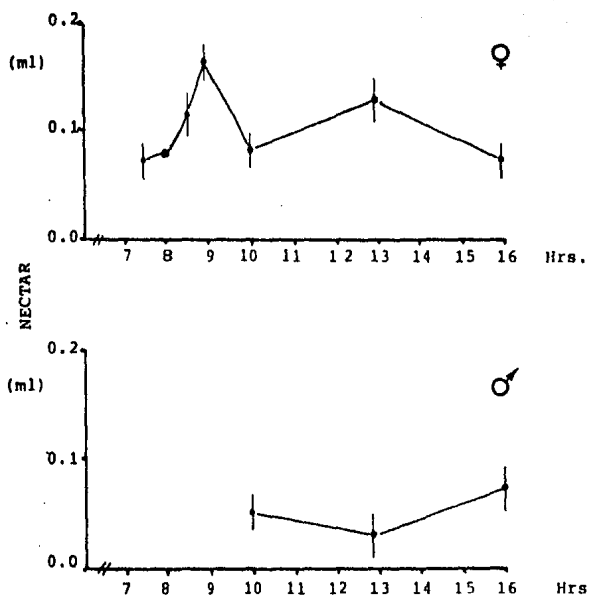


FIGURA 16.- Producción de néctar por las flores de *C. suberosus*, la gráfica superior representa las flores femeninas y la inferior las masculinas (n=14, n=17 respectivamente). Los datos indican promedio y desviación estandar.

Tabla III.- Desarrollo temporal de las inflorescencias de C.SUBEROSUS.
Se reportan los promedios para cada población, entre paréntesis la desviación estandar; este signo * indica que las diferencias son estadísticamente significativas.

	SOL	SOMBRA	SIGNIFICANCIA
DURACION TOTAL	32.2 (6.8)	27.9 (11.2)	0.05>P>0.02 *
x DE LA	n=84	n=34	
INFLORESCENCIA			
TIEMPO x IE	11.0 (6.0)	13.7 (7.0)	0.05>P>0.02 *
MADURACION	n=112	n=49	
DURACION DE			
FASE:			
FEMENINA	4.8 (1.9)	4.5 (2.05)	P>0.1
MASCULINA	17.4 (6.1)	11.9 (7.5)	P<0.02 *
	n=83	n=46	

PRODUCCION DE FLORES POR INFLORESCENCIA

El número de flores producidas, de cualquiera de los sexos, es otro de los caracteres que varia acentuadamente entre las dos poblaciones (Tabla IV).

En esta tabla se observa una diferencia entre las poblaciones, tanto para la producción de frutos como para la de flores masculinas; lo cual contrasta para la producción de flores femeninas, cuyos valores no difieren significativamente. Es necesario hacer notar que el tiempo que la inflorescencia dura produciendo flores femeninas tampoco varia entre las poblaciones (Tabla III). Por lo tanto parece que las dos poblaciones invierten el mismo tiempo en producir flores femeninas, generando también el mismo número (estadísticamente hablando). En cambio la situación no es igual para los frutos y flores masculinas.

Se presume que los valores reportados para la producción de flores masculinas están subestimados por las características del muestreo. Las flores se producen diariamente durante la fase macho de la inflorescencia y se desprenden el mismo día, por lo que se pierden cuando los censos se efectúan cada cuatro días. Esta incertidumbre solo ocurre para las flores masculinas.

EFICIENCIA REPRODUCTIVA

La producción de flores y frutos fue utilizada como una medida de la eficiencia reproductiva, expresada como la proporción de flores femeninas que llegan a producir frutos maduros en una inflorescencia. Esta medida solo se llevó a cabo en inflorescencias en las cuales se conocía su desarrollo completo. De esta manera se calculó la eficiencia reproductiva para cada inflorescencia y se hizo un promedio para cada población:

$$\text{EFICIENCIA REPRODUCTIVA/INF.} = \# \text{ FRUTOS} / \# \text{ FLORES FEMENINAS}$$

TABLA IV.- Producción de flores por inflorescencia de C. SUBEROSUS. Los valores se refieren a los promedios por inflorescencia para cada población. Entre parentesis se reportan las desviaciones estandar. el signo * indica que las diferencias son significativas, prueba de t. Los valores reportados en esta tabla se tomaron de inflorescencias cuyo desarrollo se conocía por completo, solo se reportan los frutos que llegaron a madurar.

X de Flores por inflorescencia	SOL	SOMBRA	SIGNIFICANCIA
Masculinas	11.11(6.48) n=129	5.45(5.15) n=68	P<0.01 *
Femeninas	11.63(7.32) n=129	10.50(8.75) n=71	P>0.1
X de frutos por inflorescencia	7.29(5.20) n=167	4.73(6.50) n=91	P<0.01 *

Los resultados para cada una de las poblaciones fueron:

Población de Luz:

ER/INF = 0.634 (0.351) n = 34

Población de Sombra:

ER/INF = 0.280 (0.349) n = 24

Aunque los valores difieren significativamente ($P < 0.01$, prueba de t), es importante notar que las desviaciones estandar son muy grandes en la población de sombra, incluso mayores que el promedio. En este caso en particular se debe a que solo una mínima parte del total de las inflorescencias produjeron la mayoría de los frutos (Fig.17.A). Se puede observar claramente que el origen de la heterogeneidad en las eficiencias reproductivas de las inflorescencias en la sombra, está dada por una gran cantidad de ellas que tienen valores de $ER=0$. La mayor contribución para el promedio lo aportan un pequeño número de inflorescencias cuyas ER tienen valores entre medianos y altos. De esta manera la reproducción de la población de sombra recaé en la producción exitosa de frutos de un pequeño número de inflorescencias.

Lo anterior contrasta con la población de luz, en donde la frecuencia de inflorescencias con altos valores de ER es muy elevada, y podemos encontrar inflorescencias ubicandose en todas las categorías (Fig.17.B).

INFLORESCENCIAS UNISEXUALES

El comportamiento de las inflorescencias muestra particularidades que varían de población a población. Se encontró que existen inflorescencias unisexuales, las cuales son raras en la población de luz; circunstancia que contrasta recurrentemente con la población de sombra (Tabla V).

La Tabla V muestra como en ambos sitios la mayor proporción de las inflorescencias corresponden al tipo monóico, sin embargo, solo en

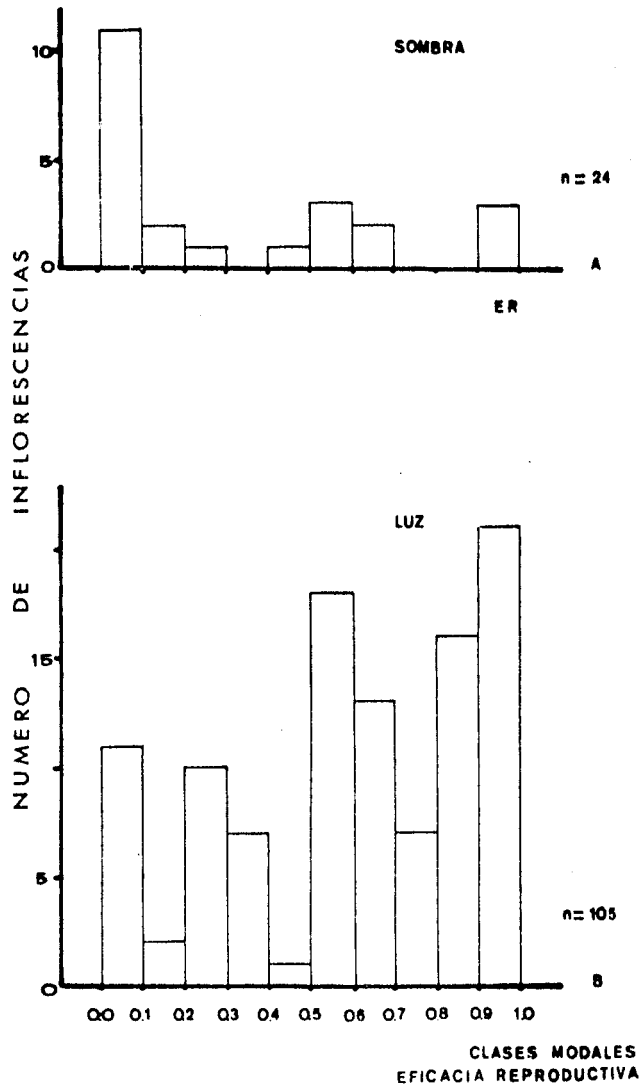


FIGURA 17.- Distribución de frecuencias en categorías de eficiencia reproductiva. Población sombra (A), población de luz (B). Los datos se refieren a inflorescencias individuales.

Tabla V.- Proporción de expresiones sexuales por inflorescencia en las dos poblaciones estudiadas. Los valores difieren significativamente, $P < 0.001$; prueba de χ^2 . El 9.2% de las inflorescencias de sombra no llegó a la antesis.

	SOL	SOMBRA
Proporción de Inflorescencias Masculinas	1.5%	7.4%
Proporción de Inflorescencias Femeninas	1.5%	10.2%
Proporción de Inflorescencias Monoicas	97.0%	73.2%
	n=196	n=108

la población de sombra los tipos unisexuales tienen una contribución importante, pues sumados representan el 17.6% del total de las inflorescencias de sombra.

INFLORESCENCIAS VANAS

Se puede hacer una categoría de las inflorescencias que nunca llegan a madurar, entendiéndose por maduración el hecho de que una inflorescencia produzca cuando menos una flor de cualquier sexo. De acuerdo con lo anterior, en la población de luz, la frecuencia de este tipo de inflorescencia fue cero, lo que contrasta con la población de sombra, donde se encontró que de un total de 108 inflorescencias 10 (9.2%) se hallaban en esa situación. Estas inflorescencias constituyen una carga para la planta, pues la inversión nutricional y energética que significó su desarrollo se pierde sin beneficio (aunque es probable que una buena parte se reabsorba antes de la caída de estas estructuras, Stephenson, 1981). Al final se nota que la menor producción de progenie fue realizada por las inflorescencias en la sombra. Esto queda bien ilustrado cuando comparamos la producción de los diferentes tipos de inflorescencia entre las dos poblaciones (Fig.18).

Es importante notar que la mayor proporción de la producción de frutos fue aportada por las inflorescencias del tipo monóico. Tomando esto en cuenta se puede observar (Fig.18), que la población de luz tendría ventajas sobre la de sombra desde el punto de vista de producción de progenie, simplemente por contar con un número mayor de inflorescencias. Así, para el mismo número de plantas y ramas muestreadas se observaron 196 inflorescencias en la población de luz y solo 108 en la población de sombra. Vemos que la población de luz cuenta con una mayor proporción de inflorescencias del tipo productivo.

