



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

**“EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LA ECOLOGÍA
REPRODUCTIVA DEL ÁRBOL TROPICAL DIOICO *Spondias purpurea*
(ANACARDIACEAE)”**

TESIS

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

PRESENTA:

EDSON JACOB CRISTÓBAL PÉREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR:

DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

DRA. SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de febrero del 2015, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestro en Ciencias Biológicas del alumno **Cristóbal Pérez Edson Jacob** con número de cuenta 512028031 con la tesis titulada: "Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva del árbol tropical dioico *Spondias purpurea* (Anacardiaceae)" bajo la dirección del Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño.

Presidente: Dr. Juan Servando Núñez Farfán
Vocal: Dr. Germán Ávila Sakar
Secretario: Dra. Silvana Martén Rodríguez
Suplente: Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Suplente: Dra. Yvonne Herrerías Diego

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 11 de mayo del 2015.

M. del Coro Arizme

Dra. María del Coro Arizme Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por haberme aceptado en su programa y brindarme la oportunidad de seguir formándome académicamente.

Al CONACYT (Becario No. 270056) por otorgarme una beca que me permitió la completa dedicación a los estudios de posgrado.

A los proyectos que financiaron el presente trabajo:

Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM):

Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) Proyecto IN212714-3: “Efecto de la fragmentación de bosques tropicales secos sobre la razón sexual, estructura y flujo genético de plantas dioicas”

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)

Proyecto 2009–131008: “Efecto de la fragmentación de bosques tropicales de Mesoamérica sobre la razón sexual, estructura y flujo genético de plantas dioicas”

Proyecto 155016: “Diversificación floral en *Ipomea* subgen. *quamoclit* (Convolvulaceae) y *Achimenes* (Gesneriaceae): Filogenia, sistemas de polinización y evolución de mecanismos de aseguramiento reproductivo”

Proyecto 250996: “Laboratorio nacional de análisis y síntesis ecológica para la conservación de recursos genéticos”

A mi tutor principal, Dr. Mauricio Quesada Avendaño.

A los miembros de mi comité tutorial, Dra. Silvana Martén Rodríguez y Dr. Ken Oyama Nakagawa.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Al Dr. Mauricio Quesada por permitirme ser parte de su laboratorio y brindarme su confianza. Por todo el apoyo académico y económico y sobretodo por enseñarme a que se debe pensar siempre, dicho en sus propias palabras, “en la pregunta grande”.

A los miembros de mi comité tutorial la Dra. Silvana Martén y el Dr. Ken Oyama por todos los comentarios hechos al trabajo, por alentar en todo momento el interés por la investigación y por su interés de estar al tanto del proyecto y mi formación académica.

Al comité de jurado de examen: Dres. Germán Ávila, Juan Núñez y Dra. Yvonne Herrerías por sus apreciables comentarios a este trabajo.

A mis padres por todo el apoyo afectivo, moral y económico. Por estar siempre al pendiente de mi formación académica. Por ser mis mejores maestros en la escuela de la vida.

A Dolores Rodríguez por toda la atención y la amabilidad brindada desde el primer trámite en el posgrado.

Al Biol. Gumersindo Sánchez por todo el apoyo logístico para la realización de este trabajo.

A Atzimba, Heberto y Alberto por su amabilidad y atención.

A Lilia Espinosa, Lilia Jiménez y a Armando Rodríguez por su eficiencia y amabilidad en cada trámite a distancia.

A María de Jesús Aguilar por el apoyo brindado en todo momento, por la compañía, por levantarme en cada tropiezo.

Al Dr. Jorge Vega y al personal de la Estación de Biología Chamela por su amabilidad y atenciones durante el trabajo de campo.

Al Dr. Javier Ponce por el apoyo con la identificación de los visitantes florales.

A José Contreras, Javier Balvino y Jesús Bastida por el apoyo en el trabajo de campo.

A todos los que son o en el trayecto dejaron de ser miembros de mi laboratorio, María, Gloria, Martín, Francisco, Balvino, José, Nancy, Luis, Mariana, Karman, Oliverio, Martha, Roberto, Rogelio, Erandi, Guillermo, Ruth, Luiz, Samuel, Eugenia, Víctor, Cynthia, y los adoptados Aly, Lete, Jorge, Constantino, por los comentarios al trabajo, los ratos compartidos y por hacer sentir la carga mas ligera.

A la delegación Latinoamericana Ramiro, Lorena, Fuchs, Jorge Lobo, Geraldo, Fred, Lete, Aly por los comentarios hechos al trabajo. Viva la patria grande.

A todas las personas con las que compartí experiencias y momentos agradables durante esta etapa, es imposible mencionar a todos pero tengo la certeza de que mas de uno se sentirá aludido. Infinitas gracias.

DEDICATORIA

*A mis padres y hermanos, a María, a los 43 de Ayotzinapa
y a todos los nadie del mundo.*

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	7
ANTECEDENTES	8
METODOLOGÍA.....	11
Especie de estudio	11
Área de estudio	11
Selección de sitios	12
Fenología floral.....	14
Visitantes florales y frecuencia de visitas.....	14
Función masculina.....	15
Función femenina	16
RESULTADOS	17
Proporciones sexuales.....	17
Fenología floral.....	17
Visitantes florales y frecuencia de visitas.....	19
Función Masculina	21
Función Femenina	22
DISCUSIÓN.....	25
CONCLUSIONES.....	31
LITERATURA CITADA	32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio.....	13
Figura 2. Fenología floral de <i>Spondias purpurea</i> en sitios de distintas condiciones de hábitat	18
Figura 3. Comparación de la tasa de visitas por visitante floral en cada condición de hábitat.....	20
Figura 4. Comparación de la tasa de visitas a cada sexo en cada condición de hábitat.	21
Figura 5. Comparación de la producción de flores masculinas por inflorescencias entre sitios de estudio.....	22
Figura 6. Comparación de la producción de flores femeninas por rama entre sitios de estudio.....	23
Figura 7. Comparación del <i>fruit-set</i> entre sitios de estudio.....	24

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla.1 Número de árboles y proporción sexual en cada población.	12
Tabla 2. Proporciones sexuales en cada sitio de estudio.....	17
Tabla 3. Índices de traslape fenológico entre poblaciones de bosque continuo y fragmentado.	18

RESUMEN

La fragmentación del hábitat provoca alteraciones en el ambiente abiótico y modifica las relaciones que sostienen los organismos en la comunidad, por lo que es una de las principales amenazas a la diversidad biológica. Reducciones en la cantidad de hábitat y aumento en el aislamiento entre parches de hábitat, pueden tener consecuencias negativas sobre la reproducción de las plantas. Rasgos de las plantas como su sistema reproductivo pueden determinar su vulnerabilidad a la fragmentación. Se espera que las especies dioicas, que son obligatoriamente exocruzadas, se encuentren entre las más vulnerables a la fragmentación, sin embargo a pesar de su importancia florística y ecológica los efectos de la fragmentación sobre la reproducción de estas plantas ha sido poco estudiado. En este trabajo se estudian los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva del árbol tropical dioico *Spondias purpurea*, en la región de Chamela-Cuixmala, México. Se compararon las proporciones sexuales, los patrones fenológicos, la tasa de visitas, la producción de flores, polen y frutos de sitios de Bosque Continuo y Fragmentado. No se encontraron diferencias significativas de la proporción 1:1 entre condiciones de hábitat. Se encontraron diferencias entre condiciones de hábitat en los patrones fenológicos, en bosque fragmentado los árboles florecen hasta dos semanas antes que los de bosque continuo. El análisis de traslape en la floración entre sitios de bosque continuo y de bosque fragmentado muestra que ocurre poco traslape entre las poblaciones de las dos condiciones de hábitat. Los visitantes florales incluyen abejas, avispas, moscas, colibríes y escarabajos. Los árboles masculinos reciben significativamente más visitas que los femeninos. Existe una tendencia hacia una mayor tasa de visitas en sitios de bosque continuo. La producción de flores por inflorescencia e inflorescencias por rama en los árboles masculinos y la producción de flores por rama en los femeninos, es mayor en los fragmentos de bosque, mientras que la producción de polen por flor y el *fruit-set* por rama, es mayor en los árboles de bosque continuo. La modificación de las condiciones ambientales puede explicar el inicio anticipado de la floración y la mayor producción de flores en las poblaciones de bosque fragmentado. La fragmentación del hábitat puede afectar negativamente el éxito reproductivo de *S. purpurea* a través de disminuciones en la producción de polen, la tasa de visitas y la producción de frutos.

Palabras clave: Fragmentación del hábitat, Dioicismo, Árboles tropicales, Bosque Tropical Seco.

ABSTRACT

The forest fragmentation causes alterations on the abiotic conditions and modifies the biotic relationships at community level. Due to this the forest fragmentation is one of the major threats to the biological diversity. Reductions in the habitat quantity and increases in the isolation among habitat remnants could have negative consequences on plant reproduction. Plant traits such as their reproductive system can determine their vulnerability to habitat fragmentation. In dioecious plants, which are obligatory exogamic, the forest fragmentation effects can be more pronounced, as these plants shows life history traits that makes them more susceptible to disturb, however the effects on the dioecious plants has not been evaluated. This work is focused in the study of the forest fragmentation effects on reproductive ecology of the tropical dioecious tree *Spondias purpurea*, which is a common tree of the Tropical Dry Forest in the region of Chamela-Cuixmala, Mexico, comparing sites of continuous forests with populations of fragmented forests. There are no significant differences in the expected sexual ratio 1:1. This trend holds among sites of different habitat conditions. There are differences in phenological patterns between habitat conditions, in fragmented forest the trees flowers until three weeks before than trees in continuous forest. Little overlap in flowering was found among fragmented and continuous forest. The floral visitants include bees, wasps, flies, hummingbirds and beetles. The male trees received significantly more visits than female trees. There is a trend toward a higher rate of visits to sites of continuous forest. The flower production by inflorescence and inflorescence production by branch, in male plants, and the inflorescence production by branch, in female plants, in fragmented forest are greater than continuous forest. However, the pollen production by flower and the fruit-set is greater in continuous forest. Changes in environmental conditions could have an effect on phenological patterns and flower production. The forest fragmentation could negatively affects the reproductive success of *S. purpurea*, decreasing the pollen production, the visitation rate and fruit set in fragmented forest.

Key words: Habitat fragmentation, Dioecy, Tropical trees, Tropical Dry Forest.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad los ecosistemas naturales enfrentan las consecuencias de las actividades humanas. La expansión de zonas agrícolas, de pastoreo extensivo y centros urbanos, que responden a satisfacer la demanda del crecimiento demográfico, están entre las principales causas de la pérdida y fragmentación de los bosques tropicales (DeFries *et al.* 2004; Foley *et al.* 2005; Gibbs *et al.* 2010). Tan sólo para el periodo de 1980 al 2000, se estima que hasta el 80 % de los nuevos campos agrícolas, provenían de bosques tropicales previamente intactos o en regeneración (Gibbs *et al.* 2010). Según reportes recientes, los bosques tropicales presentan una mayor tasa de deforestación anual en comparación con otros sistemas, la cual ha sido estimada en 2,101 km²/año en la última década (Hansen *et al.* 2013). Una de las principales consecuencias de este cambio en el uso del suelo es la fragmentación del hábitat (Didham 2001).

La fragmentación del hábitat es un proceso que tiene tres efectos principales sobre el paisaje, que son: pérdida de hábitat, reducción del tamaño de los parches de bosque e incremento del aislamiento espacial de estos (Andrén 1994; Fahrig 2003; Honnay *et al.* 2005). Tales modificaciones pueden alterar las condiciones microclimáticas por ejemplo, en los fragmentos de bosque, se han documentado aumentos en la temperatura (Didham & Lawton 1999), disminuciones en la humedad del suelo (Kapos 1989; Bierregaard *et al.* 1992; Chen *et al.* 1995), cambios en el pH del suelo (Mix *et al.* 2006) y la humedad relativa (Didham & Lawton 1999) así como aumentos en la incidencia de luz y la velocidad del viento (Chen *et al.* 1995). Además, la reducción del hábitat y el aislamiento pueden tener consecuencias negativas sobre las interacciones bióticas que mantienen los organismos, particularmente las relaciones mutualistas que sostienen las plantas con polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994b; Didham *et al.* 1996; Tschardtke & Brandl 2004) y dispersores de semillas (McConkey *et al.* 2012; Markl *et al.* 2012) por lo que la fragmentación del hábitat representa una de las principales amenazas a la diversidad biológica en el planeta (Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003).

