

00322
147



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

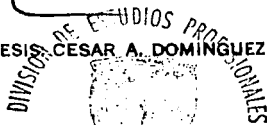
FACULTAD DE CIENCIAS

DETERMINANTES GENETICOS Y ECOLOGICOS DE LA FERTILIDAD FEMENINA DE Erythroxyllum havanense: UNA ESPECIE CON ESTERILIDAD MASCULINA ASOCIADA AL MORFO THRUM

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :
JESSICA PEREZ ALQUICIRA



DIRECTOR DE TESIS CESAR A. DOMÍNGUEZ PEREZ TEJADA



MEXICO D.F.

2003

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

A



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 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.

PAGINACIÓN
DISCONTINUA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE CUBA
CUBA

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Determinantes genéticos y ecológicos de la fertilidad femenina de Erythroxyllum havanense: una especie con esterilidad masculina asociada al morfo Thrum"

realizado por Jessica Pérez Alquicira

con número de cuenta 9657681-0 , quién cubrió los créditos de la carrera de

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdes

Suplente

Dr. Juan Fornoni Agnelli

Suplente

Dr. Zenón Cano Santana

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. César Domínguez agradezco su dedicación y paciencia para la conclusión de mi tesis. Gracias por toda la ayuda que siempre me ha brindado. Y sobre todo, muchas gracias por sus enseñanzas, las cuales son indispensables para mi formación.

A mis sinodales, Tere Valverde, Rodolfo Dirzo, Juan Fornoni y Zenón Cano, gracias por hacerme ver lo invisible.

A mi mamá Yolanda Alquicira y a mi papá Francisco Pérez, no se cómo expresarles mi infinita gratitud. La conclusión de mi carrera es resultado de su enorme esfuerzo.

A mi hermano Hugo, gracias por hacerme pasar momentos tan divertidos.

Al resto de mi familia, agradezco todo su apoyo.

A mis amigos Nayeli, Joselyn, Armando, Hugo, Alejandro, Nelson, Paul, Ricardo, Maru, Silvia, Vero, Laura, Cynthia, Judith, Dyala, gracias por su compañía en momentos difíciles y por hacerme disfrutar la vida e intensificar mis emociones. En especial quiero agradecer a Hugo el enorme apoyo que me ha brindado y las largas horas de discusión.

A mis compañeros del laboratorio, Fernando, Eli, Betsa, Luckys, Lalo, Lau, Sergio, Verito, Hana, Poncho, Carmina, César, Armando, Vale, Rubick, Martha, Gabriel, Amadeo, Paula, Luis, estoy agradecida por sus consejos y por hacer más divertida la vida en el lab.

Agradezco a Fernando, César, Martha y Karina por ayudarme a tomar los datos de campo.

A Raulito por sus asesorías en estadística y por su amistad.

También estoy muy agradecida por la ayuda económica que me brindó el programa de becas del PAPIIT y PROBETEL, UNAM.

INDICE

RESUMEN	I
PRESENTACIÓN	1
INTRODUCCIÓN	4
El sistema reproductivo heterostílico	4
Evolución de la heterostilia hacia otros sistemas reproductivos	6
Conflictos intragenómicos, esterilidad masculina y la evolución de los sistemas reproductivos	8
La influencia de los factores ecológicos	11
OBJETIVOS	13
ESPECIE DE ESTUDIO	14
SITIO DE ESTUDIO	15
MATERIALES Y MÉTODOS	16
Tamaño	16
Distribución espacial	16
Estimación de la esterilidad masculina	18
Fenología de la floración y fructificación	19
Índice de sincronía en la floración	19
RESULTADOS	21
Variación en el tamaño y producción de flores y frutos entre plantas y las diferencias entre los morfos florales	21
Variación en los niveles de esterilidad masculina entre los morfos florales	25
Determinantes genéticos y ecológicos de la fecundidad de <i>E. havanense</i>	27
DISCUSIÓN	40
LITERATURA CITADA	45

RESUMEN

En este trabajo se evaluó la relación de algunos factores genéticos (morfo y esterilidad masculina) y ecológicos (sincronía en la floración, tamaño de las plantas [número de flores] y distribución espacial) en la reproducción femenina de *Erythroxylum havanense*. Los resultados de este estudio mostraron que la reproducción femenina en *E. havanense* está siendo afectada principalmente por el número de flores y por la interacción de las flores con la sincronía en la floración y la esterilidad masculina. De esta manera la selección natural favorece valores altos de estas tres variables. En el caso de la distancia entre las plantas no se encontró que esta variable fuera relevante en la producción de frutos maduros.