Un aspecto más que debe ser tomado en cuenta en las consideraciones anteriores, es que las inflorescencias individuales

Para cada población mostraron diferencias significativas en la producción de frutos, siendo menor en la población de sombra (Tabla IV).

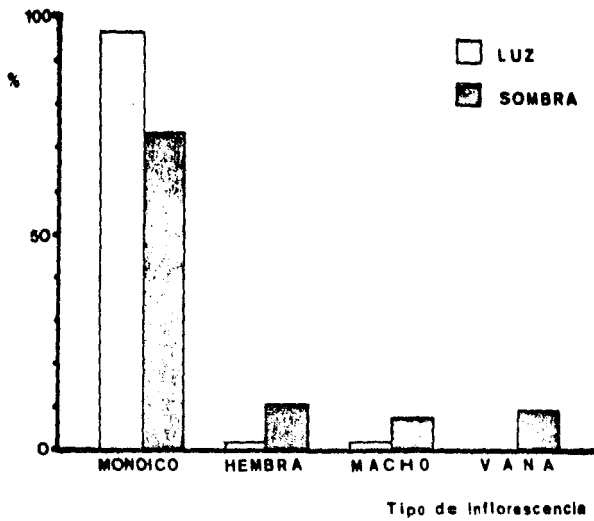


FIGURA 18.- Proporción de los diferentes tipos de inflorescencia entre las dos poblaciones. En ambos casos se evaluó el mismo número de ramas y plantas encontrándose como primera diferencia el número de inflorescencias producidas (196 en luz vs. 108 en sombra).

FENOLOGIA POR INDIVIDUO

La fenología de la reproducción a nivel de individuo está resumida en la figura 19; aquí se muestran los cambios en la producción de flores y frutos para una planta individual establecida en las condiciones de luz. Los criterios para escoger esta planta en particular como ejemplo de la población, fueron los valores de producción en sus características reproductivas, los cuales se acercan mucho a los promedios de la población, así como sus parámetros vegetativos.

Es notable que no hay patrones bien definidos en la producción de las flores; aunque parece claro que los picos para flores masculinas y femeninas están desfasados a pesar de que existe cierto traslape. Las flores femeninas son producidas en forma alternada, mientras las masculinas son producidas en forma más continua. Esto es un efecto de la desincronización en el desarrollo entre las inflorescencias de un individuo, pues no todas las inflorescencias de un ciclo empiezan al mismo tiempo y del largo período de producción de flores masculinas. Este fenómeno hace que existan altas posibilidades de autopolinización en los momentos en que están presentes las flores femeninas.

Para evaluar la potencialidad de autopolinización en un individuo dado, se elaboró un índice de autofecundación (IA). Este se basa en la proporción sexual, calculada con base en el número de flores de cada individuo a través del tiempo. El índice es una medida de la sexualidad de la planta y de las posibilidades de fecundación, ya sea geitonogamia o xenogamia. Este índice se expresa como:

$$IA = \# \text{ flores femeninas} / \# \text{ flores masculinas}$$

Podemos tener así:

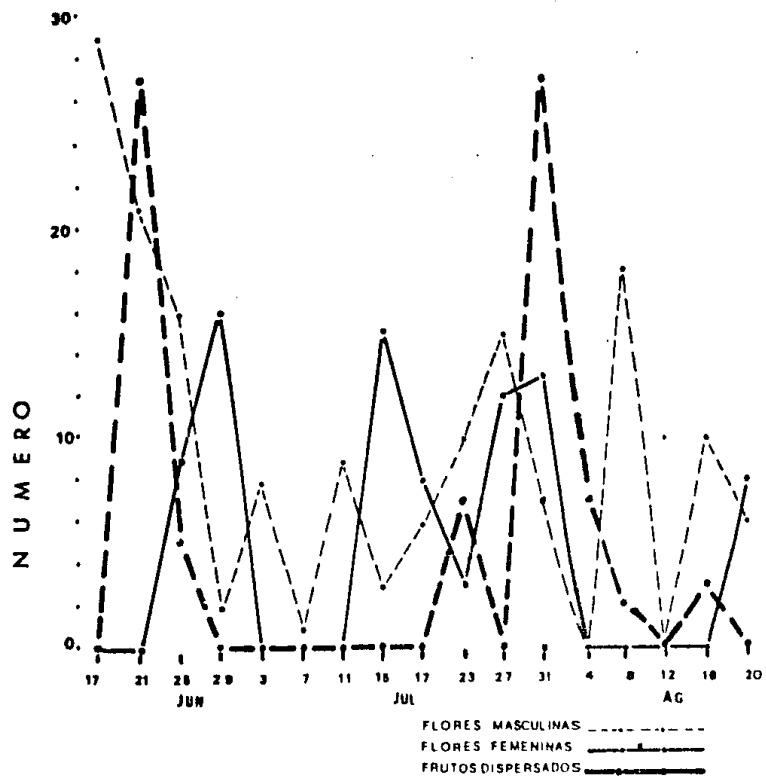


FIGURA 19.- Fenología a nivel de individuo para una planta de la población de luz.

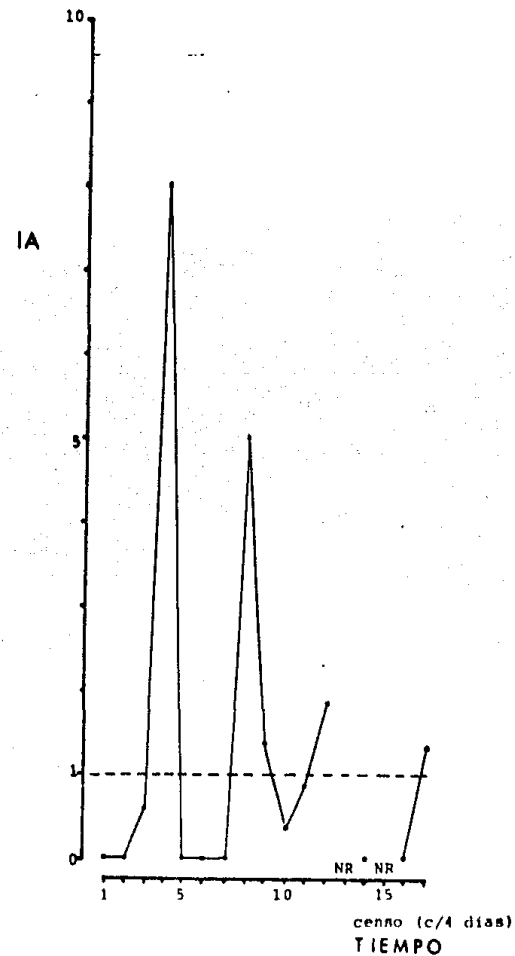


FIGURA 20.- Fluctuaciones en la proporción sexual en un período de tres meses para una planta en la población de luz. NR: no reproductivo.

$IA = 0$; Sin posibilidades de autofecundación. Adecuación vía polen dispersado a otras plantas.

$IA = E$; Indefinido; sin autofecundación. Adecuación vía ovulos, fecundados por cruzamiento

$IA > 30$; Altas posibilidades de autofecundación. Altas posibilidades de adecuación vía ovulos.

$IA < 1$; Autofecundación. Altas posibilidades de adecuación vía polen.

La figura 20 muestra las fluctuaciones en el IA en un período de tres meses, calculado para la planta que se usó en el ejemplo anterior.

Es claro que una gran proporción del tiempo la planta actúa como masculina, ($IA = 0$), 41% en este ejemplo. En ningún momento la planta se comporta exclusivamente como femenina ($IA = E$). Podemos observar que el resto del tiempo las posibilidades de autofecundación son altas (censos 3,4,8,9,10,11,12 y 16), variando las proporciones de flores de manera cíclica.

En lo que respecta a la producción de frutos se puede observar que el momento de su dispersión se retrasa entre 15 y 25 días después de que las flores fueron fecundadas (Fig.19). Esto varía mucho dependiendo de cada inflorescencia, lo que probablemente es un reflejo de las características particulares de desarrollo y posición dentro de la planta. En la figura solo se consideraron los frutos que llegaron a ser dispersados.

En las plantas de sombra se escogió un individuo bajo el mismo criterio que para el ejemplo de las plantas de luz. Los resultados se muestran en las figuras 21 y 22. Se nota que los patrones son muy diferentes a los de plantas de luz. La producción de flores masculinas

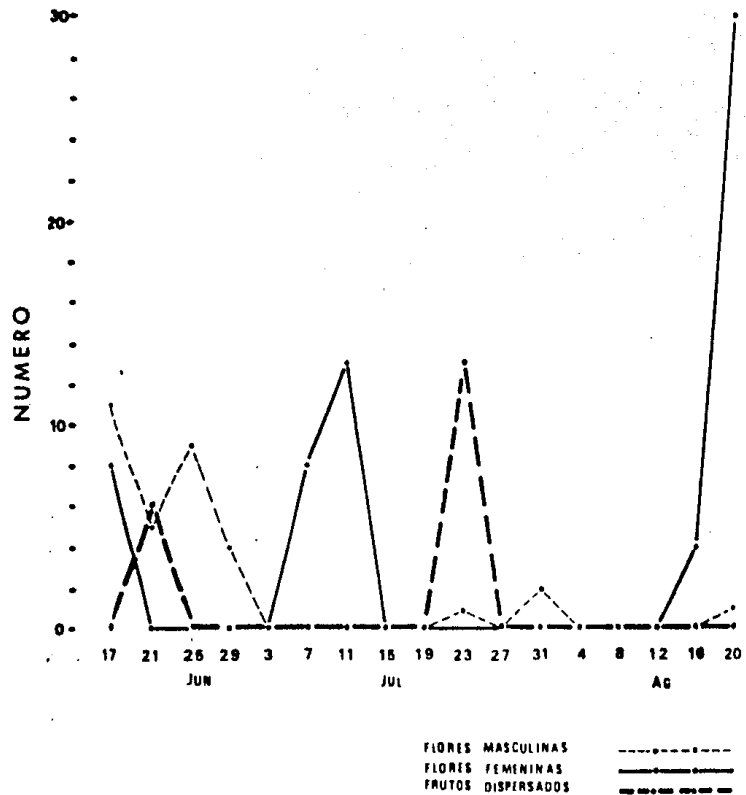


FIGURA 21.- Fenología a nivel de individuo para una planta de la población de sombra.