En el caso particular de los árboles tropicales, la fragmentación del hábitat puede afectar distintos rasgos ecológicos que comprometen su supervivencia, reproducción así como su

dispersión y establecimiento. Estos árboles presentan características que los vuelven susceptibles al disturbio, como sus lentas tasas de crecimiento, su ocurrencia en bajas densidades, sus periodos reproductivos adaptados a una marcada estacionalidad climática, además de que los sistemas reproductivos y de apareamiento, de un porcentaje considerable, están restringidos a la polinización cruzada (Bawa *et al.* 1985; Bawa *et al.* 1985; Bullock 1985; Murphy & Lugo 1986; Hamrick & Murawski 1990; Quesada *et al.* 2001). Por ejemplo, se ha estimado que hasta el 27 % de los árboles tropicales son dioicos (Bawa & Opler 1975; Ibarra-Manriquez & Oyama 1992), es decir que presentan sexos en individuos separados, y más del 75 % de las especies hermafroditas son auto-incompatibles (Bullock 1985) es decir, presentan mecanismos que previenen la autopolinización, por lo que en ambos casos requieren de polinizadores para el movimiento del polen entre individuos (Aguilar *et al.* 2006; Aguilar *et al.* 2008; Dick *et al.* 2008). En varias especies de plantas se ha documentado que la relación con polinizadores puede afectarse negativamente por la fragmentación del hábitat, reflejándose en una baja producción de semillas (Aizen & Feinsinger 1994; Wilcock & Neiland 2002; Ghazoul 2005; Potts *et al.* 2010) sin embargo, en otras se ha demostrado que los polinizadores pueden mantener la producción de frutos y el flujo génico entre árboles de bosque continuo y fragmentado (Dick *et al.* 2003; Herrerías-Diego *et al.* 2006).

Además de las características intrínsecas descritas y las alteraciones a las relaciones con polinizadores, la fragmentación tiende a reducir el número de individuos por población, incrementar la distancia entre conespecíficos, así como a tener efectos negativos en el establecimiento y la sobrevivencia de nuevos propágulos (Bruna 2002; Cascante *et al.* 2002), esto último posiblemente debido a las características genéticas de las progenies como son reducción en la diversidad genética (Aguilar *et al.* 2008), menor número de donadores de polen (Cascante *et al.* 2002), aumento en los niveles de endogamia (Aguilar *et al.* 2008). La teoría de genética de poblaciones predice que una reducción en el tamaño efectivo de las poblaciones reduce la variabilidad genética y aumenta la divergencia genética entre poblaciones debido al aumento de eventos estocásticos como la deriva génica. Además, reducciones en el flujo génico entre parches y apareamientos entre parientes pueden resultar en incrementos en la tasa de endogamia (Young *et al.* 1996; Sork *et al.* 1999; Lowe *et al.* 2005) Ouborg *et al.*, 2006). En una revisión de meta-análisis sobre las consecuencias

genéticas de la fragmentación, Aguilar *et al.* (2008), encuentran que en la mayoría de los estudios existe una reducción en la variabilidad genética y resaltan que las especies más susceptibles son aquellas en las que el exocruzamiento es obligado. A pesar de su importancia en los bosques tropicales, en los árboles dioicos los efectos de la fragmentación del hábitat han sido poco estudiados (Somanathan & Borges 2000).

El éxito reproductivo de los árboles dioicos es muy susceptible a la densidad de individuos, la proporción de los dos sexos en los vecindarios de apareamiento, la distribución espacial de los sexos, la sincronía fenológica entre ellos, además de la presencia y el comportamiento de forrajeo de sus polinizadores (Bawa & Opler 1975; Bullock 1985; House 1992; House 1993; Stacy *et al.* 1996; Aizen & Feinsinger 1994; Newstrom *et al.* 1994; Osunkoya 1999; Yu & Lu 2011). En las poblaciones de plantas dioicas se ha documentado que de manera natural, rasgos reproductivos que demandan altas cantidades de energía, como la producción de frutos carnosos en las árboles femeninos, puede afectar la sobrevivencia de estas generando poblaciones sesgadas hacia un mayor número de árboles masculinos (Delph 1999; Field *et al.* 2013), que puede acentuarse debido a la limitación de recursos provocada por la fragmentación del hábitat. Otro factor importante a considerar en la reproducción de las plantas, es la manera en la que ocurren los patrones fenológicos: es decir, los cambios en el tiempo, la duración y la intensidad de floración pueden contribuir a la probabilidad de perder polinizadores y afectar su reproducción (Thompson 2001; Ghazoul 2005). La fragmentación del hábitat provoca cambios en variables ambientales como la cantidad de luz (Saunders *et al.* 1991), la humedad del suelo (Didham & Lawton 1999) y la temperatura (Didham & Lawton 1999) las cuales pueden detonar periodos fenológicos como el inicio de la floración (Reich & Borchert 1984; Borchert 1994; Borchert *et al.* 2004), provocando un aislamiento temporal entre los individuos reproductivos (Fuchs *et al.* 2003; Herrerías-Diego *et al.* 2006; Rojas-Sandoval *et al.* 2008), limitando el flujo génico entre poblaciones.

Históricamente el estudio de los efectos de la fragmentación sobre la reproducción en las plantas han sido evaluados usando rasgos de la función femenina, como la producción de frutos como variable de respuesta, siendo pocos aquellos que evalúen los efectos sobre rasgos de la función masculina (Quesada *et al.* 2001; Cascante *et al.* 2002). Al tener sexos

separados, las plantas dioicas representan un buen modelo para estudiar los efectos que la fragmentación del hábitat tiene sobre ambas funciones reproductivas.

En este trabajo se estudia el efecto que la fragmentación del hábitat tiene sobre la ecología reproductiva de *Spondias purpurea* (Anacardiaceae), un árbol tropical dioico característico de los bosques secos de Mesoamérica. Específicamente el estudio tiene como propósito analizar si existen sesgos en las proporciones sexuales, diferencias en los patrones fenológicos, en la tasa de visitas de polinizadores, en las funciones masculina y femenina (producción flores, polen y frutos), entre árboles de bosque continuo y fragmentado.

OBJETIVOS

Objetivo General

- Determinar el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *Spondias purpurea*

Objetivos Particulares

- Comparar las proporciones sexuales de *S. purpurea* ubicadas en sitios de bosque continuo y fragmentos de bosque.
- Comparar la fenología de *S. purpurea* entre sitios de bosque continuo y fragmentado.
- Comparar los visitantes florales de *S. purpurea* y sus tasas de visitas entre sitios de bosque continuo y fragmentado.
- Comparar la producción de flores masculinas y polen (función masculina), flores femeninas y frutos (función femenina) entre sitios de bosque continuo y fragmentado.

ANTECEDENTES

Las especies exogámicas son altamente susceptibles a la fragmentación (Aguilar *et al.* 2006), sobre todo las especies dioicas, debido a que su éxito reproductivo depende de una serie de factores que pueden ser afectados por la fragmentación. Por ejemplo, en los árboles tropicales dioicos la polinización, en muchos casos, es efectuada por insectos pequeños, especialmente abejas sociales de la sub-familia Meliponinae, las cuales visitan las flores pequeñas características de estas plantas (Bawa & Opler 1975; Vamosi & Vamosi 2004). En un análisis cuantitativo Winfree *et al.* (2009), muestran que la pérdida y fragmentación del hábitat afecta negativamente la diversidad y abundancia de abejas, y que además las abejas sociales son más sensibles al disturbio. Estas abejas están asociadas con fragmentos de bosque grandes (Brosi *et al.* 2008; Jha & Dick 2010) y se les atribuyen capacidades menores de vuelo (Ghazoul & Shaanker 2004), por lo que una disminución en sus densidades o su ausencia en parches pequeños y lejanos podría tener consecuencias sobre el éxito reproductivo de las plantas que polinizan.

Otros factores que pueden afectar la reproducción en estas plantas son la densidad de individuos y la proporción sexual de la población. En general se conoce poco acerca de la densidad de especies dioicas, Ackerly *et al.* (1990) documentaron para 8 especies dioicas de la familia Myristicaceae, en la Amazonia Central, que la densidad oscila entre 0.38 y 1.6 individuos por hectárea, además de que en algunos fragmentos de 1 hectárea solo encontraron 1 individuo o ninguno de alguna especie en particular; mientras que en especies arbóreas dioicas del género *Trichilia* (Meliaceae) en un bosque tropical subcaducifolio en Brasil la densidad fue de 18 a 28 individuos por hectárea (Morellato 2004).

La fragmentación al disminuir el tamaño del bosque afecta directamente el número de individuos y en plantas dioicas puede tener consecuencias mayores, debido a que de manera natural la expresión sexual en estas plantas se reduce a la mitad y la proporción sexual puede estar sesgada hacia un sexo en particular (Field *et al.* 2013). En árboles tropicales es igualmente probable encontrar poblaciones sin desviación de la proporción 1:1 o sesgadas hacia un sexo (Opler & Bawa 1978; Ackerly *et al.* 1990; Wheelwright & Bruneau 1992; Mack 1997; Osunkoya 1999; Queenborough *et al.* 2007; Pavón & de Luna Ramírez 2008; Amorim *et al.* 2011; Gao *et al.* 2012; Otárola *et al.* 2013; Riba-Hernández *et al.* 2014). En estos árboles, cuando las proporciones están sesgadas es más frecuente que lo estén hacia el

sexo masculino (Opler & Bawa 1978; Armstrong & Irvine 1989; Ackerly *et al.* 1990; Thomas & LaFrankie 1993; Nicotra 1998; Osunkoya 1999; Lenza & Oliveira 2005; Queenborough *et al.* 2007; Gao *et al.* 2012) sin embargo también se han reportado sesgos hacia el sexo femenino (Queenborough *et al.* 2007; Forero-Montaña *et al.* 2010; Melampy & Howe 1977).

Bajo el contexto de la fragmentación, (Somanathan & Borges 2000) encuentran que las proporciones sexuales, del árbol dioico *Diospyros montana* difieren entre condiciones naturales y perturbadas en un bosque nuboso ubicado en los “Ghats” occidentales de India. En el bosque conservado la población está sesgada hacia el sexo masculino, mientras que en el hábitat fragmentado está sesgada hacia el sexo femenino. Además en el hábitat fragmentado la densidad disminuye, la distancia entre los árboles femeninos y el árbol masculino más cercano aumenta y el número de polinizadores y la producción de frutos son significativamente mas bajos en comparación con el hábitat conservado (Somanathan & Borges 2000).

La fragmentación provoca cambios en las condiciones ambientales, las cuales pueden regular los patrones fenológicos y reproductivos en las plantas (Saunders *et al.* 1991), por lo que además del aislamiento espacial, la fragmentación puede generar un aislamiento temporal provocado por cambios en la fenología. Por ejemplo, en *Ceiba aesculifolia* (Bombacaceae), (Herrerías-Diego *et al.* 2006) encontraron que los árboles de hábitat fragmentado florecieron entre 15 y 20 días antes que los de bosque continuo durante tres años consecutivos, sin embargo la producción de frutos fue mayor en árboles de bosque fragmentado. En *Pachira quinata*, (Fuchs *et al.* 2003) encontraron que tanto la duración como el pico de floración fue muy similar entre árboles aislados y de bosque continuo, sin embargo a pesar de que la producción de flores fue mayor en árboles aislados, la producción de frutos por individuo fue equivalente entre la dos condiciones de hábitat debido a que el *fruit-set* (la relación fruto/flor) fue mayor en bosque continuo. Los efectos de la fragmentación sobre los patrones fenológicos no han sido estudiados en árboles dioicos.

Finalmente, los efectos de la fragmentación sobre la reproducción en las plantas han seguido un criterio sesgado hacia la función femenina eligiendo variables de respuesta como producción de frutos y/o semillas. Algunos trabajos aportan evidencia de que la

fragmentación tiene efectos negativos sobre el número de granos de polen depositados en los estigmas (Ghazoul *et al.* 1998; Rocha & Aguilar 2001; Quesada *et al.* 2003; Aguilar & Galetto 2004), y el número de granos de polen en la base del estilo (Aizen & Feinsinger 1994^a; Ghazoul *et al.* 1998; Cascante *et al.* 2002; Aguilar & Galetto 2004), sin embargo no se detectaron efectos en las tasas de remoción de polinios (Murren 2002) ni en las cargas de polen (Cascante *et al.* 2002), es decir el efecto sobre la función masculina no permite hacer generalizaciones, por lo que es necesario evaluar el efecto sobre ambos componentes del éxito reproductivo.

Es relevante mencionar que estos últimos trabajos se han realizado en plantas hermafroditas y que, a pesar de la importancia ecológica de los árboles dioicos en los bosques tropicales el efecto de la fragmentación sobre estos aspectos de la biología reproductiva han sido poco estudiados.