También se evaluó la calidad de la progenie (peso de las semillas, porcentaje de germinación y velocidad de germinación) de las plantas con el fin de conocer si en los individuos más estériles existía reasignación de recursos a la reproducción femenina como resultado del ahorro de recursos no invertidos en el polen. Los resultados no mostraron evidencia a favor de esta idea.

A nivel de morfo no se encontraron diferencias en la producción de frutos maduros, sin embargo la interacción significativa del morfo y las flores indicó que el morfo Thrum produce una mayor cantidad de frutos que el morfo Pin cuando las plantas a su vez producen muchas flores. Este resultado, aunado a la mayor esterilidad masculina del morfo Thrum, sugiere un proceso de especialización en las funciones sexuales, en donde el morfo Thrum tiene un mayor éxito en la función femenina y es posible que el morfo Pin desempeñe una mejor función por la vía masculina debido a que presenta menores niveles de esterilidad masculina, sin embargo es de crucial importancia evaluar la adecuación masculina en los morfos para confirmar esta idea.

**Determinantes genéticos y ecológicos de la fertilidad femenina de
Erythroxyllum havanense: una especie con esterilidad masculina
asociada al morfo Thrum**

PRESENTACIÓN

Erythroxyllum havanense (Erythroxyllaceae) es una especie heterostílica caracterizada por presentar dos morfos florales: Pin (plantas con flores de estilos largos y estambres cortos) y Thrum (plantas con flores de estilos cortos y estambres largos). Aunado a este polimorfismo en el tamaño de estilos y estambres existe un sistema de incompatibilidad esporofítico que impide la autofecundación y la fecundación entre individuos del mismo morfo.

Estudios embriológicos realizados en esta especie han mostrado la presencia de esterilidad masculina (EM) parcial, siendo mayor en el morfo Thrum (Domínguez, 1997). Este resultado ha sido apoyado por cultivos *in vitro*, en donde se muestra que el porcentaje de esterilidad es mayor en el morfo Thrum. Sin embargo, no en todas las poblaciones se ha observado este mismo patrón. Por ejemplo, Cuevas (2000) encontró que en algunos casos no hay diferencias entre morfos.

Se ha propuesto que la EM en *E. havanense* tiene una base genética núcleo-citoplasmática debido a la presencia de atributos que se han asociado a las especies con este tipo de herencia (Frank, 1989). Uno de ellos es que en *E. havanense* se ha encontrado una alta diferenciación genética entre poblaciones, siendo un orden de magnitud mayor la diferenciación en *E. havanense* que con respecto a otras especies heterostílicas (Abarca, 2000). Otra característica es que existe una alta variación en el promedio de EM entre poblaciones. Cuevas (2000) encontró que el promedio máximo de germinación de polen fue del 46%, mientras el mínimo de 0.6%. Una prueba más es que las principales fallas del desarrollo del polen ocurren a nivel del tejido esporógeno y del tapetum, y esto mismo ha sido encontrado en la mayoría de las especies con esterilidad masculina núcleo-citoplasmática (EMC). Es interesante mencionar que *E. havanense* es la única especie heterostílica en donde se sugiere que la esterilidad tiene una base núcleo-citoplasmática.

Se ha sugerido que *E. havanense* se encuentra en un proceso de especialización de las funciones sexuales debido a que el morfo Thrum es el más estéril y a su vez produce casi el doble de semillas que el morfo Pin (Domínguez, 1990; Ávila-Sakar y Domínguez, 2000). Los modelos teóricos (Lewis, 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Van Damme y Van Damme, 1986; Maurice *et al.* 1993; Shultz, 1994) han planteado que la evolución al dioicismo a partir de una condición ginodioica podría ocurrir si los mutantes estériles producen más frutos que los individuos no estériles. Es por esto que uno de los objetivos principales del presente estudio es analizar la relación entre la EM y la fertilidad femenina. Este aspecto representa un parámetro importante en el destino evolutivo de las plantas con EM. Otro de los objetivos importantes de este trabajo es evaluar la importancia de algunos factores ecológicos en la fertilidad femenina y analizar de manera conjunta los factores ecológicos (tamaño, sincronía en la floración y distribución espacial) y genéticos (morfo y EM), con el fin de conocer cómo se modifica el papel que desempeña cada uno de estos factores en presencia de los demás. De esta manera se evalúa de qué forma los factores ecológicos podrían influir en la dinámica de la EM, ya que si estos factores diluyen el efecto de la esterilidad en la reproducción femenina entonces la evolución hacia la especialización de las funciones sexuales podría modificarse.