IA

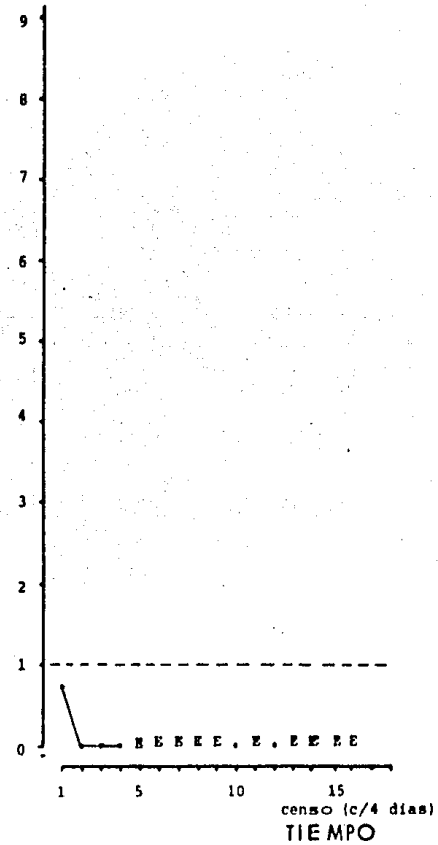


FIGURA 22.- Fluctuaciones en la proporción sexual para un período de tres meses, para una planta en la población de sombra. E: Adecuación únicamente por vía ovulos.

y frutos está muy reducida y los períodos de producción de flores femeninas están más espaciados en el tiempo. En contraste a lo sucedido en el ejemplo de las plantas del claro, aquí encontramos períodos en los cuales las plantas funcionan como masculinas o femeninas únicamente.

En los cambios del IA con respecto al tiempo (Fig. 22), se puede observar que no existen sobrelapamientos tan acusados entre los dos tipos de flor. Solo existen dos censos (1 y 17), en los cuales hubo posibilidades de autofecundación. El déficit en la producción de flores en las inflorescencias de las plantas de sombra, podría estar causado por un aporte limitado de recursos, donde el presupuesto asignado hacia la reproducción fuera menor que en las plantas de luz. Debe recordarse la baja producción de frutos de esta población.

La probabilidad de una planta de adecuarse vía óvulos o vía polen, no solo depende de la proporción sexual que manifieste en ese momento. Otro factor que es determinante es la proporción sexual de los individuos conespecíficos cercanos, los cuales constituyen consortes potenciales. La fecundación solo se llevara a cabo si los dos tipos de flor se encuentran presentes en ese momento, ya sea en la misma planta o en plantas diferentes. Con el objeto de analizar este fenómeno en las dos poblaciones de CROTON SUBEROSUS estudiadas se construyeron dos gráficas. Estas representan la distribución de las plantas en categorías de proporción sexual (IA) para cada censo del estudio.

La gráfica para los datos de la población de luz (Fig.23), muestra como en todos los censos la categoría mejor representada es la 0, que indica individuos que solo tienen una expresión sexual masculina en ese momento. La siguiente categoría es la de valores >0 , y <1.5 ; ésta también se encuentra bien representada e indica el número de individuos con una proporción sexual que fluctua alrededor de 1:1. Para las categorías mayores de 1.5 se observa que están cada vez menos representadas conforme aumentan los valores de proporción sexual. Se

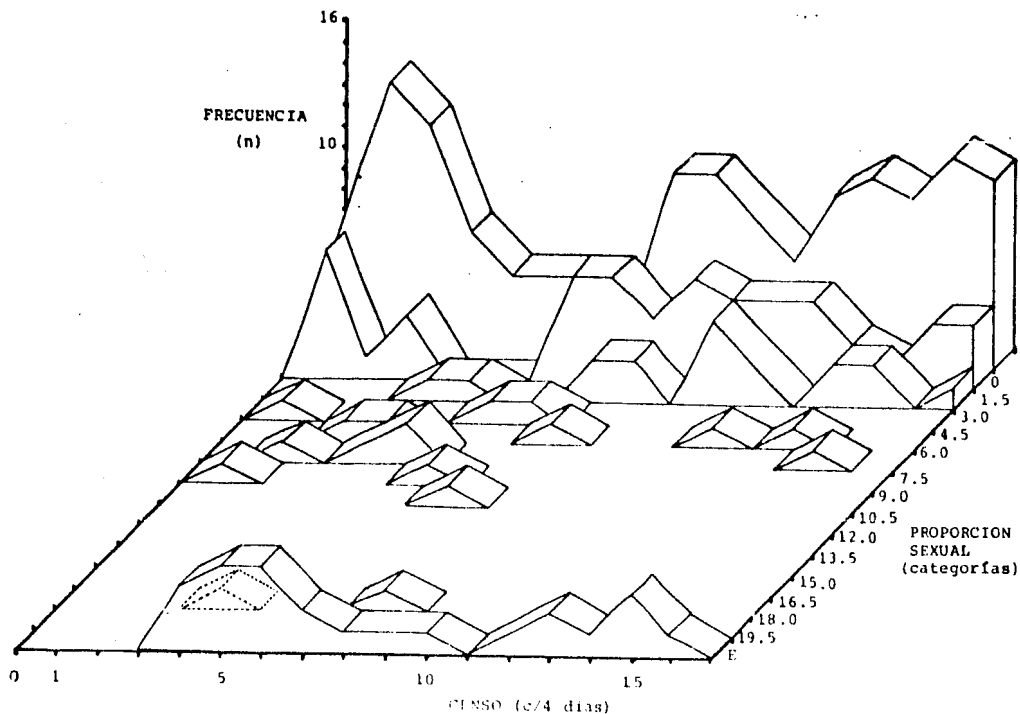


FIGURA 23.- Distribución de frecuencias por categorías de proporción sexual a través del tiempo para plantas en la población de luz. En el eje x se representa el tiempo (censos); en el eje y el número de individuos (n), y en el eje z las categorías de proporción sexual. Notese que las categorías de los extremos corresponden a valores de cero (adecuación vía polen), y a valores no definidos (adecuación vía ovulos).

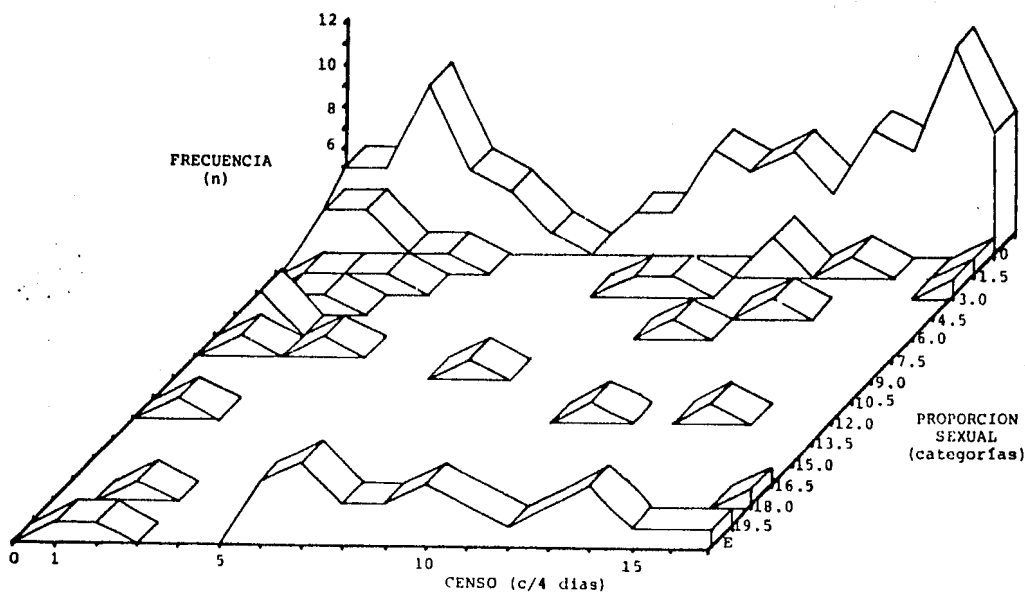


FIGURA 24.- Distribución de frecuencias por categoría de proporción sexual a través del tiempo para las plantas de la población de sombra. En los ejes se representan los mismos parámetros que en la figura 23.

nota un nuevo aumento en la frecuencia para la categoría E; la cual corresponde a plantas que se expresan como femeninas en ese momento.

En la figura 24 (población de sombra) el patrón parece repetirse con algunas variantes. En primer lugar hay gran cantidad de plantas que no producen flores en un censo dado, esto se refleja en una caída de los valores de frecuencia para todas las categorías. Nuevamente las plantas en estado masculino son la mayor proporción de la población para un momento dado. La categoría E, tiene una representación semejante a la encontrada en las plantas de luz.

FENOLOGIA POBLACIONAL

Un componente fenológico de gran importancia en el sistema de cruzamiento, en la producción exitosa de progenie y en la composición genética de ésta; es la producción temporal de las flores de ambos sexos a nivel poblacional. Se muestran las gráficas de producción de flores para un período de casi tres meses (Figs.25, 26 y 27). En los tres casos se computaron el total de flores producidas por censo (aparentemente en estado funcional). La figura 25 representa la suma de las dos poblaciones, en 26 y 27 se separaron los datos para cada población, luz y sombra respectivamente. En los tres casos existe una alternancia en la intensidad de producción entre las flores de cada sexo. Esto tiene como consecuencia directa que las proporciones sexuales de las poblaciones varíen alternadamente. En la figura 28 se muestran los cambios en la proporción sexual a nivel de población. Las partes oscuras dirigidas hacia arriba significan un sesgo hacia las flores femeninas, es decir que la población se comporta principalmente como receptora de polen; y la población se comporta como donadora de polen cuando las partes oscuras están dirigidas hacia la parte de abajo.

Esta alternancia en la proporción sexual de la población podría tener algunas implicaciones de importancia. En primer lugar puede verse que a nivel población existe cierto grado de sincronía en la producción de flores de un sexo dado. Esto ocurre tanto para los datos agrupados como para los de la población de luz. La sincronía está mucho menos marcada en la población de sombra (Fig.27), pero aún así es suficiente como para generar una alternancia en la proporción sexual de la población (Fig.28).