METODOLOGÍA

Especie de estudio

Spondias purpurea es un árbol tropical que se distribuye desde México hasta la región del norte de Sudamérica (Pennington y Sarukhán 1998). En el norte de su distribución *S. purpurea* es una especie dioica, es decir presenta sexos separados (Bullock 1992), mientras que al sur de la distribución se han reportado poblaciones sub-dioicas (Miller 2011). Esta especie puede alcanzar los 15 m de altura y hasta 80 cm de diámetro en la base (Barajas-Morales y León 1989). Las flores son rojas, sésiles, unisexuales y dimórficas entre individuos del sexo masculino y femenino (Bullock 1992). Las flores estaminadas presentan un peso seco promedio de 1.9 mg, mientras que las pistiladas pesan 2.7 mg (Bullock 1991). Los árboles son caducifolios, manteniendo las hojas de Junio a Noviembre, y su época de floración y fructificación es de Diciembre a Mayo (Bullock & Solis-Magallanes 1990). Esta especie requiere vectores bióticos para su polinización (Bullock 1994). Los frutos que produce, son frutos carnosos que representan un importante recurso para animales frugívoros durante la época seca del año (Mandujano *et al.* 1994). El uso de este recurso para consumo humano en Mesoamérica data de épocas prehispánicas donde los frutos eran obtenidos principalmente de poblaciones silvestres (Pimenta-Barrios & Ramírez-Hernández 2003). Actualmente, estos frutos representan un recurso de importancia comercial a nivel local (Pimenta-Barrios & Ramírez-Hernández 2003). En la actualidad los frutos para consumo humano, se obtienen principalmente de poblaciones propagadas vegetativamente (Miller & Schaal 2005).

Área de estudio

Este trabajo fue realizado en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (ca. 19°30' N, 105°, 03' W), la cual comprende 13,200 ha y se localiza en la costa del pacifico en el estado de Jalisco, México. La vegetación es bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1978). Este ecosistema se caracteriza por presentar una marcada época seca que se extiende de Noviembre a Junio y una estación lluviosa de mediados de Junio hasta el mes de Octubre. El promedio anual de precipitación es de 750 mm y la temperatura promedio es de 25°C

(Bullock 1986). Dentro de la reserva el 92% de la cobertura vegetal es bosque seco, el 2% es bosque ripario y el 3.7% son zonas usadas para agricultura o pastoreo, mientras que en un radio de 10 km alrededor de la reserva la cobertura es de 79.85% de bosque seco, 1.65% bosque ripario y 16.55% zonas agrícolas o de pastoreo (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009).

Selección de sitios

Para determinar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *S. purpurea*, se ubicaron árboles en 9 sitios con diferente estado de conservación (Fig. 1). Se consideraron árboles de bosque fragmentado, aquellos que se encontraban en sitios con coberturas menores a 20 hectáreas. Actualmente estos sitios son utilizados por los pobladores locales para realizar actividades como el pastoreo de ganadería, la extracción de madera, la caza, etc. Se ubicaron 6 sitios de este tipo sobre las carreteras estatal 592 del estado de Jalisco, México (La Mesa, Km 47, Ranchitos, Km 45) y la carretera federal 200 (Zapata, El Tecuan). Se consideraron árboles de bosque continuo, aquellos ubicados en sitios con bosque maduro sin perturbación, dentro de la Reserva de la Biosfera “Chamela-Cuixmala”. Se ubicaron tres sitios de bosque continuo (Estación de Biología Chamela, Careyes y Cuixmala). El número de sitios incluido en el análisis cambió dependiendo del rasgo de estudio (Tabla 1).

Tabla 1. Número de poblaciones en las que se evaluó el efecto de la fragmentación para cada rasgo.

RASGO	POBLACIONES		POBLACIONES TOTALES
	BOSQUE CONTINUO	FRAGMENTOS DE BOSQUE	
Proporciones sexuales	3	3	6
Fenología	2	6	8
Polinizadores	3	6	9
Función masculina	3	5	8
Función femenina	3	6	9

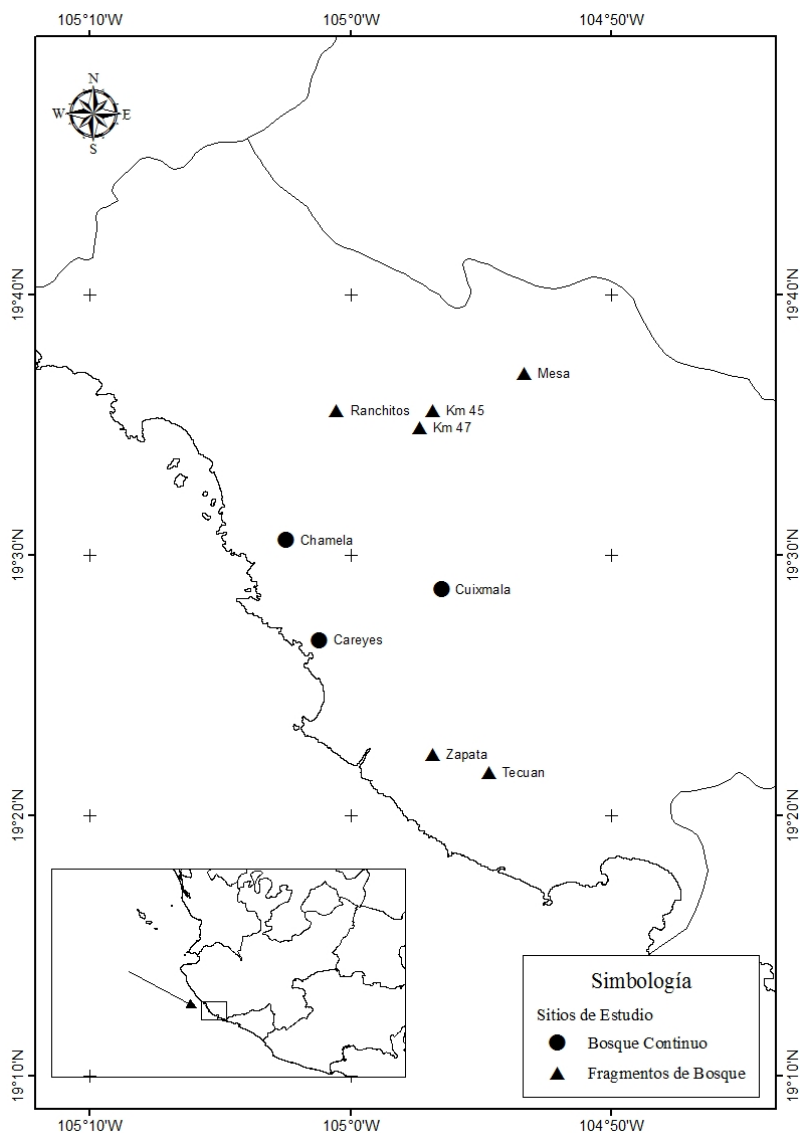


Figura 1 Ubicación geográfica de los sitios de estudio. Los círculos simbolizan sitios de Bosque continuo y los triángulos sitios de Bosque fragmentado.

Proporciones sexuales

Para comparar las proporciones sexuales entre poblaciones de bosque continuo y fragmentado se trazaron dos parcelas de 50 x 50 metros (0.25 hectáreas) en cada sitio. Estas parcelas se ubicaron en sitios donde la densidad de *S. purpurea* era alta (<10 individuos por parcela). Se ubicaron, marcaron y sexaron los individuos reproductivos de *S. purpurea* dentro de las parcelas. El sexo de los individuos fue determinado mediante la observación de las flores. De acuerdo a nuestras observaciones individuos de 5 cm de diámetro a la

altura de la base del tallo y de 1.5 metros de altura ya producen flores, por lo que todos los individuos mayores a este tamaño fueron marcados e incluidos en el análisis. La proporción sexual fue estimada como:

$$\text{Proporción sexual} = \frac{\text{Número de árboles masculinos}}{\text{Número de árboles masculinos} + \text{número de árboles femeninos}}.$$

Se realizó una prueba de G de heterogeneidad y de bondad de ajuste para una proporción esperada de 1:1, para la frecuencia general observada y para cada población.

Fenología floral

Se registró la fenología floral desde finales del mes de diciembre de 2012 hasta el mes de abril de 2013 en individuos de bosque continuo (N= 95), fragmentos de bosque (N=111). En *S. purpurea*, es difícil hacer una estimación de la producción de flores a través del tiempo, debido al tamaño pequeño de sus flores, por lo que esta fue estimada como la proporción de la copa cubierta por flores durante la temporada reproductiva. De acuerdo a la proporción se incluyó al árbol en alguna de las siguientes categorías: 0=0%, I=25%, II=50%, III=75% y IV=100% (Fournier, 1974). La intensidad de floración para cada población fue determinada como el porcentaje de árboles floreciendo en cada semana de muestreo. El periodo de floración fue dividido en inicio <50% de la población floreciendo, pico 75-100% floreciendo y término <50 % de la población floreciendo (Lobo *et al.* 2003). Para comparar el traslape en el periodo de floración entre poblaciones se calculó un índice de traslape (Pianka 1973). Para determinar si el índice de traslape en la floración difiere estadísticamente de lo esperado por azar, se usó un modelo nulo para comparar el índice de traslape con 1000 valores simulados aleatoriamente (Lobo *et al.* 2003). Se consideró que había traslape en la floración cuando el índice observado fue mayor que 95% de los 1000 valores simulados. Los cálculos se realizaron en el software EcoSim 7.0 para análisis de modelos nulos en ecología de comunidades.

Visitantes florales y frecuencia de visitas

Mediante filmaciones y observaciones personales se registraron los visitantes florales y las

tasas de visitas. Cada filmación tuvo un periodo de duración de 3 horas. Se obtuvieron un total de 215 horas de observación en un total de 43 individuos, 16 en bosque continuo y 27 en fragmentos de bosque. Se registró el visitante floral y el número de visitas. La tasa de visitas fue calculada de la siguiente manera:

$$\text{Tasa de vistas} = \text{Número de flores visitadas} / \text{Horas de observación}$$

Para determinar si existen diferencias en el número de visitas por inflorescencia entre condiciones de hábitat, sexos y visitantes florales se usó un modelo lineal generalizado aplicando el procedimiento GENMODE del software estadístico SAS (SAS, 2000) usando una distribución Poisson con una función de enlace logística. En el modelo se incluyó la tasa de visitas como variable de respuesta y a la condición (bosque continuo o fragmentado), al sexo y al visitante floral como variables independientes.

Función masculina

En árboles masculinos se cuantificó el número de flores producidas por inflorescencia y el número de inflorescencias por rama. Para ello se colectaron cuatro ramas de 40 cm por árbol, en los cuales se cuantificaron el total de inflorescencias y el número de flores en cinco inflorescencias por rama. Esto se realizó en un total de 59 árboles masculinos (20 en bosque continuo, 39 en bosque fragmentado).

Para contabilizar la producción de polen por flor se colectaron 15 flores por individuo, las cuales habían sido previamente embolsadas para evitar la remoción de polen, de 36 individuos (15 de bosque continuo y 21 de bosque fragmentado). Cada flor fue preservada en seco en viales de 1.5 ml. Las flores fueron secadas a 32° C por una semana y rehidratadas con una solución de NaCl al 1%, después fueron centrifugadas a 13000 rpm por 10 minutos o hasta asegurarse de que las anteras liberaran todo el polen. Para determinar el tamaño del polen se midieron 100 granos de polen en un microscopio óptico. El polen fue contado en un contador de partículas ELZONE II 5390 ajustado a una apertura de 190µm. Este instrumento utiliza el método de Zona de Detección Eléctrica (ELZONE por sus siglas en inglés) reconocido como un método eficaz para contar y dimensionar materiales orgánicos e inorgánicos (Micromeritics, Norcross, GA) . Para su conteo, el polen de los viales fue depositado en un vaso de 150 ml con solución de NaCl 1%, la cual había

sido previamente filtrada en filtros de vacío Millipore con un tamaño de poro de 0.22 μm . El contador indica el número de partículas en un rango de 10 a 190 μm , debido al tamaño de los granos de polen se tomaron en cuenta las partículas en un rango de 20 a 50 μm , ya que el tamaño de los granos de polen de *S. purpurea* miden en promedio 27.7 μm ($\pm 4.4\mu\text{m}$) de diámetro y 41.8 μm ($\pm 3.4\mu\text{m}$) de largo. Fueron realizados tres conteos de cada muestra y el promedio de estos se usó como el conteo total de polen por cada flor en el análisis.

Para determinar diferencias entre condiciones de hábitat se usó un análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS,2000), utilizando de manera separada el número de flores, de inflorescencias y la producción de polen, como variables de respuesta, los factores condición del hábitat (bosque continuo o fragmentado) y el sitio anidado en la condición como variables independientes.