En la figura 1 se presentan las relaciones hipotéticas entre las variables ecológicas y genéticas y de su efecto sobre la fecundidad femenina en *E. havanense*. Se observa que el morfo y la EM son características que covarían (flecha con doble dirección), ya que los mayores niveles de esterilidad están asociados al morfo Thrum. Se propone que todas estas variables, a excepción de la distancia entre individuos del morfo contrario, pueden tener una relación positiva con la fertilidad femenina.

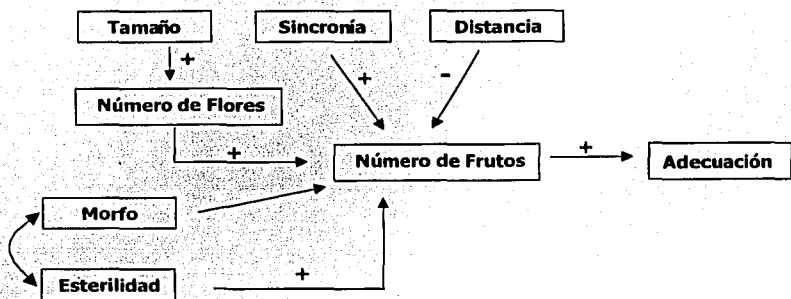


Figura 1. Esquema que representa el efecto de las variables ecológicas (tamaño de la planta, número de flores, sincronía en la floración y distancia entre individuos) y genéticas (morfo y esterilidad masculina) que pueden afectar la fertilidad femenina de las plantas (el signo + indica un efecto positivo y el signo - un efecto negativo). La flecha con doble dirección indica covariación entre las características.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas representa uno de los temas más fascinantes de la biología evolutiva. La reproducción es un componente fundamental en la historia de vida de los organismos y uno de los blancos más importantes de la selección natural (Darwin, 1877; ver Endler, 1986). Es por esta razón que la enorme gama de sistemas reproductivos que presentan las Angiospermas ha fascinado a los biólogos interesados en la evolución, por ejemplo, Darwin, 1877; Lloyd y Barrett, 1992, 1996; Wyatt, 1992; Geber, 1999). Esta variación ha sido interpretada como el resultado evolutivo de la selección natural, por lo que los sistemas reproductivos se conciben como adaptaciones a las diferentes presiones de selección que enfrentan las plantas (ver Endler, 1986).

El sistema de reproducción heterostílico

Uno de los sistemas reproductivos que más ha llamado la atención de los biólogos evolutivos es la heterostilia. Este sistema reproductivo se caracteriza por presentar un polimorfismo en la longitud relativa de los estilos y los estambres en flores hermafroditas. En las especies distílicas este polimorfismo está compuesto por dos morfos (Pin y Thrum), mientras que en las trístílicas se pueden encontrar tres variantes. En las plantas distílicas las flores del morfo Pin tienen estilos largos y estambres cortos, mientras que las flores del morfo Thrum tienen estilos cortos y estambres largos (Fig. 2). Con frecuencia existen diferencias entre el morfo Pin y el Thrum en el tamaño y el número de granos de polen, así como en la forma y el tamaño de la superficie estigmática. Asimismo, en algunas especies existen marcadas diferencias entre los morfos florales en la forma, el color, las ornamentaciones de la exina y la presencia de almidón en los granos de polen (Ganders, 1979; Barrett, 1992; Lloyd y Webb, 1992).

En la mayoría de las especies distílicas el dimorfismo floral está asociado con un sistema dialélico de incompatibilidad esporofítica que previene la autofertilización y la fertilización entre individuos del mismo morfo (Ganders, 1979; Lewis, 1982; Barret, 1992). Los genes que codifican el polimorfismo de las flores, el sistema de incompatibilidad y un conjunto de atributos accesorios del polen y los estigmas se encuentran en desequilibrio

de ligamiento en un supergene mantenido por la selección natural (Ganders 1979, Barret 1992). Este supergene tiene dos haplotipos, uno dominante asociado al morfo Thrum, y otro recesivo que codifica para el morfo Pin. Debido a que el sistema de incompatibilidad impide la producción de progenie en las cruzas homomórficas, sólo se forman dos tipos de cigotos, Ss y ss. Por esta razón, la proporción de los morfos en las poblaciones es comúnmente cercana 1:1.