El desfase en la sexualidad a nivel poblacional genera problemas en el sentido de las posibilidades de polinización exitosa. De manera que cuando las flores de un sexo son muy abundantes, las del otro sexo son "raras". Habría que evaluar cual es el efecto de este fenómeno sobre la producción de progenie a nivel poblacional. Una

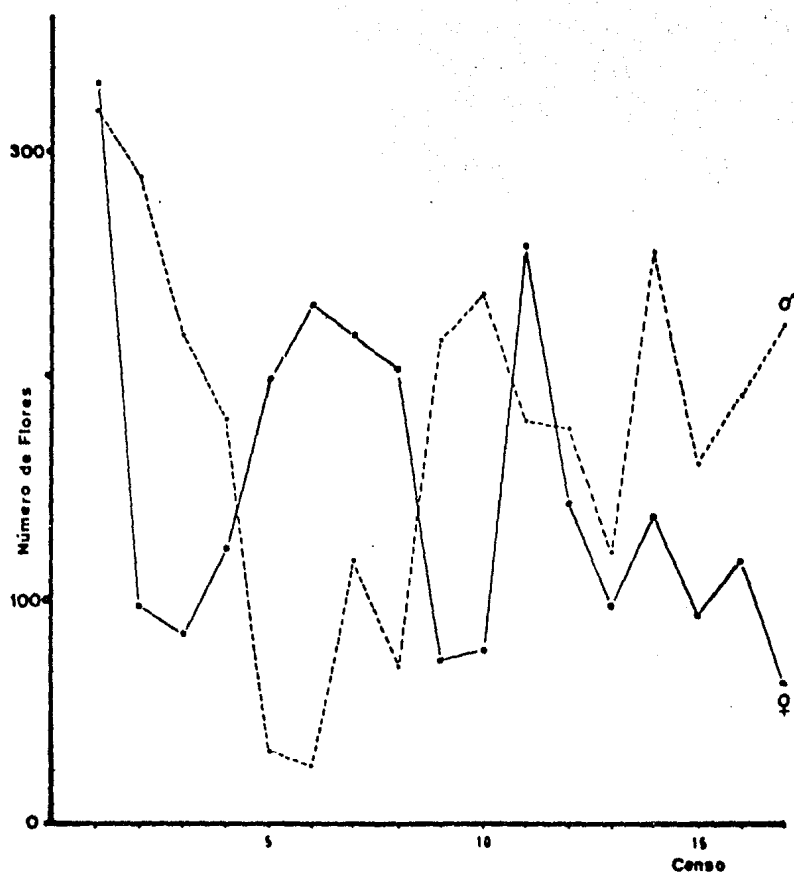


FIGURA 25.- Producción temporal de flores masculinas y femeninas en las dos poblaciones bajo estudio. Para cada tiempo se sumaron todas las flores de un sexo.

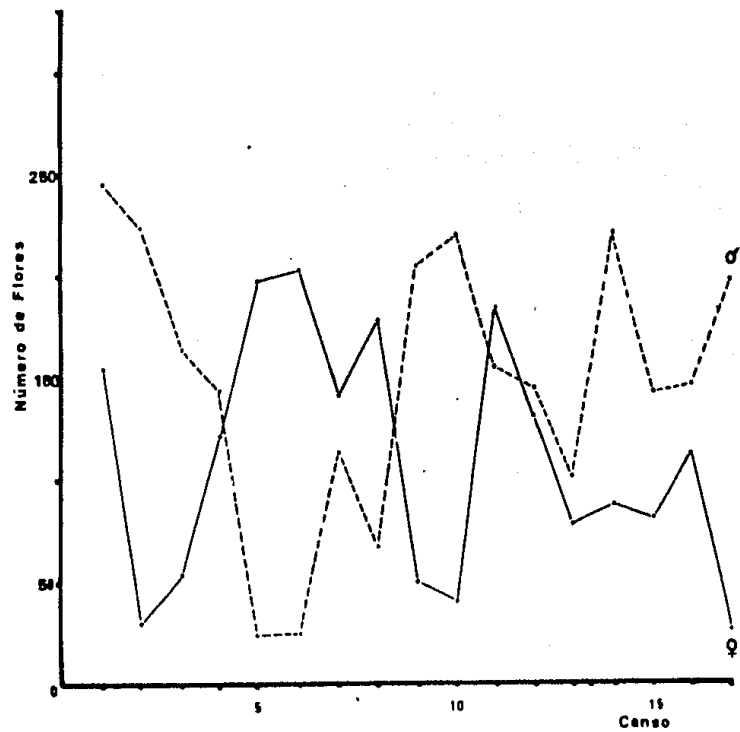


FIGURA 26.- Producción temporal de flores masculinas y femeninas para la población de luz.

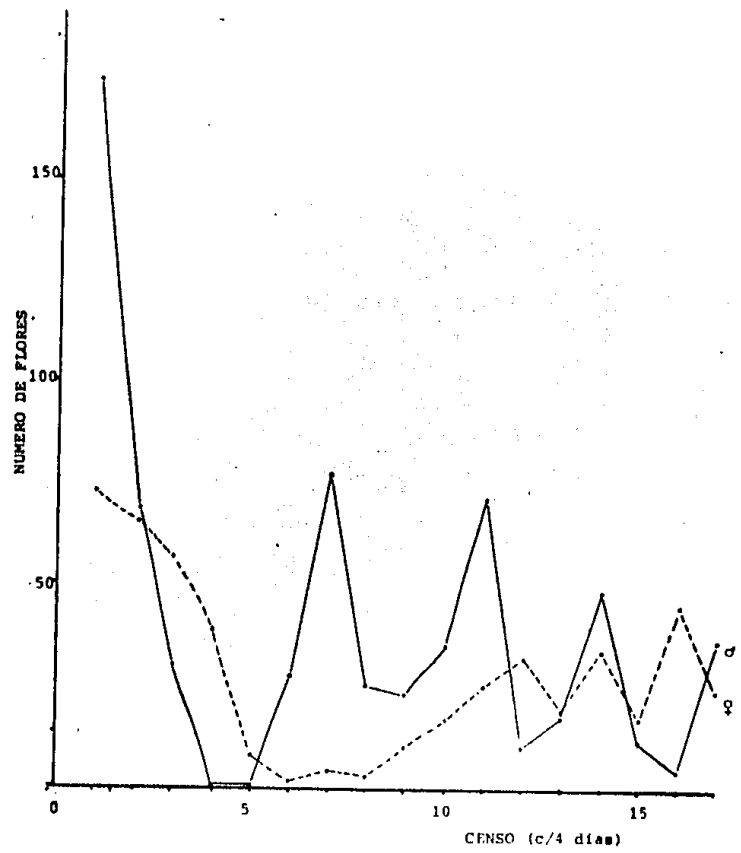


FIGURA 27.- Producción temporal de flores a nivel de población bajo condiciones de sombra.

forma de hacerlo es comparando la eficiencia reproductiva de la población para cada censo, de manera que sea posible comparar los cambios de ésta en función de la proporción sexual de la población.

En la figura 29 se muestran los cambios en la eficiencia reproductiva de las poblaciones a través de los censos. Esto se evaluó considerando la proporción de las flores de un censo dado que habían logrado desarrollarse hasta frutos maduros. El resultado se asignó como la eficiencia reproductiva del censo en que se observaron las flores. Puede observarse que existe una tendencia hacia valores de eficiencia reproductiva altos cuando las proporciones sexuales están sesgadas hacia los machos. Esta correspondencia no es del todo exacta, pero es claro que una proporción sexual hacia lo femenino corresponde en general con valores bajos de eficiencia reproductiva.

La figura 30 muestra las regresiones de la eficiencia reproductiva en función del número de flores femeninas de la población, tanto para la luz como para la sombra. En ambos casos las pendientes no difieren de cero ($P > 0.1$, tanto para la luz como para la sombra), indicando una independencia entre estos parámetros.

Es interesante el hecho de que las tendencias sean diferentes entre las poblaciones. La población de luz alcanza los máximos valores de eficiencia reproductiva cuando la proporción sexual está sesgada hacia la función masculina, la situación se invierte en la población de sombra (Fig.30).

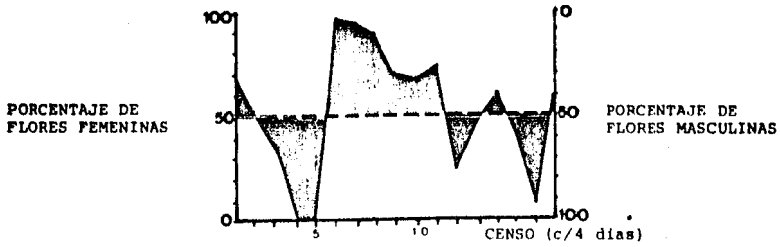
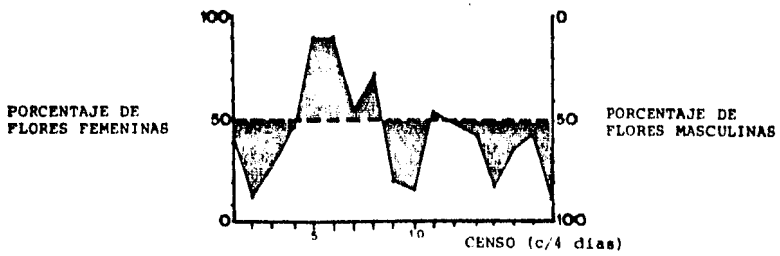


FIGURA 28.- Alternancia en las proporciones sexuales de las poblaciones bajo estudio. En la parte superior la población de luz, en la inferior la de sombra. Un sesgo hacia la parte de arriba significa que la población tiende a femenina, si el sesgo es hacia abajo entonces la población se comporta en mayor grado como masculina.

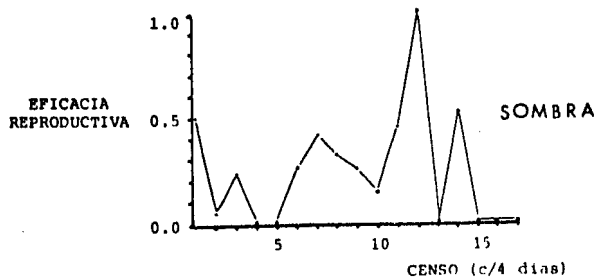
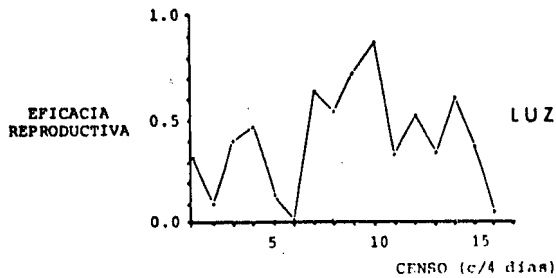


FIGURA 29.- Alternancia en la eficiencia reproductiva para las dos poblaciones consideradas en función del tiempo.

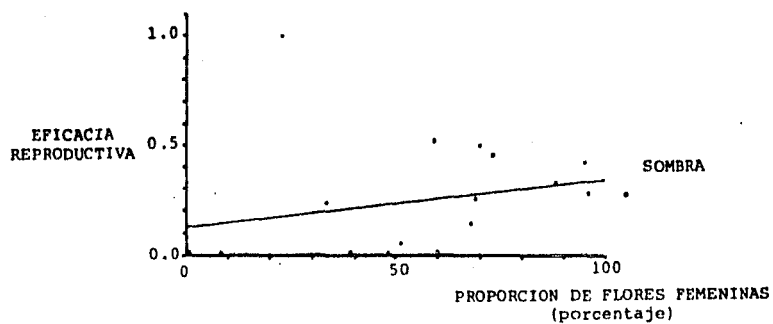
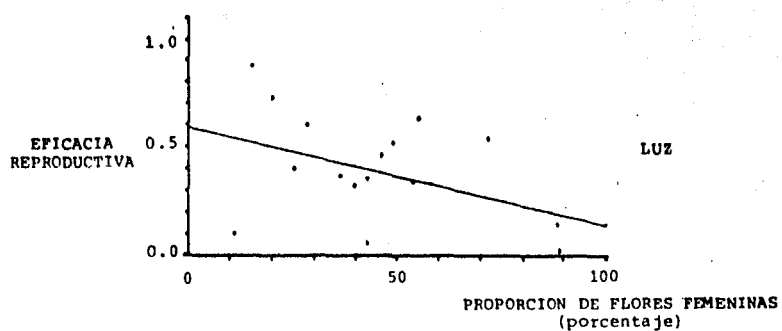


FIGURA 30.- Eficiencia reproductiva en función del porcentaje de flores femeninas a nivel de población.