Función femenina

En árboles femeninos se contó el número de flores producidas por rama en ramas de 40 cm de largo. Las ramas fueron marcadas y después de tres semanas se contó el número de frutos producidos. Se marcaron 10 ramas por individuo de 57 árboles (21 en bosque continuo, 36 en bosque fragmentado). Para detectar la presencia de apomixis, en estos mismos árboles, se seleccionaron cinco ramas a las que les fueron cortadas las flores abiertas y se embolsaron con bolsas de tela de organza los botones. De esta manera nos aseguramos que las flores no hubieran sido fertilizadas y evitamos el paso de polen. Estas ramas también fueron visitadas tres semanas después para registrar el número de frutos producidos. Para determinar diferencias entre condiciones de hábitat se usó un análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS 2000), utilizando el número de flores como variable de respuesta, la condición del hábitat y el sitio anidado en la condición como variables independientes. Se utilizó el procedimiento GENMOD del software SAS (SAS 2000) para determinar diferencias en el *fruit-set* (relación fruto/flor), en el que se incluyó una distribución binomial con una función de enlace logit. Se usó la relación frutos/flores como variable dependiente, la condición y el sitio anidado en la condición como variables independientes.

RESULTADOS

Proporciones sexuales

En las parcelas de 50x50 metros se ubicaron un total de 161 árboles. Los árboles ubicados en cada población y las razones sexuales se encuentran resumidos en la tabla 1. En al menos cinco poblaciones, se observa una tendencia hacia un sesgo hacia un mayor número de árboles masculinos, sin embargo, la prueba de bondad de ajuste indica que las proporciones sexuales no se desvían significativamente de la proporción esperada (1:1) $\chi^2_p < 3.61$ g.l=1, $p > 0.05$. Además, la prueba de heterogeneidad demuestra que esta proporción se mantiene entre poblaciones $\chi^2_H = 10.04$ g.l=6 $p > 0.05$.

Tabla 2. Número de árboles por sexo marcados en las dos parcelas de 50x50m en cada sitio. La columna sin identificar indica los árboles que no fue posible determinar el sexo. N.S indica $p > 0.05$ en la prueba de Bondad de ajuste.

Condición de Hábitat	Población	Árboles masculinos	Árboles femeninos	Sin identificar	Proporción sexual	N total
Bosque continuo	Careyes	15	9	7	0.63 ^{N.S}	31
Bosque continuo	Chamela	14	7	0	0.66 ^{N.S}	21
Bosque continuo	Cuixmala	10	7	1	0.58 ^{N.S}	18
Bosque fragmentado	Km47	9	12	0	0.42 ^{N.S}	21
Bosque fragmentado	La Mesa	17	12	2	0.58 ^{N.S}	31
Bosque fragmentado	Ranchitos	17	9	8	0.65 ^{N.S}	34

Fenología floral

El índice de Pianka usado para determinar diferencias en el traslape en la floración entre poblaciones de bosque continuo y fragmentado, muestra que existen diferencias en el traslape entre éstas (Tabla 2). Las poblaciones de bosque fragmentado florecen primero con hasta dos semanas de adelanto que las de bosque continuo; además, el pico de floración de las primeras ocurre hasta dos semanas antes que el de las segundas (Fig. 2).

Tabla 3. Índices pareados de traslape fenológico entre poblaciones de bosque continuo y fragmentado. El valor de p indica la probabilidad de rechazar la hipótesis nula de no traslape.

Bosque continuo	Bosque fragmentado					
	La Mesa	Km47	Ranchitos	Tecuan	Zapata	Km45
Careyes	0.40639 p(0.214)	0.40960 p(0.263)	0.36915 p(0.294)	0.31123 p(0.450)	0.32701 p(0.394)	0.35541 p(0.333)
Chamela	0.56881 p(0.096)	0.59455 p(0.081)	0.90916 p(0.005)	0.76985 p(0.022)	0.59721 p(0.10300)	0.41903 p(0.331)

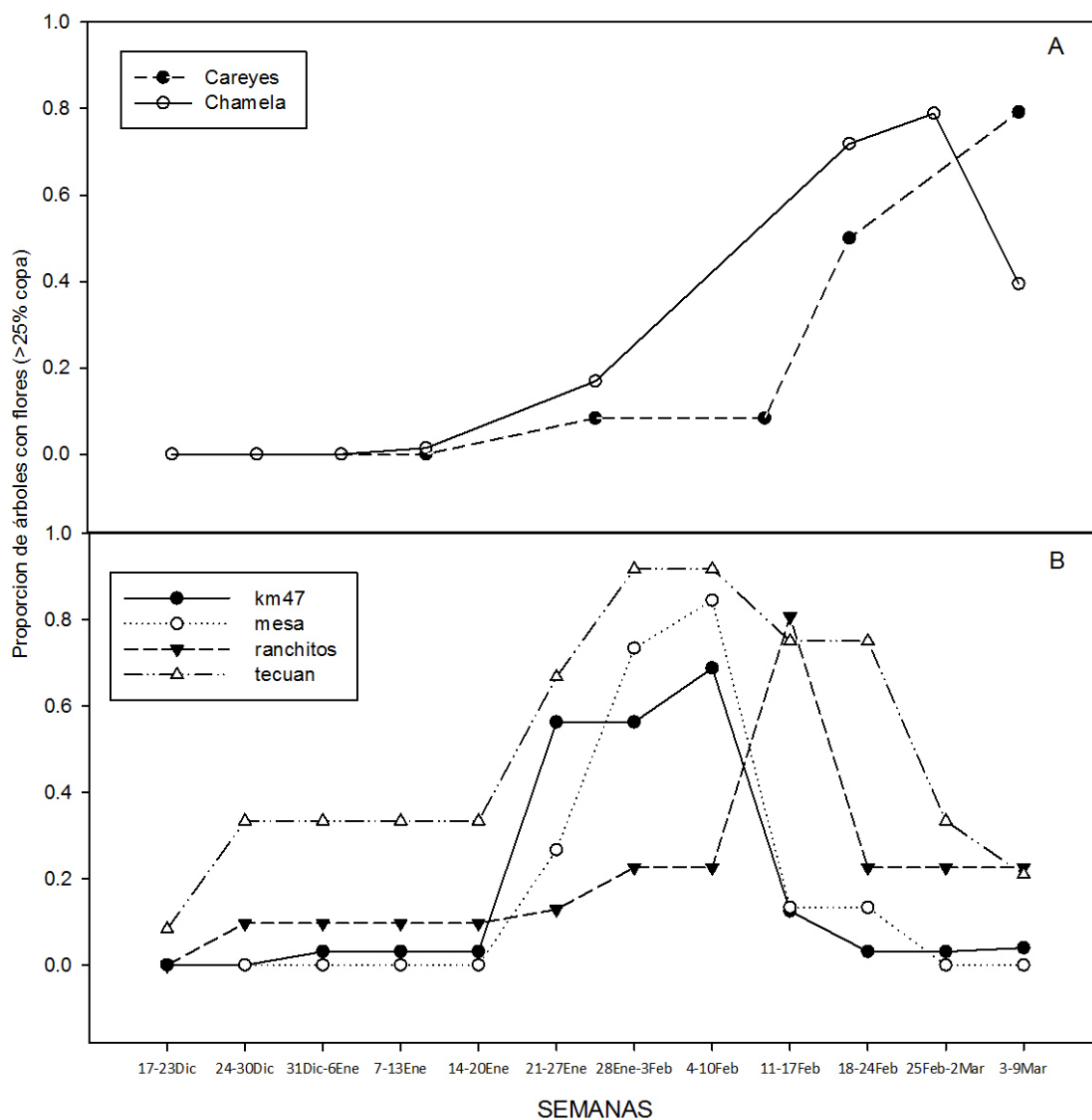


Figura 2. Patrón de la fenología floral de *Spondias purpurea* por sitios en distintas condiciones de hábitat: A) Bosque continuo B) Fragmentos de bosque.

Visitantes florales y frecuencia de visitas

Se registró un total de 853 visitas realizadas por 10 taxa en los que se encuentran abejas de la sub-familia Meliponinae (*Trigona fulviventris* y *T. nigra*) y *Apis mellifera*, cuatro morfoespecies de avispas (Familia VESPIDAE) pertenecientes a los géneros *Polistes* (*Polistes sp1* y *Polistes sp2*), *Mischocyttarus* y *Eumenes*, una morfoespecie del orden Diptera (Familia TACHINIDAE), además de visitantes como colibríes (*Cynanthus latirostris*) y una morfoespecie de escarabajo (Familia CERAMBICYDAE subfamilia Lamiinae). Especies como los colibríes pudieran ser descartados como polinizadores efectivos, debido a que el contacto que estos realizan con la flor es con el pico, no con las plumas de la cabeza. En estos animales la cabeza es considerada una parte óptima para el transporte del polen, debido a una mayor adherencia de este a diferencia del pico (Sentíes-Aguilar, 2014). Los moscas (TACHINIDAE) por su parte, visitan la base de la corola sin hacer contacto con las estructuras reproductivas de las flores. Las avispas consumen el néctar de las flores y además son depredadoras de larvas de otros insectos, las cuales sirven de alimento para sus larvas (Richter 2000). Estas avispas pueden ser polinizadoras potenciales debido a que llevan granos de polen en sus cuerpos. En cuanto a las especies de abejas observadas, todas tenían visibles cargas de polen sobre sus cuerpos. De acuerdo a estas observaciones se discriminaron a los visitantes florales en dos grupos: polinizadores potenciales y no polinizadores, en el primer grupo se incluyó abejas y avispas y en el segundo el resto de los visitantes.

Los visitantes y su frecuencia se agruparon de la siguiente manera: Hymenoptera (abejas) 50.5 %, Hymenoptera (avispa) 22 %, Díptera (moscas) 23 % y Otros (Colibríes y escarabajos) 4.5 %. Es importante mencionar que las visitas realizadas por *A. mellifera* fueron muy pocas, realizando sólo 5 de las 448 visitas realizadas por abejas. El análisis estadístico demuestra diferencias significativas entre los grupos ($\chi^2_{1,162} = 29.01$, $p = >0.001$), teniendo una mayor tasa de visitas las abejas, seguidas por las avispas, las moscas y los otros visitantes. Esta tendencia se mantiene entre condiciones de hábitat ($\chi^2_{1,162} = 4.62$, $p = 0.2017$) (Fig. 3). En el gráfico es posible observar una marcada reducción en las visitas realizadas por abejas en los sitios de bosque fragmentado, mientras que para el resto de los visitantes no existe diferencias significativas (Fig. 3).

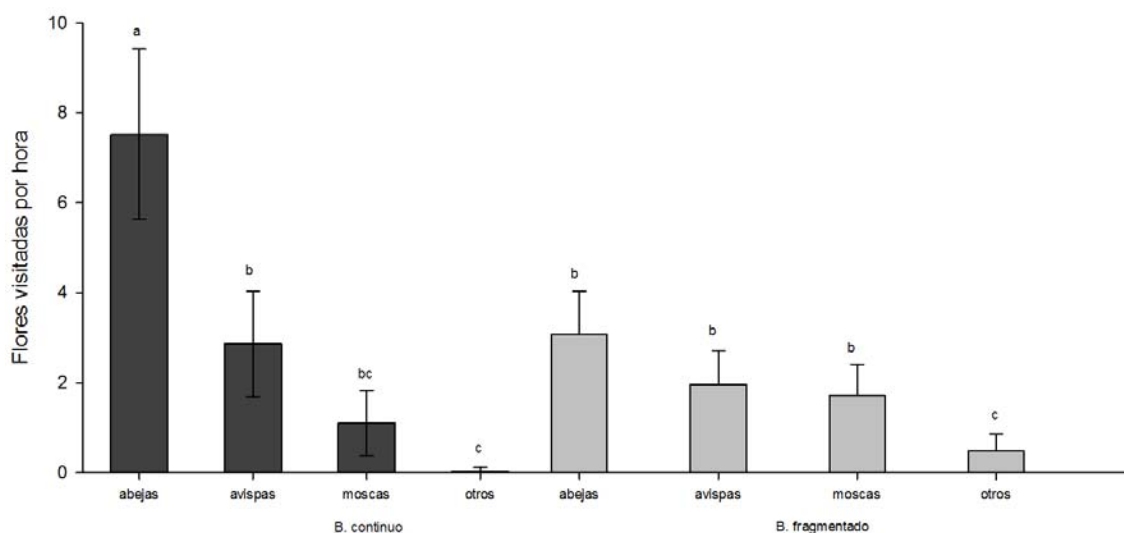


Figura 3. Comparación de la tasa de visitas por visitante floral en cada condición de hábitat. Las líneas sobre las barras indican errores estándar. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias.

Se comparó la tasa de visitas entre sexos, encontrándose diferencias significativas ($\chi^2_{1,39} = 4.65$, $p = 0.0311$). Los árboles masculinos reciben hasta dos veces más visitas que los árboles femeninos. En los árboles masculinos la tasa de visitación es en promedio de 12.03 flores por hora (± 2.62) y en los femeninos de 4.86 (± 1.93).