La heterostilia se encuentra representada en 25 familias de Angiospermas y se piensa que se ha originado en al menos 23 eventos de evolución independientes (Ganders, 1979). Existen diferentes propuestas que explican el origen de la heterostilia. Una de ellas propone que la principal presión de selección fue el asegurar la fertilización entre estigmas y estambres que se encontraran al mismo nivel, de acuerdo a esta hipótesis el primer paso en la evolución de la heterostilia fue la hercogamia recíproca (Darwin, 1877; Lloyd y Webb, 1992). Por el contrario, otros autores proponen que primero evolucionó el sistema de incompatibilidad y posteriormente la hercogamia recíproca, de acuerdo a esta hipótesis la principal presión de selección fue el incrementar el entrecruzamiento (Charlesworth y Charlesworth, 1979).

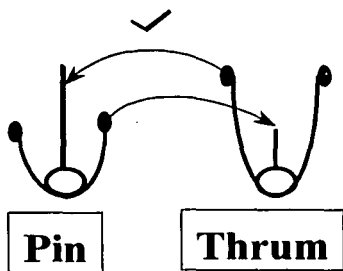


Figura 2. Representación de los dos morfos florales de las plantas distílicas (Pin y Thrum), así como de las cruzas compatibles.

Evolución de la heterostilia hacia otros sistemas reproductivos

Modelos ecológicos

La forma más frecuente de disolución de la heterostilia que se ha documentado es su evolución hacia la homostilia. Los individuos homostílicos se caracterizan por ser autocompatibles y tener los estigmas y las anteras al mismo nivel (Washitani *et al.*, 1994). Charlesworth y Charlesworth (1979) han sugerido que la disolución de la heterostilia, y por tanto la evolución de la homostilia, es el resultado de la recombinación del supergen de la heterostilia. Se ha planteado que los recombinantes homostílicos autocompatibles pueden esparcirse en las poblaciones si se cumplen las siguientes condiciones: 1) reducción en el número de semillas en las plantas autoincompatibles debido a la escasez de polinizadores, y 2) baja depresión por endogamia. La homostilia puede evolucionar como resultado de las presiones de selección que se ejercen cuando hay una disminución o eliminación de los polinizadores. Esto puede ocurrir durante eventos de colonización, en hábitats perturbados, o en los extremos de la distribución de una especie, ya que la homostilia podría garantizar la fertilización (Wyatt, 1983; Washitani *et al.*, 1994). *Armeria maritima*, por ejemplo, se caracteriza por presentar poblaciones ginodioicas, heterostílicas y homomórficas autocompatibles. Debido a que las poblaciones homomórficas se localizan únicamente en latitudes extremas (como en el ártico) en donde la actividad de los polinizadores es muy baja, se ha propuesto que la disolución del sistema heterostílico ocurrió como respuesta a la disminución de los polinizadores (Vekemans *et al.*, 1990). En *Primula sieboldii* las plantas homomórficas tienen una fertilidad femenina superior a la de las plantas heterostílicas en hábitats con baja abundancia de polinizadores. Esta ventaja desaparece en los ambientes en los cuales los polinizadores son abundantes (Washitani *et al.*, 1994).

Por otro lado, también se ha mostrado que la heterostilia puede evolucionar hacia el dioicismo. Varias evidencias muestran que este proceso ha ocurrido independientemente en varias ocasiones (Lloyd 1979). Por ejemplo, el género *Cordia* está representado por especies homostílicas, heterostílicas y dioicas; y se ha demostrado que el miembro más primitivo era heterostílico, por lo que se ha considerado que las especies dioicas y homostílicas se derivaron de un ancestro heterostílico (Opler *et al.*, 1975).