SISTEMA DE CRUZAMIENTO

Como un método para caracterizar un elemento en el sistema de cruzamiento de C. SUBEROSUS se usaron pruebas de polinización controlada. Estas incluyen autofecundación, fecundación cruzada, y pruebas de polinización por viento.

El método consiste simplemente en aislar botones florales (inflorescencias) que se sospeche van a abrir al otro día. El día de la antésis las flores femeninas se polinizan a mano, ya sea con el polen obtenido en otra inflorescencia de la misma planta o de plantas diferentes. La inflorescencia se vuelve a aislar hasta que las flores femeninas dejan de ser receptivas. Los resultados se cuantifican como el desarrollo exitoso de los frutos (Tabla VI).

Los resultados indican que en C. SUBEROSUS no existen sistemas de autoincompatibilidad, pues solo en un caso el tratamiento de autofecundación no produjo semillas. Los valores promedio de la proporción de flores que se desarrollan a frutos maduros para cada tratamiento no difieren significativamente ($P > 0.1$, cruzamiento: 0.31(0.22); autofecundación: 0.33(0.27). Este resultado parece lógico para una planta que como ésta es una maleza.

En C. SUBEROSUS se encontraron forrajeando individuos de avispas (Vespidae), hormigas, mariposas, y coleopteros (Cerambycidae). Al observar las visitas de estos animales a las plantas, se destacó que su comportamiento no podía resultar en un buen índice de fecundación. De esta manera se diseñó un experimento para evaluar la importancia de estos animales en la polinización de C. SUBEROSUS. Este consistió en cubrir con redes de exclusión las inflorescencias de 10 individuos, los resultados se muestran en la tabla VII

En esta tabla se puede observar que los valores del porcentaje de éxito alcanzados con las bolsas de exclusión de polinizadores son muy parecidos a los que se obtuvieron en las polinizaciones controladas. Se efectuó una prueba de análisis de varianza entre los tres promedios

Tabla VI.- Resultados de las polinizaciones controladas en C. SUBEROSUS. Cruz. indica que la fecundación se efectuó por cruzamiento, auto. por autofecundación.

Individuo		# Flores Tratamiento	Frutos Maduros	% de Exito
1	cruz.	17	2	0.11
1	auto.	20	0	0.0
2	cruz.	35	11	0.31
3	auto.	40	22	0.55
4	cruz.	17	4	0.23
4	auto.	16	5	0.31
5	cruz.	17	10	0.58

Tabla VII.- Resultados de las pruebas de polinización con un tratamiento de bolsas de exclusión en C. SUBEROSUS.

Individuo	# Flores por Tratamiento	Frutos Maduros	% de éxito
1	24	6	0.25
2	17	9	0.52
3	19	16	0.84
4	21	2	0.09
5	22	7	0.31
6	21	1	0.04
8	23	8	0.32
8	14	10	0.71
9	16	6	0.37
10	27	17	0.62

y se encontró que no diferían significativamente ($P > 0.2$) (0.41(0.26), 0.31(0.22), 0.33(0.27) para polinización por viento, polinización cruzada y autopolinización respectivamente). Por lo tanto se puede decir que estos valores se aproximan a la máxima eficiencia que se puede encontrar en la producción de frutos para C. SUBEROSUS. Además es posible afirmar que la planta está polinizada por viento y que el papel de los visitantes tiene poco que ver con la transferencia de polen.

Si ésto es cierto ¿cual es el papel que juegan los insectos que visitan a C. SUBEROSUS ? Se há reportado que avispas y hormigas no son polinizadores eficientes (existen excepciones como AGAONIDE y FICUS) y que las larvas de mariposa y los coleópteros, ya sea en etapa larvaria o como adultos, son importantes depredadores de flores, polen y semillas (Janzen, 1971; DeSteven, 1981).

Tenemos dos grupos de insectos relacionados con C. SUBEROSUS, aquellos capaces de causar daños a la planta por el consumo de partes reproductivas (Lepidoptera y Coleoptera) y los que podrían fungir como insectos protectores a cambio de polen y nectar o bien presas (Hormigas y Avispas) (ver Bentley, 1976, 1977; Janzen, 1966, 1973; Schemske, 1980).

Para explorar esta afirmación se colectaron todas las inflorescencias que presentaron frutos maduros, en plantas de una población de C. SUBEROSUS que se encontraba en terrenos adhiacentes a la estación. De una muestra de 610 semillas se hicieron categorías, que correspondían a semillas sanas, dañadas y abortadas. Los valores se distribuyeron de la siguiente manera:

- 47.3% abortadas
- 49.5% sanas
- 3.2% dañadas por depredadores

Claramente el impacto que tienen los depredadores de semillas sobre la planta no es muy importante.

DISCUSION

FISONOMIA

En primer lugar se puede establecer que las diferencias encontradas entre las poblaciones no son artificiales, y que siguen tendencias más o menos claras:

- Existe una asociación entre el habitat soleado y las siguientes características de las plantas: área basal grande (> 7.0 cm), un número elevado de ramas por planta (> 60 ramas) y una ramificación cercana al suelo (< 18.0 cm). En el habitat sombreado la situación es al revés.
- Se encontró que el área basal y el número de ramas por planta están bien correlacionadas para las dos poblaciones, aunque la ordenada al origen y la pendiente son diferentes en cada caso.
- La mayor producción de frutos estuvo asociada a las las plantas establecidas en la luz.

Se piensa que los resultados mostrados anteriormente son producto de dos expresiones de la misma estrategia. Al parecer las plantas tratan de situar sus partes aéreas en los lugares donde puedan recibir más luz. En las condiciones del claro, las plantas después de germinar, no requieren crecer mucho en altura para situar sus hojas en sitios donde reciban una dosis adecuada de insolación. Por lo tanto, podrían tener mayor éxito al asignar sus recursos a crecer de manera horizontal, es decir aumentando el número de ramas y por lo tanto el área basal. De esta manera las plantas pueden interponer una mayor superficie fotosintética a los rayos del sol. En las plantas establecidas en las condiciones de sombra, la luz constituye un factor limitante, ésto se nota en la tendencia a incrementar la altura; pues de ésta manera pueden ganar sitios más luminosos, aún a costa del área

basal y el número de ramas. Esto se traduce en plantas con la altura de la primera ramificación en una posición elevada, áreas basales pequeñas y un número reducido de ramas. White (1984) ha mencionado que las plantas superiores son plásticas en tamaño y forma y que esta plasticidad deriva principalmente de su construcción modular, de manera que el número y tamaño de estas unidades varía grandemente con la edad y las condiciones del ambiente. De acuerdo con lo anterior, la proximidad de otras especies puede afectar profundamente el desarrollo de las plantas individuales, de manera que su plasticidad funciona como un mecanismo de respuesta a factores denso-dependientes (Harper, 1977).

Las diferencias en tamaño y forma entre las dos poblaciones estudiadas de C. SUBEROSUS podrían estar generadas por la "interferencia" de otras especies, que se manifiesta principalmente como una disminución en la cantidad de luz que alcanza los estratos bajos.

La respuesta de C. SUBEROSUS a las presiones generadas por el aumento en la densidad es una reducción en el tamaño de las plantas. Se ha encontrado que para un gran número de especies existe una relación entre la densidad y la biomasa por individuo, de manera que las variaciones en la densidad son compensadas por variaciones en la biomasa siguiendo una relación inversa bien definida (ley de la potencia de los $-3/2$; Yoda et.al., 1963). Esta respuesta es similar a la de HIBISCUS CANNABINUS (Muchow, 1979) donde se encontró que un aumento en la densidad genera un decremento monotónico en el número de nudos, un incremento monotónico en la longitud entre nudos y una disminución de once veces en el número de ramas.

El más importante efecto del déficit lumínico sería la disminución en la producción de frutos. Se podría decir que las plantas establecidas en el habitat luminoso pueden asignar más recursos hacia la reproducción, aún manteniendo elevados los valores de mantenimiento y crecimiento (áreas basales grandes y un número elevado de ramas por individuo). Mientras que las plantas en el

habitat sombreado al estar limitadas por luz disponen de un mínimo de recursos para la reproducción (producción de frutos y semillas) y el crecimiento (plantas con pocas ramas), asignando la mayor parte de éstos hacia el mantenimiento. Respuestas similares a condiciones de luminosidad se han encontrado para ASIMINA TRILOBA (Willson, 1980) y LEPTOSPERMUM SCOPARIUM (Primack y Lloyd, 1980).

Los resultados coinciden con los de Roos y Quinn (1977) para ANDROPOGON SCOPARIUS (Gramineae), donde se comparó la fenología y reproducción de plantas situadas en varias etapas de sucesión. Se encontraron diferencias en la fenología y el esfuerzo reproductivo, de tal manera que conforme avanza la sucesión disminuye la duración de la época de reproducción y el presupuesto asignado a funciones reproductivas. Los autores interpretaron sus resultados con base en el concepto de selección r y K (Gadgil y Solbrig, 1972). Este concepto predice que las poblaciones sometidas a mortalidad denso-independiente podrían ser favorecidas si asignaran una gran proporción de sus recursos a actividades reproductivas; en contraparte, las poblaciones bajo presiones de mortalidad denso-dependiente serían favorecidas si destinaran la mayor parte de su presupuesto a actividades no reproductivas.

El esfuerzo reproductivo en las dos poblaciones de C. SUBEROSUS, (# de frutos, inflorescencias y flores) se comporta de manera similar a lo expuesto anteriormente y al parecer el fenómeno se encuentra mediado por la accesibilidad de luz. Sin embargo, no hay evidencia suficiente para asegurar que las plantas cambian hacia estrategias K conforme avanza la sucesión. Parece mas lógico pensar que la disminución del esfuerzo reproductivo en las plantas de sombra solo es una respuesta a las limitaciones impuestas por el ambiente y no una "estrategia adaptativa". Harper (1977) distingue entre los conceptos de estrategia y táctica y menciona que las estrategias son las características de los organismos que se han fijado genéticamente a través del cambio evolutivo; mientras que las tácticas son la gama de respuestas fenotípicas de un genotipo hacia las presiones del ambiente (plasticidad). De acuerdo con lo anterior, habría que

comprobar si la respuesta de CROTON SUBEROSUS tiene un componente genético y seguir el destino de las semillas en las dos poblaciones.