Cuando consideramos en el análisis todos los visitantes florales (polinizadores potenciales y no polinizadores) no se observan diferencias estadísticas significativas, en la tasa de visitas entre condiciones de hábitat ($\chi^2_{1,39} = 0.32$, $p = 0.5717$). Sin embargo cuando sólo consideramos polinizadores potenciales en el análisis (abejas y avispas) tampoco existen diferencias estadísticas significativas ($\chi^2_{1,39} = 2.82$, $p = 0.0933$), pero existe una tendencia hacia una mayor visitación por estos grupos en bosque continuo en comparación con el bosque fragmentado. En los árboles de sitios continuos la tasa de visitación por polinizadores potenciales es de 3.65 (± 1.01), mientras que en los de sitios fragmentados de 1.4 (± 1.88). Además, se mantiene la misma diferencia en la visitas realizada por este grupo entre sexos ($\chi^2_{1,39} = 4.86$, $p = 0.0274$), los árboles masculinos son más visitados ($\bar{\chi} = 3.89 \pm 0.75$), que los femeninos ($\bar{\chi} = 1.75 \pm 0.57$). El efecto sexo anidado en la condición de hábitat no es significativo ($\chi^2_{1,39} = 4.86$, $p = 0.02$) (Fig. 4).

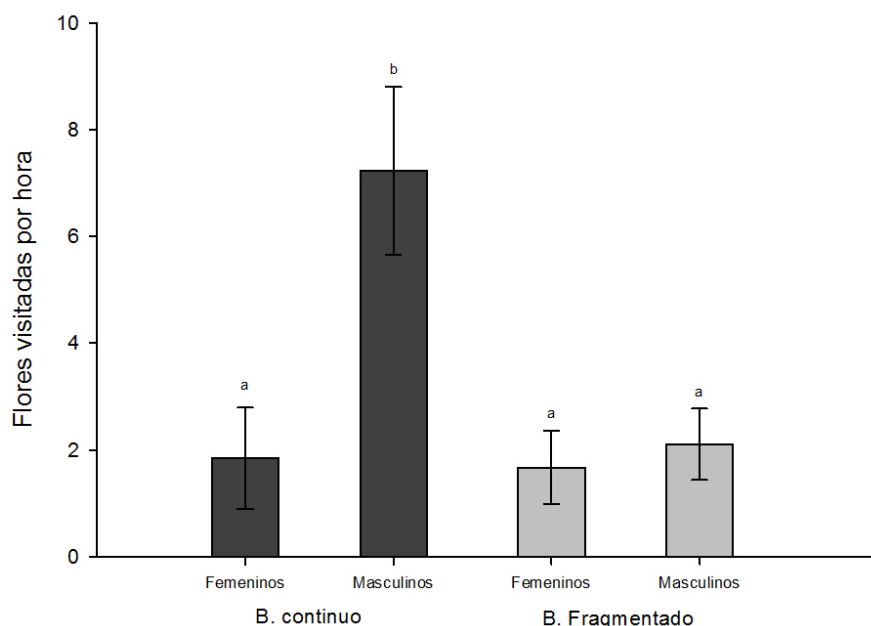


Figura 4. Comparación de la tasa de visitas a cada sexo en cada condición de hábitat. Las líneas sobre las barras indican errores estándar. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias.

Función Masculina

Existen diferencias significativas entre condiciones de hábitat en la producción de flores por inflorescencia e inflorescencias. Produciendo más flores ($F=51.93$ g.l=1 $p<.0001$) e inflorescencias ($F=6.49$ g.l=1 $p=0.0115$) los árboles de bosque fragmentado. Los árboles de bosque fragmentado producen $46.97 (\pm 0.832)$ flores por inflorescencia, mientras que los de bosque continuo producen $38.6 (\pm 0.894)$. Los árboles de bosque fragmentado producen $25.65 (\pm 0.475)$ inflorescencias por rama, mientras que los de bosque continuo producen $23.89 (\pm 0.502)$. En el caso de la producción de flores, el factor sitio anidado en la condición de hábitat también resultó significativo ($F=21.31$ g.l=6 $p<.0001$), lo que demuestra variación entre las poblaciones de una misma condición (Fig. 5), mientras que para la producción de inflorescencias no se obtuvieron diferencias en este factor de variación ($F=1.93$ g.l=6 $P=0.074$).

Por otra parte, se caracterizó el tamaño del polen. Los granos de polen de *S. purpurea* son de forma elíptica que miden en promedio $27.7\mu\text{m} (\pm 4.4\mu\text{m})$ de diámetro y $41.8\mu\text{m}$

($\pm 3.4\mu\text{m}$) de largo. En el número granos de polen por flor se encontraron diferencias significativas entre condiciones de hábitat ($F=6.67$ g.l=1 $p=0.0101$). Los árboles de bosque continuo producen en promedio hasta 500 granos de polen más que los árboles de bosque fragmentado. Los árboles de bosque continuo producen en promedio 4331.098 (± 135.12) granos de polen, mientras que los de bosque fragmentado producen 3857 (± 123.84). El factor población anidado en la condición no muestra diferencias significativas ($F=1.77$ g.l=6 $p=0.1029$).

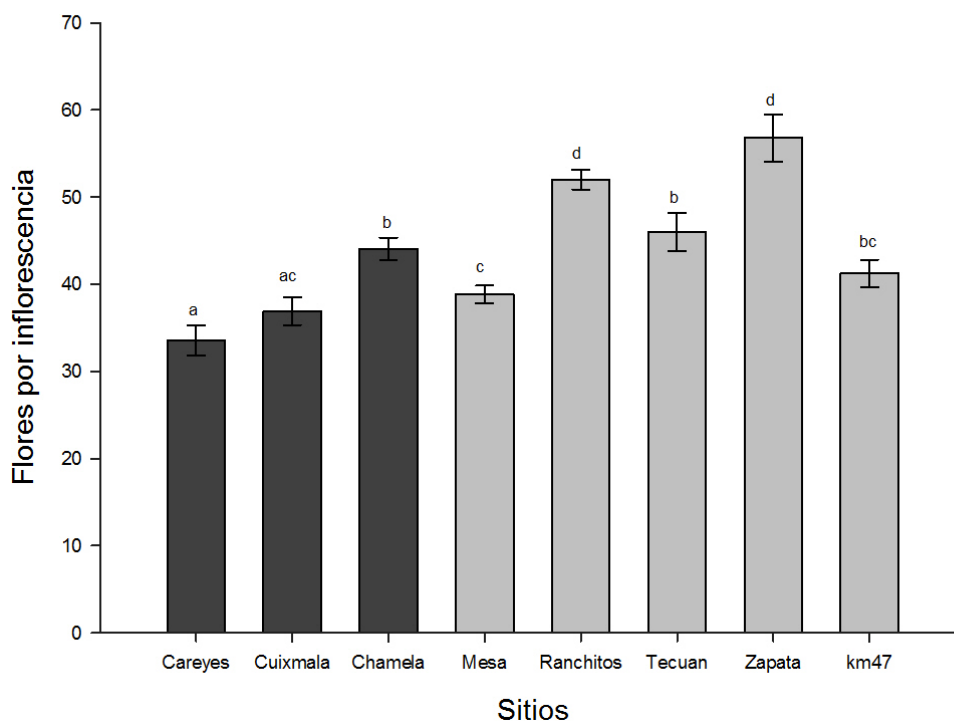


Figura 5. Comparación de la producción de flores masculinas por inflorescencias entre sitios. Las barras oscuras corresponden a árboles en sitios de bosque continuo y las más claras a árboles en sitios de bosque fragmentado. Las líneas sobre las barras denotan errores estándar. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias.

Función Femenina

En la producción de flores femeninas por rama, se encontraron diferencias significativas entre condiciones de hábitat ($F=4.66$ g.l=1 $p=0.0313$). Produciendo más flores los árboles de bosque fragmentado, estos producen 56.12 (± 2.13) flores por rama, mientras que los de

bosque continuo producen $62.46 (\pm 1.95)$. Además el factor población anidado en la condición, resultó significativo ($F=30.53$ g.l=7 $p<0.0001$) (Fig. 6). Sin embargo, el fruit-set es mayor en árboles de bosque continuo ($\chi^2_{1,549}= 71.85$, $p<0.0001$). En los árboles de bosque continuo el *fruit-set* promedio es de $0.39 (\pm 0.011)$ y de $0.27 (\pm 0.009)$ para los de bosque fragmentado. Además, en este rasgo el efecto población anidado en la condición es significativo ($\chi^2_{1,549}= 36.42$, $p<0.0001$), mostrando que existe variación entre poblaciones de una misma condición, el bosque continuo Cuixmala tiene un menor fruit-set que Careyes y Chamela, mientras que en el bosque fragmentado el sitio Km 45, donde la cobertura vegetal es menor, tiene un menor fruit-set que el resto de los sitios (Fig. 7). Además se detectó la presencia de apomixis en ocho árboles de bosque fragmentado, mientras que los árboles de bosque continuo no produjeron frutos por esta vía. Las semillas producidas fueron puestas a germinar en condiciones de invernadero sin embargo, sólo una germinó exitosamente.

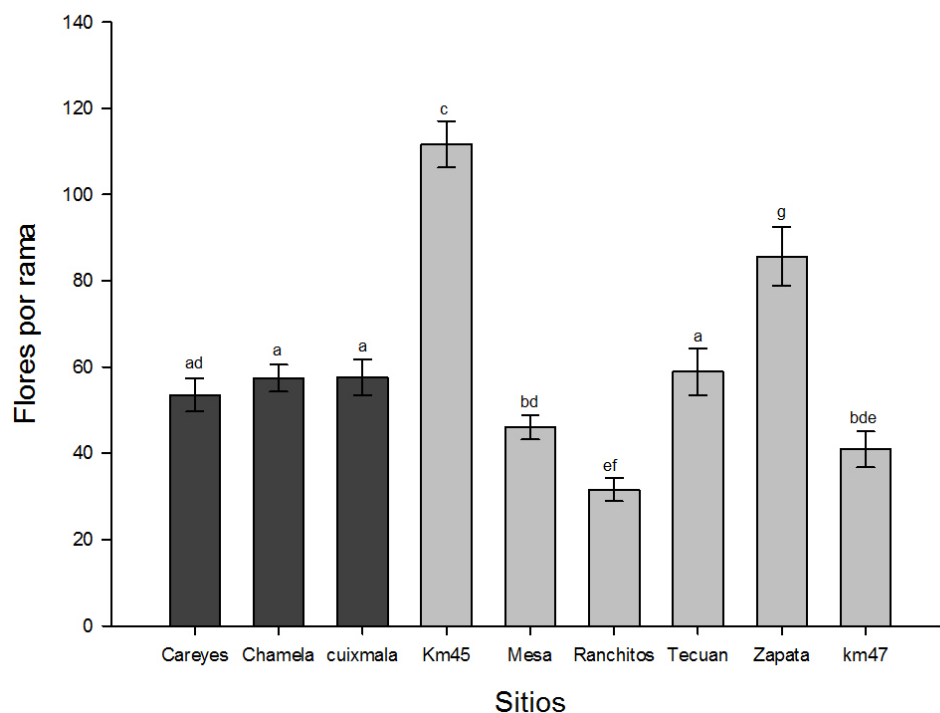


Figura 6. Comparación de la producción de flores femeninas por rama entre sitios. Las barras oscuras corresponden a árboles en sitios de bosque continuo y las más claras a árboles en sitios de bosque fragmentado. Las líneas sobre las barras denotan errores estándar. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias.