Se ha postulado que los factores ecológicos, como la interacción de las plantas con los polinizadores, han sido de gran relevancia en la evolución de la heterostilia hacia el dioicismo. Una de las ideas que más aceptación y más evidencia ha tenido es que existe una asimetría en la transferencia de polen entre los morfos florales (Ornduff, 1966; Beach y Bawa, 1980). Se ha observado que en algunas especies la polinización con polen Thrum en estigmas Pin es más exitosa que la polinización a través de la vía complementaria.

Otra de las hipótesis ecológicas que está muy relacionada con la anterior tiene que ver con el reemplazamiento de polinizadores de "lengua larga" por polinizadores de "lengua corta" (Beach y Bawa, 1980). Según esta hipótesis, la eliminación de los polinizadores de lengua larga tendría como resultado la pérdida de la transferencia de polen de los estambres Pin a los estigmas Thrum, favoreciendo así la evolución de la especialización sexual.

Ambas hipótesis proponen que el flujo asimétrico de polen produce diferencias en la adecuación que gana cada uno de los morfos florales a través de cada una de las funciones sexuales. Estas hipótesis predicen que las plantas del morfo Pin deberían especializarse en la función femenina, mientras que las Thrum en la masculina. Sin embargo, algunos estudios han demostrado que hay especies en las que la especialización de las funciones sexuales ha ocurrido al revés (Wyatt, 1983; Dominguez *et al.*, 1997).

Entre las principales presiones de selección que se han planteado en la evolución de los sistemas dioicos y que cuentan con mayor evidencia, es que se incrementa el entrecruzamiento y se evitan los efectos negativos de la endogamia. Por otro lado, también se ha sugerido que la asignación óptima de recursos ha jugado un papel preponderante en la evolución de estos sistemas. En las plantas cosexuales la asignación de recursos óptima a las funciones sexuales se basa en estudiar la forma de las curvas de adecuación de la vía masculina y femenina como resultado de la inversión de recursos. Se predice la evolución al dioicismo cuando la relación entre la inversión de recursos y la adecuación (por vía femenina o masculina) es una curva cóncava. En esta situación, la máxima adecuación se obtiene en los extremos, es decir, cuando todos los recursos se invierten en una sola vía sexual. En contraste, si la curva es convexa la adecuación se maximiza cuando se invierte una proporción de los recursos en una función y el resto en la otra, es decir, favorece la evolución del hermafroditismo (Charnov, 1982).

La heterostilia también puede evolucionar hacia situaciones intermedias como los sistemas subdioicos (Ross, 1982). Un ejemplo de este sistema reproductivo es el caso de

Chassalia corallitoides, caracterizado por ser morfológicamente heterostílico pero funcionalmente dioico (Pailler *et al.* 1998). En esta especie las plantas Pin no presentan dehiscencia de las anteras, por lo que funcionan como hembras. En los individuos Thrum el estigma permanece cerrado, por lo que no hay recepción de polen y por tanto funcionan como machos. Los autores de este estudio han propuesto que la asimetría en el flujo de polen pudo haber sido una de las presiones de selección que favoreció la evolución de un sistema subdioico. Esta especie es un ejemplo de especialización sexual y muy probablemente de evolución al dioicismo.

En resumen, los factores ecológicos (como la interacción de las plantas con los polinizadores) constituyen una fuerza importante en la evolución de la heterostilla hacia otros sistemas reproductivos. Sin embargo, existen otras presiones de selección que no provienen del ambiente, sino de la interacción entre los diferentes componentes genómicos de un individuo, es decir, de los conflictos intragenómicos. Se ha visto que la presencia de estos conflictos puede ocurrir en una gran cantidad de especies, sin embargo como se mencionaba anteriormente, en las especies heterostilicas no se ha reportado la presencia de estos conflictos.

Conflictos intragenómicos, esterilidad masculina y la evolución de los sistemas reproductivos

Un conflicto intragenómico aparece cuando la expresión de un determinado gen crea el contexto para la propagación de otro gen; ambos se expresan en el mismo individuo y tienen efectos contrarios (Hurst *et al.*, 1996). Se ha sugerido que estos conflictos están relacionados con fenómenos evolutivos tan importantes como el origen del sexo (Hurst, 1991), la recombinación (Haig y Grafen, 1991) y los cromosomas sexuales (Hurst, 1995). Los conflictos intragenómicos también están involucrados en la evolución y la diversificación de los sistemas reproductivos de las plantas (Domínguez 1995; Domínguez *et al.*, 1997). Por ejemplo, la evolución del ginodioicismo (la presencia de hembras [estériles para la función masculina] en una población formada originalmente por individuos hermafroditas) se ha explicado como el resultado de un conflicto de intereses entre los genes nucleares y los genes citoplasmáticos (Lewis, 1941; Cosmides y Tooby, 1981). Este conflicto surge de las diferencias en los patrones de herencia entre estos dos