Para dos componentes del sistema de reproducción se encontró una respuesta gradual asociada al área basal de las plantas. Estos fueron el número de ciclos de producción de inflorescencias/rama/planta y el promedio de flores masculinas / inflorescencia / planta. Ambas correlaciones solo fueron significativas en la población de sombra. En la luz las pendientes no difieren de cero. Esto podría indicar la abundancia del recurso luz en la población del claro, de manera que permite aún a plantas muy pequeñas el despliegue máximo de su potencialidad reproductiva. En la población de sombra las plantas están restringidas energéticamente, por lo que su asignación hacia actividades reproductivas (# ciclos de producción y # flores masculinas / inflorescencia) está subordinada a la capacidad de la planta. Dicha capacidad podría residir en el número de unidades de producción de fotosintatos, es decir el número de hojas (ramas).

INFLORESCENCIAS

Las inflorescencias son, en términos de reproducción las unidades funcionales de la planta, los datos muestran que éstas no responden como un conjunto, sino que cada inflorescencia lo hace independientemente de las demás (tabla II, notese los elevados valores en la desviación estandar). Pensamos que esta respuesta diferencial se debe principalmente a la posición que ocupa cada inflorescencia dentro de la planta, así como el lugar donde se establece la planta misma. Esto influye principalmente en la cantidad de luz que pueden recibir las hojas adyacentes así como ellas mismas (recuerdese que las inflorescencias son verdes). De esta manera la planta actuaría como un

conjunto de metámeros (Harper, 1977).

White (1984) propone que los metámeros son relativamente autónomos en sus necesidades de carbono y designa a cada metámero como una "unidad nutricional". Cada unidad nutricional consistiría de una hoja principal y una estructura reproductiva asociada (flores o inflorescencias).

Desde este punto de vista la posición de cada inflorescencia sería fundamental en la fenología y producción de flores, frutos y semillas, en la población de sombra, la posición determinaría el éxito en la reproducción para la inflorescencia. Los argumentos anteriores se basan en los resultados obtenidos para los ciclos de producción de inflorescencias y el número de flores y frutos producidos por inflorescencia. Estos valores se calcularon como el promedio por planta, y en todos los casos se encontró que la dispersión alrededor del promedio era muy grande, indicando respuestas diferenciales entre las inflorescencias de una planta.

Es importante resaltar nuevamente que el factor luz es la principal diferencia entre las dos poblaciones escogidas. Otros aspectos en los que probablemente existía variación, pero que no fueron evaluados, fueron el suelo, que en la población de sombra tenía una capa considerable de hojarasca y por lo tanto una mayor fuente de recursos minerales; la humedad, que aparentemente era mayor en la sombra a causa de la cobertura vegetal y por último el efecto causado por la interferencia de otras especies, que se manifiesta principalmente como una disminución en la luz disponible. Evidentemente un enfoque experimental de estos aspectos, arrojaría mucha luz sobre este tipo de problemas.

Los resultados obtenidos para las inflorescencias pueden resumirse como sigue:

a) Existen diferencias en la duración total de las inflorescencias entre las poblaciones, con una variación muy grande para la población de sombra.

- b) La maduración de las inflorescencias requiere de un tiempo mayor en la población de sombra.
- c) Las inflorescencias son típicamente protóginas; el mismo fenómeno ocurre a nivel de individuo durante un día dado. Así las inflorescencias en estado femenino abren sus flores más temprano que las que se encuentran en estado masculino.
- d) La frecuencia de inflorescencias atípicas fue mayor en la población de sombra (se entiende como atípicas aquellas que solo produjeron flores de un sexo).
- e) Solo la población de sombra tuvo inflorescencias vanas, en una proporción de aproximadamente el 10%.
- f) El tiempo de producción de flores femeninas por inflorescencia, así como el número que se produce no varía entre poblaciones, mientras que el número de frutos fue mayor para la población de luz.
- g) Los tiempos de producción y el número de flores masculinas por inflorescencia varían significativamente entre las dos poblaciones.
- h) Se encontraron diferencias entre las eficiencias reproductivas de las dos poblaciones, siendo mayor para la población de luz; los datos de la población de sombra fueron muy variables con respecto al promedio.

Los resultados se pueden discutir con base en el argumento de la posición de las inflorescencias dentro de la planta y el principio de asignación de recursos, como sigue.

Se había mencionado que un factor de primordial importancia es la posición de las inflorescencias dentro de la planta. Esto debe ser más acentuado en la población de sombra, pues la probabilidad de que una inflorescencia se sitúe en un lugar con luminosidad adecuada es mucho

menor que en la población de luz. Principalmente por la interferencia de otras especies que ocupan estratos más elevados. Desde este punto de vista se puede decir que las plantas, y por lo tanto las inflorescencias establecidas en las condiciones de luz, no sufren restricciones importantes por causa de este recurso. Tenemos así inflorescencias más longevas que tienen una maduración más rápida y que producen más frutos, principalmente por contar con un mayor número de inflorescencias, las cuales también presentan una mayor eficiencia reproductiva.

Es importante resaltar que el esfuerzo reproductivo inicial destinado al componente femenino es igual entre las dos poblaciones (a nivel de inflorescencia). Observamos que el número de flores femeninas por inflorescencia y el tiempo en que son producidas por una inflorescencia individual no varía significativamente entre las poblaciones. Aún así se encontró una variación muy grande entre los valores de maduración de frutos, siendo menores para la población de sombra. Willson y Rathcke (1974) proponen que la selección favorece los arreglos florales que maximizan la adecuación por cantidad de energía invertida, generando dos opciones: estrategias de alto riesgo y bajo costo como la producción de polen y estrategias de bajo riesgo y alto costo como la producción de frutos y semillas. En C. SUBEROSUS parece existir una constancia hacia las estrategias de bajo riesgo, destinando el excedente de recursos a la producción de opciones más baratas, pero más inciertas en cuanto a la producción de progenie; de ahí la variación en el número de flores masculinas entre las poblaciones. Este comportamiento podría estar generado por la incertidumbre del sistema de polinización (anemofilia), de manera que la expresión sexual constituye un mecanismo de balance entre las dos estrategias. Por otra parte, éste tipo de arreglos aseguran la producción de progenie en ausencia de consortes por medio de la autopolinización. De manera que la inversión en la función femenina queda garantizada por la producción de flores masculinas, más baratas, en el mismo individuo.

Una de las supuestas ventajas de los sistemas monóicos, es la posibilidad de variar las proporciones sexuales (expresión sexual), de manera que se maximice la adecuación de la planta al dejar solo flores cuya posibilidad de éxito sea alta en ese momento (Willson, 1983). Al parecer este fenómeno ocurre en las inflorescencias de C. SUBEROSUS, mediado por la cantidad de luz.

Una proporción importante de las inflorescencias en la población de sombra (aprox. 10%), produjo solamente flores de un sexo, pensamos que ésta es una respuesta a condiciones de stress. De esta manera se producirían inflorescencias femeninas cuando se rebasara un umbral en la cantidad de recursos disponibles, de no hacerlo los recursos se podrían destinar a la producción de inflorescencias masculinas y existirían condiciones en las que éstos no llegarían a cubrir el mínimo necesario para producir flores masculinas, en cuyo caso se produciría una inflorescencia vana. Así en especies de los géneros CYCNOCHES y CATASETUM (Orchidaceae) se demostró que la intensidad de luz regulaba la expresión sexual (Gregg, 1978). Plantas en la sombra de ambos géneros, son en general, de tamaño pequeño y solo producen flores masculinas, mientras que las plantas expuestas a la luz son más grandes y producen flores femeninas, frutos y semillas. Maekawa (1926; en Gregg, 1978) descubrió una progresión desde plantas que no florecían, plantas con flores masculinas y plantas con flores femeninas, en función del tamaño, para ARISAEMA JAPONICA.

Pensamos que los argumentos expuestos con anterioridad son suficientes para concluir que las diferencias entre las dos poblaciones se deben a restricciones en la energía disponible (luz), que a su vez es producto del fenómeno de sucesión. Estas diferencias determinan en gran medida la expresión sexual de las plantas, generando variaciones en la asignación de recursos entre las funciones masculina y femenina. Este sistema ofrece muchas perspectivas desde el punto de vista experimental.

INDIVIDUOS

La existencia de una asincronía entre las características fenológicas de los individuos determina que dentro de una planta y entre plantas exista una posibilidad muy alta de fecundación. Bullock (1983), menciona que uno de los componentes del cruzamiento exitoso entre o intra plantas es la accesibilidad física, la cual no solo incluye proximidad espacial, sino un traslape de las funciones masculina y femenina. En CROTON SUBEROSUS existe una asincronía entre las inflorescencias de un individuo y entre las de individuos diferentes, generando altas posibilidades de fecundación. Aunque encontramos que existe una variación importante entre las poblaciones estudiadas.

En el caso de las plantas de luz, podemos observar que el índice IA se mantiene gran parte del tiempo en valores que representan adecuación vía polen. Cuando existen posibilidades de autofecundación se deben principalmente a la presencia de flores femeninas, pues éstas se producen cíclicamente, mientras que las masculinas son producidas de forma más continua al nivel de individuo. Las posibilidades de autopolinización son muy altas para esta población, debiendo existir una fuerte competencia entre el polen de la planta y el de otros individuos. Lloyd y Yates (1983) proponen que la selección sexual en plantas cosexuales conduce a la evolución de características que incrementan las probabilidades de donación de polen. La mayor cantidad de flores masculinas y su largo período de producción por inflorescencia, podrían ser una expresión de este fenómeno en C. SUBEROSUS. Esto concuerda con lo esperado para plantas polinizadas por viento, como una estrategia para asegurar la polinización (Gandhi y Dale, 1983).

La situación contrasta con las plantas en el habitat sombreado, donde la producción de flores femeninas es más espaciada en el tiempo y las flores masculinas son producidas en menor cantidad y durante menos tiempo. Esto se traduce como períodos en que la planta funciona

como macho o como hembra ($IA = 0$; $IA = E$). Pensamos que esta respuesta no significa una estrategia para incrementar la fecundación cruzada, sino por el contrario es el resultado de una fuerte limitación de recursos, principalmente luz. Abrahamson & Caswell (1982) encontraron que existe una fuerte correlación entre la asignación de energía y biomasa. Esto obliga a la planta a tener ciclos más espaciados de producción de flores femeninas y una reducción en la capacidad para sostener simultáneamente la producción de los dos tipos de flor. Acarreando también una disminución en la producción de progenie (frutos y semillas).