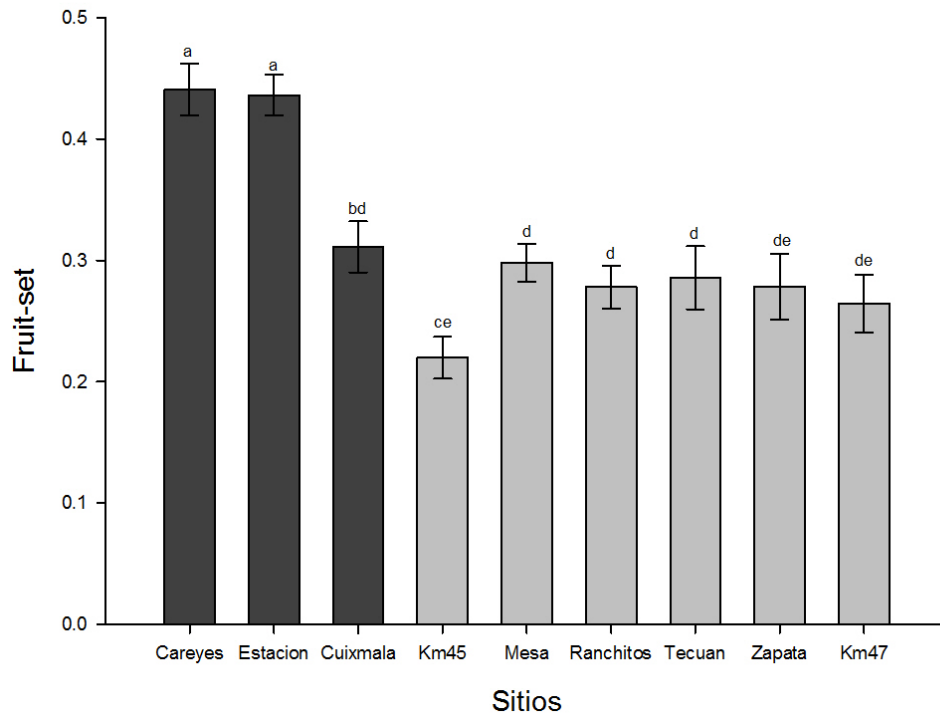


Figura 7. Comparación del *fruit-set* entre sitios. Las barras oscuras corresponden a árboles en sitios de bosque continuo y las más claras a árboles en sitios de bosque fragmentado. Las líneas sobre las barras denotan errores estándar. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que la fragmentación puede afectar de manera diferencial, positiva o negativamente, distintos rasgos de la reproducción en las plantas. Respecto a las proporciones sexuales, en general no se observaron desviaciones estadísticamente significativas de la proporción 1:1, esto se ha observado en otras plantas tropicales dioicas (p.ej. Bawa & Opler 1975; Bullock & Bawa 1981; Bullock 1982; Bullock *et al.* 1983; Morellato 2004; Pavón & de Luna Ramírez 2008; Riba-Hernández *et al.* 2014). En general, en las especies dioicas la inversión parental a cada sexo debería ser igual debido a que su contribución genética es equivalente, por lo que la consecuencia principal es una razón sexual 1:1, a menos que la inversión parental necesaria para la sobrevivencia de un sexo sea mayor que para el otro (Fisher 1930). En ambientes estresantes se espera que la sobrevivencia de las árboles femeninos, se vea afectada debido a que los costos en su sobrevivencia y reproducción pueden ser mayores (Lloyd & Webb 1977; Obeso 2002). Sin embargo en estos ambientes, los procesos que economizan el uso de nutrientes como la reabsorción de estos, conocidos como mecanismos compensatorios (Obeso 2002), pueden ayudar a mantener la proporción 1:1 (Pavón & de Luna Ramírez 2008). Los resultados obtenidos son contrastantes con aquellos donde la proporción sexual está sesgada hacia árboles masculinos; en estos casos los árboles masculinos pueden florecer mas frecuentemente (Bullock & Bawa 1981; Bullock 1982; Thomas & LaFrankie 1993; Nicotra 1998), mas jóvenes (Bawa & Opler 1975; Bullock & Bawa 1981; Armstrong & Irvine 1989; Ackerly *et al.* 1990; Queenborough *et al.* 2007) o pueden tener tasas de sobrevivencias mayores que las árboles femeninos asociadas a un menor esfuerzo reproductivo (Allen & Antos 1988). En *S. purpurea*, no se ha demostrado la mortalidad diferencial entre sexos (Uribe-Mú & Quesada 2006) y de acuerdo a nuestras observaciones no existen diferencias en la frecuencia de floración entre sexos.

Los resultados muestran que la fragmentación afecta los patrones fenológicos en *S. purpurea*. En los árboles de bosque fragmentado el inicio de la floración se adelanta hasta por dos semanas. En los árboles tropicales, sobretodo en árboles deciduos, se ha identificado al estrés hídrico, como uno de los principales factores que desencadenan eventos fenológicos importantes como la caída de las hojas y, en algunas especies como *S. purpurea*, la subsecuente floración (Reich & Borchert 1984; Reich & Borchert 1984;

Borchert *et al.* 2004). El entendimiento de los mecanismos que determinan la floración de especies que florecen durante la época seca es un tema que llama la atención sobretodo por que la expansión de las flores es un proceso que involucra expansión celular y es por lo tanto sensible al estrés hídrico. En algunos árboles se ha demostrado, mediante diferencias estacionales en la circunferencia del tallo, que después de la caída de las hojas ocurre un periodo de rehidratación, debido a una reducción en la pérdida de agua por transpiración y a la posible absorción de humedad remanente en el suelo (Borchert 1980). En este caso la fragmentación del hábitat puede tener un efecto directo sobre el adelanto en la floración, al aumentar el estrés hídrico vía la disminución en la humedad en el suelo en sitios de bosque fragmentado (Kapos 1989; Maass *et al.* 1988). Borchert (1994) comparó la fenología de sitios con distintos niveles de humedad en el suelo, encontrando que la fenología de *S. purpurea* es altamente sensible a cambios en la humedad del suelo, retrasándose la caída de las hojas y la floración en sitios con mayor humedad, por lo que podemos inferir que en nuestros sitios de estudio la baja disponibilidad de agua podría promover la floración temprana. Estos resultados son similares a los encontrados en otros árboles tropicales (Herrerías-Diego *et al.* 2006; Athayde & Morellato 2014) en los que se sugiere que variables como la humedad en el suelo y el aumento en las temperaturas respectivamente, promoverían el adelanto en la floración. Diferencias en la fenología entre poblaciones son de especial interés, ya que como se ha propuesto, los fragmentos de bosque pueden ser reservorios de la diversidad genética (Nason & Hamrick 1997) y funcionar como puentes en el movimiento de polen y semillas entre fragmentos (Levin 1995; Aldrich & Hamrick 1998; Dick 2001; White *et al.* 2002). Sin embargo, de existir factores como adelantos en el inicio de la floración en ciertas sitios o bajos niveles de traslape en la floración entre condiciones de hábitat, como los encontrados en este trabajo, la probabilidad de intercambio de genes en un evento reproductivo, entre sitios de bosque continuo y fragmentado sería baja.

En plantas con exocruzamiento obligado un factor limitante para que ocurra la fecundación y el intercambio de genes es la presencia de polinizadores. El trabajo confirma lo propuesto por Bullock (1994) acerca de que la polinización en *S. purpurea* es facilitada por insectos. Los datos de este trabajo muestran que abejas, particularmente las de la sub-familia Meliponinae, son hasta dos veces mas frecuentes que el resto de los visitantes. Es

importante considerar que, en este caso, los visitantes florales generalistas como las moscas podrían jugar más un papel de robadores de néctar que de polinizadores, igual que otros visitantes como colibríes que por su tamaño, no tienen contacto efectivo con los órganos reproductivos y sólo toman el néctar en plantas de ambos sexos. Se encontró además que los árboles masculinos son visitados significativamente en mayor frecuencia que los árboles femeninos, posiblemente asociado con dos factores: Primero, la producción de flores por inflorescencia e inflorescencias por rama es mayor en los árboles masculinos que en los árboles femeninos, por lo que la diferencia en la tasa de visitas puede estar relacionada con una mayor atracción promovida por un mayor despliegue floral (Bawa 1980; Armstrong & Irvine 1989; House 1992; Osunkoya 1999). Segundo, la recompensa ofrecida, ya que los árboles masculinos además de producir néctar producen polen. El polen además de funcionar como medio de transporte de los gametos masculinos, es un importante recurso para los polinizadores. La tendencia de una mayor visita de abejas a las flores, las cuales pueden coleccionar ambos recursos florales y en algunos casos polen en mayor medida (Roubik 1989), puede ser la causa del mayor número de visitas hacia las plantas masculinas.

En otros trabajos se ha demostrado que la fragmentación tiene efectos negativos sobre la riqueza y abundancia de abejas y otros grupos de polinizadores (Winfrey *et al.* 2009; Winfrey *et al.* 2011). En este trabajo encontramos que si bien no existen diferencias estadísticamente significativas, en la tasa de visitas entre condiciones de hábitat, sí encontramos una clara tendencia hacia una reducción en las visitas en sitios de bosque fragmentado, sobre todo en las realizadas por abejas. En otras especies de árboles tropicales se ha demostrado que la distancia entre fragmentos puede no ser una barrera para el movimiento de algunas abejas como *Apis mellifera* pero pueden serlo para otros grupos de abejas como para las de la sub-familia Meliponinae (Dick *et al.* 2003), a las cuales se les han atribuido menores capacidades de vuelo (Roubik & Aluja 1983). Además este grupo de abejas, que anidan principalmente en cavidades de árboles, están asociadas a fragmentos grandes con menor proporción de área de borde (Brosi *et al.* 2008). Esta reducción en la tasa de visitas puede tener efectos negativos directos sobre la producción de frutos. En este trabajo observamos un menor *fruit-set* en sitios de bosque fragmentado a pesar de una mayor producción de flores en estos sitios.

Se ha propuesto que una mayor producción de flores en árboles de bosques fragmentados puede estar relacionado con la recepción de mayores cantidades de luz en estos sitios, donde además la competencia por recursos puede disminuir posiblemente debido a una menor densidad de individuos (Wright & Schaik 1994; Fuchs *et al.* 2003; Herrerías-Diego *et al.* 2006). En *S. purpurea* Bullock (1991) comparó el gasto de carbohidratos no estructurales entre diferentes partes de la anatomía del árbol (tronco y ramas) y entre los periodos de crecimiento y reproducción. Observó que hay una alta acumulación de carbohidratos no estructurales en las ramas antes de la reproducción, además el gasto es mayor en estas que en el tronco, donde no hay un gasto aparente en este periodo (Bullock 1991). Entonces, en sitios con menor cobertura vegetal donde las copas de los árboles tienden a ser mas grandes y a tener un mayor número de ramas (Cristobal-Pérez Obs. pers.), es posible una mayor acumulación de recursos destinados a producir un mayor número de flores.

Sin embargo, la fragmentación del hábitat tiene efectos negativos sobre la producción de polen al nivel de flor. Es importante puntualizar que se desconoce la producción total de polen por planta, debido a que no se contabilizó la producción de flores totales a nivel de planta sin embargo, se puede inferir que debido a un mayor número de flores por inflorescencia e inflorescencias por rama, que los árboles de bosque fragmentado podrían producir, a nivel de planta, tanto o más polen que los de bosque continuo. En las plantas, el éxito reproductivo masculino, depende no sólo de un mayor despliegue y una mayor producción de gametos, sino de que estos logren alcanzar y fertilizar los órganos reproductivos femeninos. Como se describió anteriormente una limitación de polen mediada por bajas tasas de visitas en sitios de bosque fragmentado, puede ser la principal causa de disminuciones en el *fruit-set*, sin embargo otros factores pueden influir en tal disminución. Por ejemplo, otro factor esta relacionado con la calidad del polen recibido, por ejemplo en *Samanea saman*, Cascante *et al* (2000) encontraron que el número de granos de polen depositados en los estigmas de árboles aislados y de bosque continuo fueron similares, sin embargo el crecimiento de tubos polínicos en los árboles de bosque continuo fue mayor, indicando que el polen recibido por arboles aislados es mayormente auto-incompatible. En algunas especies la producción de frutos está relacionada positivamente con cargas de polen grandes y que provienen de un mayor número de donadores (p.ej.

Mirabilis jalapa: Niesenbaum 1992, *Cucurbita pepo*: Winsor *et al.* 1987, *Costus allenii*: Schemske & Pautler 1984, *Paquira quinata*: Quesada *et al.* 2001). En fragmentos de bosque el polen recibido por las árboles femeninos puede provenir en mayor grado de árboles masculinos creciendo dentro del mismo parche con los que pueden estar cercanamente emparentadas (Rasmussen & Brødsgaard 1992), aumentando la posibilidad de cruces endogámicos con polen de árboles cercanamente emparentados. Además es importante la cantidad de recursos necesarios para producir un fruto. En plantas dioicas los árboles femeninos podrían sufrir mayores costos en la reproducción debido a que además de producir flores deben tener los recursos necesarios para producir frutos (Delph 1999; Obeso 2002 pero ver Avila-Sakar & Romanow 2012). De acuerdo a los datos obtenidos, los árboles femeninos del bosque fragmentado podrían emplear más recursos en la producción de flores, quedando limitadas de estos para la producción de frutos. Existe evidencia en otras especies que la producción de frutos puede estar limitada más por la cantidad de recursos que por la cantidad de flores o limitación de polen (Lloyd 1980; Stephenson 1981; Fuchs *et al.* 2003).