componentes genómicos. Dado que los genes mitocondriales se heredan únicamente por vía materna (en todos los animales y en la mayoría de las plantas), una mutación en la mitocondria que esterilice la función masculina será favorecida por la selección natural si está acompañada por un incremento en la adecuación por la vía femenina. En estas circunstancias se esperaría que la frecuencia de hembras en la población aumentara hasta alcanzar el equilibrio núcleo-citoplasmático, es decir, la proporción de hembras y hermafroditas determinada por selección dependiente de la frecuencia (Domínguez, 1995). Esta nueva condición es susceptible de ser invadida por genes nucleares (restauradores) capaces de restaurar la función masculina (Frank, 1989). Los genes restauradores son favorecidos por la selección natural y son rápidamente fijados en la población, lo que da lugar a una población monomórfica compuesta por individuos hermafroditas. Esta dinámica en la que las poblaciones pueden evolucionar del ginodioicismo al hermafroditismo está determinada por las tasas de migración y mutación de los genes de esterilidad masculina citoplasmática y de los genes restauradores (Frank, 1989; Gouyon *et al.*, 1991; Domínguez 1995).

La dinámica evolutiva del ginodioicismo depende del tipo de herencia que controla la esterilidad masculina. Lewis (1941) fue uno de los primeros en hacer estudios teóricos y cuantitativos del ginodioicismo, exploró las consecuencias de los diferentes tipos de herencia en el mantenimiento de este sistema reproductivo. Si la herencia es nuclear, se requiere que los mutantes estériles produzcan al menos el doble de semillas que las plantas hermafroditas para que el ginodioicismo sea estable (Lewis, 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978). Es decir, los individuos estériles (hembras) deberían compensar la pérdida en adecuación masculina a través de un incremento en la producción de semillas. En contraste, si la esterilidad está causada por genes citoplasmáticos, los individuos estériles se propagarán en la población a pesar de que las plantas hembra no produzcan el doble de semillas que con respecto a las plantas hermafroditas (Charlesworth, 1981; Frank, 1989). En el caso de que la herencia sea núcleo-citoplasmática (genes de esterilidad citoplasmáticos y genes nucleares restauradores de la esterilidad), la magnitud de la compensación que permite que las hembras invadan una población es intermedia entre las dos anteriores (Charlesworth, 1981; Delannay *et al.*, 1981; Ross y Gregorius, 1985). La mayoría de los estudios con plantas ginodioicas ha mostrado que el tipo de herencia más común es el núcleo-citoplasmático (Ganders, 1978; Van Damme, 1983; Kaul, 1988; Maurice *et al.*, 1994; Schultz, 1994).

En varias especies ginodioicas se ha demostrado que las hembras producen una mayor cantidad de semillas (Eckhart, 1992; Poot, 1997; Thompson y Tarayre, 2000; Ashman, 1992), y con una mayor viabilidad (Van Damme, 1984; Kohn, 1989; Delph, 1990; Ågren y Willson, 1991) y vigor que las semillas de las plantas hermafroditas (Ashman, 1992). Las diferencias en la fecundidad entre las plantas femeninas y hermafroditas pueden deberse a dos factores: uno de ellos es que las hembras evitan la endogamia y el otro es que existe reasignación de recursos como resultado del ahorro de nutrientes que no fueron invertidos en el polen.

Si la adecuación de las hembras se incrementara, su frecuencia aumentaría, lo que a su vez daría lugar a una situación ventajosa para la función masculina de las plantas hermafroditas, ya que habría una gran cantidad de hembras disponibles. Bajo estas condiciones, la selección favorecería aquellas mutaciones que incrementaran la asignación de recursos hacia la función masculina en las plantas hermafroditas. Esta mutación debería ir acompañada de una disminución en la asignación de recursos a la función femenina, y quizá posteriormente se favorecería la esterilidad total de esta vía, originándose así una condición dioica (Lloyd, 1976; Maurice *et al.* 1994; Schultz, 1994; Ashman, 1999).