En ambas poblaciones existen posibilidades de fecundación exitosa; se observa que para cada censo existen inflorescencias en las dos fases. Aunque puede decirse que éste no es un buen indicador del comportamiento reproductivo de las poblaciones porque los números de flores de cualquier sexo varían mucho entre poblaciones y de inflorescencia a inflorescencia.

El tipo de fecundación que se efectuó en las poblaciones estudiadas de C. SUBEROSUS corresponde al de plantas polinizadas por viento, al tener un alto número de flores donadoras de polen con respecto a las receptoras (Gandhi y Dale, 1983; Whitehead, 1983). Esto se cumple para las dos poblaciones.

En la población de luz existen altas posibilidades de autofecundación, pues las proporciones sexuales con valores mayores de cero y menores de 1.5 se encuentran bien representados. Estas plantas presentan inflorescencias funcionales en las dos fases, lo cual indica altas probabilidades de geitonogamia. Aunque debe existir una fuerte competencia intrasexual por la alta cantidad de flores masculinas presentes en cada momento (Bawa, 1980; Bullock y Bawa, 1981; Lloyd y Yates, 1982; Willson, 1979, 1983). En las plantas de la población de sombra ésta categoría no está muy bien representada; lo que genera que la fecundación cruzada sea más probable pues las plantas tienden a

presentar solo un tipo de flor en un momento dado.

Conforme aumentan los valores en la proporción sexual la tendencia de las plantas es adecuarse por vía óvulos, hasta que llegan a presentar únicamente flores femeninas (categoría E). En las dos poblaciones esta categoría parece tener una representación similar. Las categorías O y E demuestran que en los dos sitios existen momentos en los cuales una proporción de la población se reproduce por cruzamiento. Aunque siempre la mayor proporción de plantas se adecua vía polen (categoría, O), en comparación con las que lo hacen vía óvulos (categoría E).

Los resultados indican que C.SUBEROSUS es una planta adaptada a las condiciones de luz, aunque presenta una respuesta plástica a las condiciones del ambiente. Esta plasticidad permite su establecimiento aún en condiciones de fuerte competencia y limitación de recursos, lo que la obliga a modificar la expresión sexual en relación a sitios más benignos, así como a una reducción drástica en la producción de progenie.

POBLACION

En los resultados mostrados anteriormente se demostró que a nivel de individuo existe una asincronía en la producción de flores, lo que genera altas posibilidades de autofecundación. También se mostró que gran parte del tiempo los individuos están sesgados hacia la producción de polen.

Los resultados a nivel de población mostraron que existe una sincronía en la producción de flores, de manera que existe una alternancia en la proporción sexual de las poblaciones a través del tiempo.

Esta sincronía puede obedecer a que existe algún factor físico que regula la fenología de la floración a nivel poblacional. Whitehead (1983) menciona que las plantas polinizadas por viento requieren de

claves ambientales no ambiguas para iniciar la floración, pues la transferencia de polen es muy azarosa. Como consecuencia de esta sincronía existen altas posibilidades de fecundación cruzada cuando la proporción sexual tiende a masculina, pues el aumento en la cantidad de polen genera competencia intrasexual. Lloyd y Yates (1982) han propuesto que la competencia intrasexual, en plantas cosexuales, conduce a la evolución de características que incrementan la probabilidad de donar polen, principalmente por un aumento en su número y el tiempo en que es producido. Por otra parte cuando la proporción sexual tiende a femenina, las posibilidades de fecundación cruzada bajan y aumentan las de autopolinización, generando a su vez el relajamiento de la competencia entre los granos de polen.

Aunque las dos poblaciones experimentan fluctuaciones en la proporción sexual, las condiciones de luminosidad podrían acentuar el fenómeno, principalmente por efecto de la limitación de energía en la sombra. Las plantas establecidas en la luz cuentan con excedentes después de cumplir con el compromiso de producción de flores femeninas, tales recursos pueden ser asignados a la maduración de frutos y/o a la función masculina. Encontramos así que las plantas de la luz producen más flores masculinas durante más tiempo, lo que puede conducir a incrementos en la tasa de recombinación por vía de la competencia intrasexual. De esta manera las probabilidades de polinización exitosa son mayores, ya que existe una gran abundancia de polen y no hay barreras que impidan el flujo entre individuos (Bawa y Crisp, 1980). La situación en la sombra es muy diferente, las plantas producen menos flores masculinas (y menos frutos) durante menos tiempo, generando el relajamiento de la competencia intrasexual, que aunado a las dificultades que se presentan para la polinización anemófila (Whitehead, 1983), conducen a que las probabilidades de autofecundación sean muy altas. El resultado neto es que las plantas establecidas en las condiciones de sombra producen menos frutos, los cuales tienen altas posibilidades de haber sido producidos por geitonogamia. Puede verse que la población de luz logra las mayores eficiencias reproductivas cuando la proporción sexual fluctúa entre 0.0 y 1.0, mientras que en la población de sombra la mayor parte del

tiempo las plantas muestran un sesgo hacia el sexo femenino.

Estos resultados no se contradicen con lo dicho en la sección de individuos, donde se veía una dominancia de plantas con proporciones sexuales entre 0.0 y 1.0 (masculinas), para las dos poblaciones. Así el sesgo que presenta la población de sombra durante gran parte del tiempo hacia el sexo femenino; se debe principalmente a la baja producción de flores masculinas en las inflorescencias. De manera que aunque existen muchas plantas con proporciones sexuales masculinas; éstas tienen pocas flores por planta en comparación con aquellas que producen flores femeninas en ese momento. Esto hace que a nivel de población el número de flores femeninas exceda el de masculinas, aún cuando haya momentos en que esta situación se invierte.

Por otra parte, debe recordarse que la eficiencia reproductiva y la proporción de flores femeninas no están correlacionadas a nivel de población. Según Charnov (1979) la adecuación masculina (α) y la adecuación femenina (β) varían con los recursos asignados a la función masculina o femenina y puede demostrarse teóricamente que bajo el efecto de la selección natural, el equilibrio α, β , es aquel que maximiza el producto $\alpha\beta$. Los resultados encontrados para C. SUBEROSUS demuestran que la adecuación vía óvulos no varía en función de la proporción de flores femeninas a nivel de población. Podría pensarse que el número de flores femeninas no está determinando el máximo producto de $\alpha\beta$, puesto que no se puede correlacionar con las variaciones de la eficiencia reproductiva. El hecho de que la eficiencia reproductiva sea mayor en la población en la luz, así como el número de flores masculinas, sugiere que la producción de este tipo de flores influencia notablemente el éxito reproductivo de la población (ver Sutherland y Delph, 1984). Desgraciadamente la medición de la adecuación por vía masculina es muy complicada, por lo que estas hipótesis son difíciles de comprobar. En tal caso, el sistema de polinización tomaría un sitio relevante en el sistema de reproducción de C. SUBEROSUS.

SISTEMA DE CRUZAMIENTO

Los valores promedio para los tratamientos de las polinizaciones controladas (cruzamiento y autopolinización), no mostraron diferencias significativas. Este resultado indica que en C. SUBEROSUS no existen alelos de incompatibilidad. La planta es capaz de generar frutos cuando es fecundada con polen propio o de otra planta. Desde este punto de vista la composición genética de la progenie dependerá en gran medida de la naturaleza de los vectores del polen y de la fenología. Por estas características se podría catalogar a C. SUBEROSUS como una maleza, pues no parece adaptada a incrementar la tasa de recombinación (Baker, 1965). Sin embargo, los patrones de producción de flores deben generar competencia intrasexual, que de alguna manera aumenta la fecundación cruzada. Sería de suma importancia relacionar el aspecto genético de la progenie con estudios del sistema de reproducción.

Los insectos que se observaron forrajeando en C. SUBEROSUS no representan el principal vector del polen. Los experimentos de exclusión mostraron que el porcentaje de éxito en la producción de frutos no difiere de los valores obtenidos en las polinizaciones controladas. Esto demuestra que el viento es el vector más importante en la transferencia de polen en esta especie. La afirmación concuerda con los trabajos de Palacios (en prensa), donde se menciona que uno de los géneros más frecuentes en muestras de polen atrapado en líquenes de Chamela, fue CROTON. También en favor de esta conclusión está la alta proporción de flores masculinas en comparación con las femeninas, y la menor producción de frutos de las plantas en la sombra, generada al menos en parte, por la interferencia de otras plantas en la transferencia de polen.

Los insectos encontrados en C. SUBEROSUS no cumplen con un papel de polinizadores. Se ha mencionado que los coleópteros son notorios consumidores de partes de la flor y polen (Crowson; 1981) y que las hormigas y avispas pueden desarrollar una función protectora a cambio de nectar, polen y presas (ver Bentley, 1976, 1977; Schemske, 1980;

Janzen, 1966). De acuerdo con lo anterior, los datos mostraron que las semillas de C.SUBEROSUS no sufren gran daño por el efecto de los depredadores (escarabajos y mariposas), siendo el principal factor de pérdida el aborto de las semillas. Este podría estar generado por un déficit en los recursos asignados hacia la reproducción (Stephenson, 1981), puesto que no se logró aumentar la producción de frutos con las polinizaciones controladas (Levin y Wyatt, 198 ; Primack y Lloyd, 1980; Willson, 1980).

Se puede pensar que el gasto energético invertido en la producción de nectar es una forma de atraer insectos protectores más que polinizadores. De manera que el polen acarreado por el viento, es capaz por si solo de mantener los máximos niveles de producción de frutos.

Otro aspecto muy relacionado con la polinización por viento es el hecho de que las plantas sean protóginas. De esta manera se evita la pérdida de polen que significaría que las flores femeninas no estuvieran receptivas en el momento en que las anteras liberan el polen. Esto difiere de plantas polinizadas por insectos, donde una estrategia de protandria sería más conveniente. Pues con los insectos se generan efectos de acumulación de polen que aseguran la fecundación en el momento en que abren las flores femeninas. Además es muy probable que de esta manera se favorezca un proceso de selección entre los granos de polen. Por otra parte es probable que el fenómeno de protoginia esté influenciado por la selección para evitar interferencia entre el polen y los estigmas.

La presencia de anemofilia en C.SUBEROSUS sugiere que la planta no está adaptada a las condiciones de sombra, pues este sistema no asegura la transferencia eficiente de polen dentro de la selva, sobre todo por el estrato que ocupa esta especie. Bawa y Crisp (1980) mencionan que la presencia de especies anemófilas no asociadas a condiciones de claros es difícil de explicar, a menos que existan severas presiones de selección por el servicio de los polinizadores o limitaciones energéticas para producir nectar o estructuras de atracción.