Es importante considerar la capacidad de *S. purpurea* de producir frutos en ausencia de polen. La apomixis es un mecanismo que se ha reportado en más de 300 especies de plantas que incluyen 35 familias (Koltunow *et al.* 1995). Esta vía de producción de frutos ha sido reportada en otros árboles tropicales como en especies de la familia DIPTEROCARPACEAE (Kaur *et al.* 1986), en especies del género *Garcinia* (CLUSIACEAE) (Pangsuban *et al.* 2009), además en especies de importancia agronómica como Cítricos (*Citrus spp.*) (García *et al.* 1999) y Mangos (*Mangifera indica*) (López-Valenzuela *et al.* 1997; Aron *et al.* 1998). En este trabajo los ocho árboles que produjeron frutos por esta vía se encontraban en fragmentos de bosque, de los cuales siete crecían en medio de campos agrícolas. Esto puede ser debido a limitaciones por polen asociados a una menor tasa de visitas en estos sitios. Son necesarios trabajos que respondan preguntas como, qué tan distribuido está este mecanismo en las poblaciones de *S. purpurea*, cuál es la tasa de germinación y establecimiento de estas semillas en condiciones naturales, cuántos individuos reproductivos de las poblaciones naturales fueron producidos por esta vía, que permitan responder a qué grado este mecanismo representa una estrategia reproductiva en este tipo de ambientes.

Por último, son necesarios trabajos a nivel genético, que permitan conocer la diversidad genética de las poblaciones estudiadas, los niveles de flujo génico dentro y entre poblaciones y el número efectivo de donadores de polen, que complementen la información ecológica aquí presentada y que permitan generar estrategias de conservación de las poblaciones naturales de *S. purpurea*.

CONCLUSIONES

En *Spondias purpurea*, la fragmentación no ha provocado cambios en las proporciones sexuales. Las proporciones sexuales, no son estadísticamente diferentes de la proporción 1:1 en B. continuo y B. fragmentado.

La modificación del hábitat afecta los patrones fenológicos en esta especie. Los árboles de Bosque fragmentado florecen antes que los de Bosque continuo provocando un posible aislamiento temporal entre condiciones de hábitat como lo demuestran los bajos índices de traslape.

Los árboles masculinos reciben más visitas que los femeninos y esta tendencia se mantiene entre condiciones de hábitat.

La fragmentación del hábitat tiene efectos negativos sobre la tasa de visitas realizada por polinizadores potenciales (abejas y avispas) en *S. purpurea*.

Los árboles masculinos de sitios de bosque fragmentado tienen una mayor producción de flores e inflorescencias masculinas, sin embargo tienen una menor producción de polen por flor.

Los árboles femeninos de sitios de bosque fragmentado tienen una mayor producción de flores sin embargo, tienen un menor fruit-set.

Se detectó la presencia de apomixis en esta especie la cual puede estar asociada a limitación de polen.

LITERATURA CITADA

- ACKERLY, D. D., J. M. RANKIN-DE-MERONA, AND W. A. RODRIGUES, 1990a. Tree Densities and Sex Ratios in Breeding Populations of Dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *J. Trop. Ecol.* 6: 239–248.
- ACKERLY, D. D., J. M. RANKIN-DE-MERONA, AND W. A. RODRIGUES, 1990b. Tree Densities and Sex Ratios in Breeding Populations of Dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *J. Trop. Ecol.* 6: 239–248.
- AGUILAR, R., L. ASHWORTH, L. GALETTO, AND M. A. AIZEN, 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9: 968–980.
- AGUILAR, R., AND L. GALETTO, 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138: 513–520.
- AGUILAR, R., M. QUESADA, L. ASHWORTH, Y. HERRERIAS-DIEGO, AND J. LOBO, 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Mol. Ecol.* 17: 5177–5188.
- AIZEN, M. A., AND P. FEINSINGER, 1994a. Forest Fragmentation, Pollination, and Plant Reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75: 330–351.
- AIZEN, M. A., AND P. FEINSINGER, 1994b. Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine “Chaco Serrano.” *Ecol. Appl.* 4: 378–392.
- ALDRICH, P. R., AND J. L. HAMRICK, 1998. Reproductive Dominance of Pasture Trees in a Fragmented Tropical Forest Mosaic. *Science* 281: 103–105.
- ALLEN, G. A., AND J. A. ANTOS, 1988. Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia* 76: 111–118.
- AMORIM, F. W., C. MENDES-RODRIGUES, P. K. MARUYAMA, AND P. E. OLIVEIRA, 2011. Sexual ratio and floral biology of the dioecious *Neea theifera* Oerst. (Nyctaginaceae) in a cerrado rupestre of central Brazil. *Acta Bot. Bras.* 25: 785–792.
- ANDRÉN, H., 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos* 71: 355–366.
- ARMSTRONG, J. E., AND A. K. IRVINE, 1989a. Flowering, Sex Ratios, Pollen-Ovule Ratios, Fruit Set, and Reproductive Effort of a Dioecious Tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in Two Different Rain Forest Communities. *Am. J. Bot.* 76: 74–85.
- ARMSTRONG, J. E., AND A. K. IRVINE, 1989b. Flowering, Sex Ratios, Pollen-Ovule Ratios, Fruit Set, and Reproductive Effort of a Dioecious Tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in Two Different Rain Forest Communities. *Am. J. Bot.* 76: 74–85.

- ARON, Y., S. GAZIT, H. CZOSNEK, AND C. DEGANI, 1998. Polyembryony in Mango (*Mangifera indica* L.) Is Controlled by a Single Dominant Gene. *HortScience* 33: 1241–1242.
- ATHAYDE, E. A., AND L. P. C. MORELLATO, 2014. Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a cerrado savanna tree. *Int. J. Biometeorol.* 58: 443–454.
- AVILA-SAKAR, G., AND C. A. ROMANOW, 2012. Divergence in Defence against Herbivores between Males and Females of Dioecious Plant Species. *Int. J. Evol. Biol.* 2012: 1–16
- BARAJAS-MORALES, J. Y C. LEÓN-GÓMEZ. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. *Publicaciones Especiales 1*. UNAM. México
- BAWA, K. S., 1980. Evolution of Dioecy in Flowering Plants. *Annu. 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., D. R. PERRY, AND J. H. BEACH, 1985. Reproductive Biology of Tropical Lowland Rain Forest Trees. I. Sexual Systems and Incompatibility Mechanisms. *Am. J. Bot.* 72: 331–345.
- BIERREGAARD, R. O., T. E. LOVEJOY, V. KAPOS, A. A. DOS SANTOS, AND R. W. HUTCHINGS, 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *BioScience* 42: 859–866.
- BORCHERT, R., 1980. Phenology and Ecophysiology of Tropical Trees: *Erythrina Poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61: 1065.
- BORCHERT, R., 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75: 1437–1449.
- BORCHERT, R., S. A. MEYER, R. S. FELGER, AND L. PORTER-BOLLAND, 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13: 409–425.
- BROSI, B. J., G. C. DAILY, T. M. SHIH, F. OVIEDO, AND G. DURÁN, 2008a. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *J. Appl. Ecol.* 45: 773–783.
- BROSI, B. J., G. C. DAILY, T. M. SHIH, F. OVIEDO, AND G. DURÁN, 2008b. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *J. Appl. Ecol.* 45: 773–783.

- BRUNA, E. M., 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235–243.
- BULLOCK, S., 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Meteorol. Atmospheric Phys.* 36: 297–316.
- BULLOCK, S. H., 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree *Compsonera sprucei*. *Oecologia* 55: 238–242.
- BULLOCK, S. H., 1985. Breeding Systems in the Flora of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287–301.
- BULLOCK, S. H., 1991. Seasonal Differences in Nonstructural Carbohydrates in Two Dioecious Monsoon-Climate Trees. *Biotropica* 24: 140–145.
- BULLOCK, S. H., 1992. Seasonal Differences in Nonstructural Carbohydrates in Two Dioecious Monsoon-Climate Trees. *Biotropica* 24: 140.
- BULLOCK, S. H., 1994. Wind Pollination of Neotropical Dioecious Trees. *Biotropica* 26: 172–179.
- BULLOCK, S. H., AND K. S. BAWA, 1981. Sexual Dimorphism and the Annual Flowering Pattern in *Jacaratia Dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican Rain Forest. *Ecology* 62: 1494–1504.
- BULLOCK, S. H., J. H. BEACH, AND K. S. BAWA, 1983. Episodic Flowering and Sexual Dimorphism in *Guarea Rhopalocarpa* in a Costa Rican Rain Forest. *Ecology* 64: 851–861.
- BULLOCK, S. H., AND J. A. SOLIS-MAGALLANES, 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22–35.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J. J. LOBO, AND E. A. FUCHS, 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv. Biol.* 16: 137–147.
- CHEN, J., J. F. FRANKLIN, AND T. A. SPIES, 1995. Growing-Season Microclimatic Gradients from Clearcut Edges into Old-Growth Douglas-Fir Forests. *Ecol. Appl.* 5: 74.
- DEFRIES, R. S., J. A. FOLEY, AND G. P. ASNER, 2004. Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Front. Ecol. Environ.* 2: 249–257.
- DELPH, L. F., 1999. Sexual Dimorphism in Life History. *In* P. D. M. A. Geber, P. D. T. E. Dawson, and P. D. L. F. Delph (Eds.) *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. pp. 149–173.
- DICK, C. W., 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268: 2391–2396.

- DICK, C. W., G. ETCHELECU, AND F. AUSTERLITZ, 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol. Ecol.* 12: 753–764.
- DICK, C. W., O. J. HARDY, F. A. JONES, AND R. J. PETIT, 2008. Spatial Scales of Pollen and Seed-Mediated Gene Flow in Tropical Rain Forest Trees. *Trop. Plant Biol.* 1: 20–33.
- DIDHAM, R. K., 2001. Ecological Consequences of Habitat Fragmentation. *In* eLS. John Wiley & Sons, Ltd.
- DIDHAM, R. K., J. GHAZOUL, N. E. STORK, AND A. J. DAVIS, 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol. Evol.* 11: 255–260.
- DIDHAM, R. K., AND J. H. LAWTON, 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica* 31: 17–30.
- FAHRIG, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- FIELD, D. L., M. PICKUP, AND S. C. H. BARRETT, 2013. Comparative Analyses of Sex-Ratio Variation in Dioecious Flowering Plants. *Evolution* 67: 661–672.
- FISHER, R. A. The genetical theory of natural selection. 1930.
- FOLEY, J. A., R. DEFRIES, G. P. ASNER, C. BARFORD, G. BONAN, S. R. CARPENTER, F. S. CHAPIN, M. T. COE, G. C. DAILY, H. K. GIBBS, J. H. HELKOWSKI, T. HOLLOWAY, E. A. HOWARD, C. J. KUCHARIK, C. MONFREDA, J. A. PATZ, I. C. PRENTICE, N. RAMANKUTTY, AND P. K. SNYDER, 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309: 570–574.
- FORERO-MONTAÑA, J., J. K. ZIMMERMAN, AND J. THOMPSON, 2010. Population structure, growth rates and spatial distribution of two dioecious tree species in a wet forest in Puerto Rico. *J. Trop. Ecol.* 26: 433–443.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- FUCHS, E. J., J. A. LOBO, AND M. QUESADA, 2003. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv. Biol.* 17: 149–157.
- GAO, J., S. A. QUEENBOROUGH, J. P. CHAI, AND OTHERS, 2012. Flowering sex ratios and spatial distribution of dioecious trees in a South-east Asian tropical seasonal forest. *Jour. Trop. For. Sci.*, 517-527.

- GARCÍA, R., M. J. ASÍNS, J. FORNER, AND E. A. CARBONELL, 1999. Genetic analysis of apomixis in *Citrus* and *Poncirus* by molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* 99: 511–518.
- GHAZOUL, J., 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biol. Rev.* 80: 413–443.
- GHAZOUL, J., K. A. LISTON, AND T. J. B. BOYLE, 1998. Disturbance-Induced Density-Dependent Seed Set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a Tropical Forest Tree. *J. Ecol.* 86: 462–473.
- GHAZOUL, J., AND R. U. SHAANKER, 2004. Sex in Space: A Synthesis. *Biotropica* 36: 180–183.
- GIBBS, H. K., A. S. RUESCH, F. ACHARD, M. K. CLAYTON, P. HOLMGREN, N. RAMANKUTTY, AND J. A. FOLEY, 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107: 16732–16737.
- HAMRICK, J. L., AND D. A. MURAWSKI, 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biol.* 5: 157–165.
- HANSEN, M. C., P. V. POTAPOV, R. MOORE, M. HANCHER, S. A. TURUBANOVA, A. TYUKAVINA, D. THAU, S. V. STEHMAN, S. J. GOETZ, T. R. LOVELAND, A. KOMMAREDDY, A. EGOROV, L. CHINI, C. O. JUSTICE, AND J. R. G. TOWNSHEND, 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850–853.
- HERRERÍAS-DIEGO, Y., M. QUESADA, K. E. STONER, AND J. A. LOBO, 2006. Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conserv. Biol.* 20: 1111–1120.
- HONNAY, O., H. JACQUEMYN, B. BOSSUYT, AND M. HERMY, 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytol.* 166: 723–736.
- HOUSE, S. M., 1992. Population Density and Fruit Set in Three Dioecious Tree Species in Australian Tropical Rain Forest. *J. Ecol.* 80: 57–69.
- HOUSE, S. M., 1993. Pollination Success in a Population of Dioecious Rain Forest Trees. *Oecologia* 96: 555–561.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G., AND K. OYAMA, 1992. Ecological Correlates of Reproductive Traits of Mexican Rain Forest Trees. *Am. J. Bot.* 79: 383–394.
- JHA, S., AND C. W. DICK, 2010. Native bees mediate long-distance pollen dispersal in a shade coffee landscape mosaic. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107: 13760–13764.