Por estas razones se sugiere que el ginodioicismo es una de las fases iniciales en la evolución del dioicismo (Charlesworth, 1981; Frank, 1989; Couvet *et al.*, 1990; Schultz, 1994). Los modelos han mostrado que estos sistemas pueden evolucionar al dioicismo si la determinación sexual es nuclear (Lloyd, 1976; Charlesworth *et al.*, 1978; Charlesworth, 1989), o núcleo-citoplasmática (Maurice *et al.*, 1993, 1994), pero no citoplasmática (Charlesworth, 1989; Maurice *et al.*, 1993, 1994). Sin embargo, se ha propuesto que la condición núcleo-citoplasmática es la más favorable en la evolución al dioicismo (Maurice *et al.* 1994). Una condición necesaria en la evolución al dioicismo es que las mutaciones de esterilidad masculina y femenina estén ligadas ya que de esta forma no se pierde por recombinación ninguna de las dos mutaciones

La influencia de los factores ecológicos

Los factores ecológicos también pueden jugar un papel muy importante en la dinámica evolutiva de las especies ginodiocas. Por ejemplo, en *Phacelia dubia* la producción de frutos de las plantas hembra y hermafrodita no difiere en condiciones de campo. En contraste, las plantas hembra produjeron más frutos que las hermafroditas cuando fueron sometidas a un tratamiento de polinización experimental. La diferencia fue explicada en parte, como el resultado de la conducta de los polinizadores (del Castillo, 1993). Este ejemplo es una muestra de que los factores ecológicos, tales como la conducta de los polinizadores, tienen el potencial de afectar el éxito reproductivo de las plantas. Estos factores ecológicos interactúan con los factores genéticos, y en conjunto determinan la adecuación de los individuos. Por lo tanto, el estudio de la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas requiere de incorporar explícitamente a los factores ecológicos y genéticos en un modelo sobre la evolución de la reproducción de las plantas.

La estructura espacial de las poblaciones es otro de los factores ecológicos con mayor potencial para afectar la variación en el éxito reproductivo de las plantas. El patrón de distribución de los individuos dentro una población determina las probabilidades de entrecruzamiento y por lo tanto los patrones de flujo génico y los niveles de endogamia (House, 1992; Gibson y Menges, 1994; Stacy *et al.* 1996; Mack, 1997).

En el caso de las plantas de entrecruzamiento obligado, tal como las especies dioicas y heterostílicas, el apareamiento está fuertemente influenciado por la proximidad de los vecinos compatibles. Si la cercanía es con plantas del mismo morfo o del mismo sexo, se esperaría un menor éxito reproductivo como resultado de la competencia intrasexual (Somanathan y Borges, 2000).

La distribución de las plantas también juega un papel preponderante en los fenómenos relacionados con la atracción de los polinizadores. Se ha visto que el número de visitas de los polinizadores depende del despliegue floral de la población y más directamente del vecindario que rodea a la planta (Real, 1983; Domínguez y Dirzo, 1995). Los dispersores de semillas también se ven atraídos por los sitios en donde existe una mayor densidad de semillas, por lo que la cercanía entre las plantas incrementaría la dispersión de semillas (Augustspurger, 1980; Udovic, 1981; Schmitt, 1983; Geber, 1985; Domínguez y Dirzo, 1995; Gryj y Domínguez, 1996).

La fenología de la floración es otro de los factores ecológicos que impactan la adecuación de las plantas. Entre los diferentes patrones de floración destaca la floración sincrónica y masiva, la cual se caracteriza por la extrema sincronía y una reducida varianza en la duración del periodo de floración de los individuos de una población (Frankie *et al.*, 1974; Augspurger, 1981). Algunas de las presiones de selección que se han propuesto para explicar la evolución de la sincronía son el incremento en las tasas de entrecruzamiento (Augspurger, 1981; Domínguez 1990, Domínguez y Dirzo, 1995), el incremento en el número de consortes potenciales y a su vez el tamaño efectivo de la población (Wright, 1946; Augspurger, 1981).