CONCLUSIONES

- *Croton suberosus* presenta características que hacen posible catalogarlo como una maleza. Su presencia en sitios maduros es más bien una situación anormal para esta especie, de ahí que su adecuación (medida como tamaño y producción de descendencia) tenga valores muy reducidos en tales sitios.
- Esta especie muestra un comportamiento plástico que permite la adecuación, tanto de tamaño, forma y sistema reproductivo a las condiciones ecológicas imperantes.
- La naturaleza del sistema de reproducción de *Croton suberosus* indica que éste ha evolucionado en función de fenómenos relacionados con la selección sexual, esto se refleja en la manera particular de asignar sus recursos entre las funciones sexuales masculina y femenina; así como en el sistema de polinización.
- Muchas de las preguntas que quedan inconclusas en este trabajo podrían contestarse con un enfoque experimental.

BIBLIOGRAFIA

- Abrahamson, W. y H. Caswell. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology* 63: 982-991.
- Auguspurger, K. C. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on Hybanthus prunifolius (VIOLACEAE). *Ecology* 62:775-788.
- Baker, H.G. 1959. Reproductive methods as a factor in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24: 177-191.
- Baker, H.G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollinator biology. *Science* 139: 877-883.
- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In H.G. Baker and G.L. Stebbins (eds), The Genetics of Colonizing species, Academic Press, N.Y.
- Bateman, A.J. 1948. Intrasexual selection in Drosophila. *Heredity* 2: 349-368.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28:85-92.
- Bawa, K.S. 1977. The reproductive biology of Cupania guatemalensis. *Evolution*, 31: 254-260.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11:15-39.
- Bawa, K.S. and P.A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 29: 167-179.
- Bawa, K.S. and P.A. Opler. 1978. Why are pistillate inflorescences of Simaruba glauca eaten less than staminate inflorescences? *Evolution*, 32: 673-676.
- Bawa, K.S. and J.E. Crisp. 1980. Wind-pollination in the understorey of a rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 68: 871-876.
- Bawa, K.S. and J.H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 254-274.
- Bazzaz, F.A., R.W. Carlson and J. Harper. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature*, 279: 554-555.
- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 57: 815-820.

- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 407-427.
- Bertin, I.R. 1982. Floral biology, humminbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, BIGNONIACEAE). *Am. J. Bot.*, 69: 122-134.
- Bertin, I.R. 1982. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory*, 6: 25-32.
- Bertin, I.R. 1982. The ecology of sex expression in Red Buckeye. *Ecology*, 63: 445-456.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.*, 117: 838-840.
- Bullock, H.S. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*, 12: 247-255.
- Bullock, H.S. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes*, 25: 101-105.
- Bullock, H.S. 1983. Componentes fenológicos del sistema de cruzamiento monóico en *Cnidocolus spinosus* (EUPHORBIACEAE) en Jalisco. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, (serie botánica).
- Bullock, H.S. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17: in press.
- Bullock, H.S. and K.S. Bawa. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) woodson (CARICACEAE) in a Costa Rica rain forest. *Ecology*, 62: 1494-1504.
- Charnov, E.L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 76: 2480-2484.
- Crowson, . 1981. *The Biology of Coleoptera*. Academic Press. N.Y.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31:32-46.
- Cruden, R.W. and S.M. Hermann-Parker. 1977. Temporal dioecism: An alternative to dioecism? *Evolution*, 31: 863-866.
- Daniel, W.W. 1977. *Bioestadística*, Ed. Limusa S.A., México, D.F.
- De Steven, D. 1981. Pre-dispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*) EUPHORBIACEAE. *Biotropica*, 13: 146-150.
- Eguiarte, F.L. 1983. *Biología floral de Manfreda brachystachya*. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM México.

- Faegri, K. and Van Der Pijl. 1971. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford. 2 ed.
- Farris, M.A. and Mitton, J.B. 1984. Population density, outcrossing rate, and heterozygote superiority in *Ponderosa* pine. *Evolution*, 38: 1151-1154.
- Frankie, G.W. and J. Baker. 1974. The importance of pollinator behaviour in the reproductive biology of tropical trees. *An. Inst. Biol. UNAM, Mex.*, 45: 1-10 (serie botánica).
- Gadgil, M. and O.T. Solbrig. 1972. The concept of r and K selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106: 14-31.
- Ganghi and Dale. 1983. A note on the androecium of the genus Croton and flowers in general of the family EUPHORBIACEAE. *Phytologia*, 54 (1).
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical BIGNONIACEAE. *Biotropica*, 6: 64-68.
- Godley, E.J. 1955. Monoecy and Incompatibility. *Nature*, 176: 1176-1177.
- Grant, V. 1958. The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 23: 337-363.
- Gregg, K.B. 1978. The interaction of light intensity, plant size and nutrition in sex expression in Cycnoches (ORCHIDACEAE). *Selybana*, 2: 212-223.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Process, Wiley N.Y.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, inc., London.
- Harper, J.L. and J. Ogden. 1970. The reproductive strategy of higher plants, I: The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. *J. Ecol.*, 58: 681-698.
- Hendrix, S. 1984. Reactions of Heracleum lanatum to floral herbivory by Depressaria pastinacella. *Ecology*, 65: 191-197.
- Hendrix, S. and E.J. Trapp. 1981. Plant herbivore interactions: Insect-induced changes in host-plant sex expression and fecundity. *Oecologia*, 49: 119-122.
- Howe, F.H. and W.M. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in Virola surinamensis. *Oecologia*, 53: 347-351.

- Ingram, J. 1967. A revisional study of Argythamnia subgenus Argythamnia (EUPHORBIACEAE). Gentes Herbarum, 10:1-116.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. Evolution, 20: 249-275.
- Janzen, D.H. 1971. The fate of Scheeclea rostrata fruits beneath the parent tree: Predispersal attack by Bruchids. Principes, 15: 89-101.
- Janzen, D.H. 1973. Mutualism between Cecropia and Azteca. Biotropica, 5: 15-28.
- Janzen, D.H. 1976. Reduction of Mucuna andreana (LEGUMINOSAE) seedling fitness by artificial damage. Ecology, 57: 826-828.
- Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. Am. Nat., 111: 365-371.
- Leslie and Real eds. 1983. Pollination Biology. Academic Press, inc., Orlando Florida.
- Levin, D.A. and W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. Am. Nat. 104: 455-467.
- Lewis, H.D. 1979. Sexual Incompatibility in Plants. E. Arnold, London.
- Lloyd, G.D. 1972. Breeding systems in Cotula. New Phytol, 71: 1181-1194.
- Lloyd, G.D. 1979. Parental strategies of angiosperms. New Zealand Journal of Botany, 17: 595-606.
- Lloyd, G.D. 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. In: Solbrig, O.T. ed. Demography and Evolution in Plant Populations. Blackwell, Oxford.
- Lloyd, G.D. and K.S. Bawa. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. Evol. Biol., 14.
- Lloyd, G.D. and J.M.A. Yates. 1981. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by Wahlenbergia albomarginata (CAMPANULACEAE). Evolution, 36: 903-913.
- Mc Arthur, E.D. 1977. Environmentally induced changes of sex expression in Atriplex canescens. Heredity, 38: 97-103.
- Mc Dade, L. 1983. Pollination intensity and seed set in Trichanthera gigantea (ACANTHACEAE). Biotropica, 15: 122-124.

- Mc Namara, J. and J.A. Quinn. 1977. Resource allocation and reproduction in populations of Amphicarpum purshii (GRAMINEAE). *Am. J. Bot.*, 64: 17-23.
- Muchow, R.C. 1979. Effects of plant population and season on kenaf (Hibiscus cannabinus L.) grown under irrigation in tropical Australia. II: Influence on growth parameters and yield prediction. *Field Crops Res.*, 2: 67-76.
- Oyama, N.A.K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepejilote (PALMAE). Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Pianka, R.E. 1978. Evolutionary Ecology. (2nd ed.). Harper and Row, N.Y.
- Pittier, . . . The Mexican and Central American species of Sapium. *Contr. U.S. Nat. Herb.*, 12:
- Primack, R.B. and D.G. Lloyd. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montana shrub manuka, Leptospermum scoparium. *Am. Jour. Bot.*, 67, 361-368.
- Rao, C.K. 1973. Hermaphrodite flowers in Euphorbiaceae: Cicca acida (L.). *Merr. Curr. Sci.*, 42: 295-298.
- Roos, F.H. and J.A. Quinn. 1977. Phenology and reproductive allocation in Andropogon scoparius (GRAMINEAE), populations in communities of different seral stages. *Am. Jour. Bot.*, 64: 535-540.
- Rudich, J., A.H. Halevy and N. Kedar. 1972. The level of phyto-hormones in monoecious and gynoecious cucumbers as affected by photoperiod and ethephon. *Plant Physiol.*, 50: 585-590.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed Limusa, México.
- Schemske, D.W., Willson, Melampy, Miller, Verner, Schemske and Best. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*, 59: 351-366.
- Schemske, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by Costus woodsonii: An experimental analysis of ant protection. *Jour. of Ecol.*, 68: 959-967.
- Snow, A.A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in Passiflora vitifolia. *Oecologia*, 55: 231-237.
- Solis, M.A. 1980. Leguminosas de Chamela Jal. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: Effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*, 65: 1105-1112.

- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 253-279.
- Stephenson, A.G. and R. Bertin. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: Pollination Biology, Real, L. ed.
- Stebbins, G.L. 1958. Longevity, habitat and the release of genetic variability in higher plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 23: 365-378.
- Stucky, M.J. and L.R. Beckmann. 1982. Pollination biology, self-incompatibility, and sterility in Ipomoea pandurata (CONVOLVULACEAE). *Amer. J. Bot.*, 69: 1022-1031.
- Sutherland, S. and L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology*, 65: 1093-1104.
- Webster and Webster. 1972. The morphology and relationships of Dalechampia scandens (EUPHORBIACEAE). *Amer. J. Bot.*, 59: 573-586.
- Willson, F.M. 1974. Adaptive design of the floral display in Asclepias syriaca L. *American Midland Naturalist*, 92: 47-57.
- Willson, F.M. 1979. Sexual selection in plants. *Amer. Nat.*, 113: 777-790.
- Willson, F.M. 1980. Pollinator limitation, fruit production and floral display in Paw Paw (Asimina triloba). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 107: 401-408.
- Willson, F.M. 1983. Plant Reproductive Ecology, A Wiley-Interscience Publication. N.Y.
- White, J. 1984. Plant metamerism; In: Perspectives on Plant Population Ecology, Dirzo, M.R. and K.J. Sarukhan (eds.). Sinauer Associates inc. Sunderland, Massachusetts.
- Whitehead, D.R. 1983. Wind pollination: Some ecological and evolutionary perspectives. In: Pollination Biology, Real, L. ed. Academic Press.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Pollination Biology, Real, L. ed. Academic Press.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa and K. Hozumi. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biol. Osaka City University*, 14: 107-128.

- Zapata, R.T. and K.M. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.
- Zar, J. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, inc. Englewood Cliffs, N.J.