- KAPOS, V., 1989. Effects of Isolation on the Water Status of Forest Patches in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 5: 173–185.
- KAUR, A., K. JONG, V. E. SANDS, AND E. SOEPADMO, 1986. Cytoembryology of some Malaysian dipterocarps, with some evidence of apomixis. *Bot. J. Linn. Soc.* 92: 75–88.
- KOLTUNOW, A. M., R. A. BICKNELL, AND A. M. CHAUDHURY, 1995. Apomixis: molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. *Plant Physiol.* 108: 1345.
- LENZA, E., AND P. E. OLIVEIRA, 2005. Reproductive biology of *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), a dioecious species, in a gallery forest of Triângulo Mineiro, Brazil. *Braz. J. Bot.* 28: 179–190.
- LEVIN, D. A., 1995. Plant Outliers: An Ecogenetic Perspective. *Am. Nat.* 145: 109–118.
- LLOYD, D. G., AND C. J. WEBB, 1977. Secondary sex characters in plants. *Bot. Rev.* 177–216.
- LOBO, J. A., M. QUESADA, K. E. STONER, E. J. FUCHS, Y. HERRERÍAS-DIEGO, J. ROJAS, AND G. SABORÍO, 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *Am. J. Bot.* 90: 1054–1063.
- LÓPEZ-VALENZUELA, J. A., O. MARTÍNEZ, AND O. PAREDES-LÓPEZ, 1997. Geographic Differentiation and Embryo Type Identification in *Mangifera indica* L. Cultivars Using RAPD Markers. *HortScience* 32: 1105–1108.
- LOWE, A. J., D. BOSHIER, M. WARD, C. F. E. BACLES, AND C. NAVARRO, 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255–273.
- MAASS, J. M., C. F. JORDAN, AND J. SARUKHAN, 1988. Soil Erosion and Nutrient Losses in Seasonal Tropical Agroecosystems Under Various Management Techniques. *J. Appl. Ecol.* 25: 595–607.
- MACK, A. L., 1997. Spatial Distribution, Fruit Production and Seed Removal of a Rare, Dioecious Canopy Tree Species (*Aglaia* aff. *Flavida* Merr. et Perr.) in Papua New Guinea. *J. Trop. Ecol.* 13: 305–316.
- MANDUJANO, S., S. GALLINA, AND S. H. BULLOCK, 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in México. *Rev. Biol. Trop.* 42: 107–114.
- MARKL, J. S., M. SCHLEUNING, P. M. FORGET, P. JORDANO, J. E. LAMBERT, A. TRAVESET, S. J. WRIGHT, AND K. BÖHNING-GAESE, 2012. Meta-Analysis of the Effects of Human Disturbance on Seed Dispersal by Animals. *Conserv. Biol.* 26: 1072–1081.

- MCCONKEY, K. R., S. PRASAD, R. T. CORLETT, A. CAMPOS-ARCEIZ, J. F. BRODIE, H. ROGERS, AND L. SANTAMARIA, 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biol. Conserv.* 146: 1–13.
- MELAMPY, M. N., AND H. F. HOWE, 1977. Sex Ratio in the Tropical Tree *Triplaris americana* (Polygonaceae). *Evolution* 31: 867–872.
- MILLER, A., 2011. Spondias. In C. Kole (Ed.) *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. pp. 203–212, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- MILLER, A., AND B. SCHAAL, 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102: 12801–12806.
- MIX, C., F. XAVIER PICÓ, J. M. VAN GROENENDAEL, AND N. JOOP OUBORG, 2006. Inbreeding and soil conditions affect dispersal and components of performance of two plant species in fragmented landscapes. *Basic Appl. Ecol.* 7: 59–69.
- MORELLATO, L. P. C., 2004. Phenology, Sex Ratio, and Spatial Distribution Among Dioecious Species of *Trichilia* (Meliaceae). *Plant Biol.* 6: 491–497.
- MURPHY, P. G., AND A. E. LUGO, 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67–88.
- MURREN, C. J., 2002. Effects of Habitat Fragmentation on Pollination: Pollinators, Pollinia Viability and Reproductive Success. *J. Ecol.* 90: 100–107.
- NASON, J. D., AND J. L. HAMRICK, 1997. Reproductive and Genetic Consequences of Forest Fragmentation: Two Case Studies of Neotropical Canopy Trees. *J. Hered.* 88: 264–276.
- NEWSTROM, L. E., G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER, 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141–159.
- NICOTRA, A. B., 1998. Sex ratio variation and spatial distribution of *Siparuna grandiflora*, a tropical dioecious shrub. *Oecologia* 115: 102–113.
- NIESENBAUM, R. A., 1992. Sex Ratio, Components of Reproduction, and Pollen Deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Am. J. Bot.* 79: 495–500.
- OBESO, J. R., 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytol.* 155: 321–348.
- OPLER, P. A., AND K. S. BAWA, 1978. Sex Ratios in Tropical Forest Trees. *Evolution* 32: 812–821.
- OSUNKOYA, O. O., 1999a. Population structure and breeding biology in relation to conservation in the dioecious *Gardenia actinocarpa* (Rubiaceae) – a rare shrub of North Queensland rainforest. *Biol. Conserv.* 88: 347–359.

- OTÁROLA, M. F., M. SAZIMA, AND V. N. SOLFERINI, 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. *Ecol. Evol.* 3: 3536–3544.
- PANGSUBAN, S., N. BAMROONGRUGSA, K. KANCHANAPOOM, AND C. NUALSRI, 2009. Facultative apomixis in *Garcinia atroviridis* (Clusiaceae) and effects of different pollination regimes on reproductive success. *Trop. Life Sci. Res.* 20: 89.
- PAVÓN, N. P., AND I. DE LUNA RAMÍREZ, 2008. Sex ratio, size distribution and nitrogen resorption in the dioecious tree species *Bursera morelensis* (Burseraceae). *J. Trop. Ecol.* 24.
- PIANKA, E. R., 1973. The Structure of Lizard Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53–74.
- PENNINGTON, T.D., Y J. SARUKHÁN. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 2a. ed. UNAM-FCE, México.
- PIMENTA-BARRIOS, E., AND B. C. RAMÍREZ-HERNÁNDEZ, 2003. Phenology, Growth, and Response to Light of Ciruela Mexicana (*Spondias purpurea* L., Anacardiaceae). *Econ. Bot.* 57: 481–490.
- POTTS, S. G., J. C. BIESMEIJER, C. KREMEN, P. NEUMANN, O. SCHWEIGER, AND W. E. KUNIN, 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25: 345–353.
- QUEENBOROUGH, S. A., D. F. R. P. BURSLEM, N. C. GARWOOD, AND R. VALENCIA, 2007. Determinants of biased sex ratios and inter-sex costs of reproduction in dioecious tropical forest trees. *Am. J. Bot.* 94: 67–78.
- QUESADA, M., E. J. FUCHS, AND J. A. LOBO, 2001. Pollen load size, reproductive success, and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Am. J. Bot.* 88: 2113–2118.
- QUESADA, M., K. E. STONER, V. ROSAS-GUERRERO, C. PALACIOS-GUEVARA, AND J. A. LOBO, 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400–406.
- RASMUSSEN, I. R., AND B. BRØDSGAARD, 1992. Gene flow inferred from seed dispersal and pollinator behaviour compared to DNA analysis of restriction site variation in a patchy population of *Lotus corniculatus* L. *Oecologia* 89: 277–283.
- REICH, P. B., AND R. BORCHERT, 1984. Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 61–74.

- RIBA-HERNÁNDEZ, P., J. L. SEGURA, E. J. FUCHS, AND J. MOREIRA, 2014. Population and genetic structure of two dioecious timber species *Virola surinamensis* and *Virola koschnyi* (Myristicaceae) in southwestern Costa Rica. *For. Ecol. Manag.* 323: 168–176.
- RICHTER, M. R., 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 121–150.
- ROCHA, O. J., AND G. AGUILAR, 2001. Reproductive Biology of the Dry Forest Tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica: A Comparison between Trees Left in Pastures and Trees in Continuous Forest. *Am. J. Bot.* 88: 1607–1614.
- ROJAS-SANDOVAL, J., J. A. LOBO, AND M. QUESADA, 2008. Phenological patterns and reproductive success of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in tropical dry and wet forests of Costa Rica. *Rev Chil Hist Nat* 81: 443–454.
- ROUBIK, D. W., AND M. ALUJA, 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *J. Kans. Entomol. Soc.* 217–222.
- RZEDOWSKI, J., L. 1978. *La vegetación de México*. Limusa. México.
- SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A., M. QUESADA, P. CUEVAS-REYES, A. CASTILLO, AND G. SÁNCHEZ-MONTOYA, 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *For. Ecol. Manag.* 258: 907–912.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, AND C. R. MARGULES, 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conserv. Biol.* 5: 18–32.
- SCHEMSKE, D. W., AND L. P. PAUTLER, 1984. The effects of pollen composition on fitness components in a neotropical herb. *Oecologia* 62: 31–36.
- SOMANATHAN, H., AND R. M. BORGES, 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biol. Conserv.* 94: 243–256.
- SORK, V. L., J. NASON, D. R. CAMPBELL, J. F. FERNANDEZ, V. L. SORK, J. NASON, D. R. CAMPBELL, J. F. FERNANDEZ, V. L. SORK, J. NASON, D. R. CAMPBELL, J. F. FERNANDEZ, V. L. SORK, J. NASON, D. R. CAMPBELL, AND J. F. FERNANDEZ, 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends Ecol. Evol.* 14: 219–224.
- STACY, E. A., J. L. HAMRICK, J. D. NASON, S. P. HUBBELL, R. B. FOSTER, AND R. CONDIT, 1996. Pollen Dispersal in Low-Density Populations of Three Neotropical Tree Species. *Am. Nat.* 148: 275–298.
- STEPHENSON, A. G., 1981. Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253–279.

- THOMAS, S. C., AND J. V. LAFRANKIE, 1993. Sex, Size and Interyear Variation in Flowering Among Dioecious Trees of the Malayan Rain Forest. *Ecology* 74: 1529–1537.
- THOMPSON, J. D., 2001. How Do Visitation Patterns Vary among Pollinators in Relation to Floral Display and Floral Design in a Generalist Pollination System? *Oecologia* 126: 386–394.
- TSCHARNTKE, T., AND R. BRANDL, 2004. Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes. *Annu. Rev. Entomol.* 49: 405–430.
- URIBE-MÚ, C. A., AND M. QUESADA, 2006. Preferences, patterns and consequences of branch removal on the dioecious tropical tree *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) by the insect borer *Oncideres albomarginata chamela* (Cerambycidae). *Oikos* 112: 691–697.
- VAMOSI, J. C., AND S. M. VAMOSI, 2004. The Role of Diversification in Causing the Correlates of Dioecy. *Evolution* 58: 723–731.
- WHEELWRIGHT, N. T., AND A. BRUNEAU, 1992. Population Sex Ratios and Spatial Distribution of *Ocotea tenera* (Lauraceae) Trees in a Tropical Forest. *J. Ecol.* 80: 425–432.
- WHITE, G. M., D. H. BOSHIER, AND W. POWELL, 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 2038–2042.
- WILCOCK, C., AND R. NEILAND, 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends Plant Sci.* 7: 270–277.
- WINFREE, R., R. AGUILAR, D. P. VÁZQUEZ, G. LEBUHN, AND M. A. AIZEN, 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068–2076.
- WINFREE, R., I. BARTOMEUS, AND D. P. CARIVEAU, 2011. Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 1–22.
- WINSOR, J. A., L. E. DAVIS, AND A. G. STEPHENSON, 1987. The Relationship between Pollen Load and Fruit Maturation and the Effect of Pollen Load on Offspring Vigor in *Cucurbita pepo*. *Am. Nat.* 129: 643–656.
- WRIGHT, S. J., AND C. P. VAN SCHAIK, 1994. Light and the Phenology of Tropical Trees. *Am. Nat.* 143: 192–199.
- YOUNG, A., T. BOYLE, AND T. BROWN, 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11: 413–418.
- YU, L., AND J. LU, 2011. Does Landscape Fragmentation Influence Sex Ratio of Dioecious Plants? A Case Study of *Pistacia chinensis* in the Thousand-Island Lake Region of China. *PLoS ONE* 6: e22903.