Se ha sugerido que la selección natural favorece a los individuos más sincrónicos, pues el hecho de florecer cuando la mayor parte de las plantas tiene flores incrementa las probabilidades de transferir y donar polen y a su vez de incrementar la tasa de entrecruzamiento (Domínguez y Dirzo, 1995). Otra de las ventajas es que aumenta la capacidad de atraer a una mayor cantidad de polinizadores. En varios estudios se ha demostrado que los polinizadores prefieren los parches con alta densidad de flores (Augspurger, 1981; Domínguez, 1990; Domínguez y Dirzo, 1995). La sincronía adquiere gran relevancia cuando el periodo de floración es breve pues al ser menor el número de días en que florecen las plantas, se reduce la probabilidad de transferencia y recepción de polen (Augspurger, 1981).

También se ha reportado que la sincronía en la producción y maduración de frutos promueve una reducción en la depredación de semillas (Janzen, 1971; Domínguez, 1990), y a su vez incrementa la atracción de los frugívoros (Gryj y Domínguez, 1996).

El tamaño de las plantas es otro atributo que está fuertemente influenciado por el ambiente ecológico y puede afectar la fertilidad femenina y la masculina de las plantas. Las plantas más grandes tienen la capacidad de producir una mayor cantidad de flores y de sustentar el desarrollo y maduración de un mayor número de frutos (Albert, *et al.* 2001; Konuma y Yahara, 1997; Murren y Ellison, 1996; Ollerton y Lack, 1998; Stöcklin y Favre, 1994). Se ha observado, por ejemplo, que la aborción de frutos es mayor en las plantas pequeñas. Desde el punto de vista de los polinizadores, el tamaño de las plantas es importante, ya que está muy relacionado con la magnitud del despliegue floral y por lo tanto influye en la atracción de los polinizadores (de Jong y Klinkhamer, 1994). Sin embargo, algunos estudios han demostrado que existen ciertas desventajas asociadas con tamaños grandes. Por ejemplo, cuando el despliegue floral es muy grande (plantas de

mayor tamaño), las plantas son visitadas durante más tiempo generando incrementos en el nivel de geitonogamia y autofertilización, disminuyendo así la transferencia de polen (Klinkhamer y de Jong, 1990).

OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es conocer la importancia de los factores ecológicos (sincronía en la floración, tamaño de las plantas y distribución espacial) y genéticos (morfo y EM) en la producción de frutos de *Erythroxylum havanense*. Para el cumplimiento de este objetivo se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1. Analizar la relación entre la distribución espacial de las plantas, la sincronía en la floración y el tamaño sobre la producción de frutos.
2. Evaluar la relación del morfo floral y el nivel de esterilidad del polen sobre la producción de frutos.
3. Establecer la importancia relativa de los factores ecológicos y genéticos sobre el éxito reproductivo de *Erythroxylum havanense*.
4. Evaluar la relación del morfo y la EM en la calidad de la progenie (peso de las semillas y porcentaje de germinación).

De acuerdo con la información disponible sobre la biología de *E. havanense* esperaríamos que:

- Si la EM libera recursos que pueden usarse en la función femenina, entonces las plantas con altos niveles de EM deberían tener una mayor producción de semillas. Por esta razón, se esperaba que hubiera una correlación positiva entre la producción de frutos y el nivel de EM. Además, si la EM está asociada al morfo Thrum, se esperaba que este morfo produzca una mayor cantidad de frutos que el morfo Pin. Sin embargo, esto puede cambiar si la varianza producida por los factores ecológicos diluye el efecto de la selección natural sobre la EM

Dado que la fenología de la floración influye sobre la conducta de los polinizadores y en el número de consortes potenciales se espera que:

- La sincronía en la floración tenga una relación positiva con la producción de frutos
- La distancia de cada planta con respecto a sus posibles consortes tenga una relación negativa con la producción de frutos. Los polinizadores vuelan una distancia limitada y por tanto, las plantas que se encuentren más alejadas de los individuos compatibles tendrán una menor probabilidad de recibir polen.

ESPECIE DE ESTUDIO

El género *Erythroxylum* está formado por 200 especies, las cuales corresponden a más del 95% del total de las especies de la familia Erythroxylaceae (Cronquist, 1981). La mayoría de las especies de este género son heterostílicas por lo que se piensa que éste es un carácter ancestral (Lloyd y Webb, 1992). Existen ocho especies que son dioicas y se distribuyen principalmente en las Antillas y Centroamérica. Se ha sugerido que la condición dioica en estas especies es resultado de la disolución evolutiva de la heterostilia (Ganders, 1979).

Erythroxylum havanense (Erythroxylaceae) es un arbusto perenne y caducifolio que se distribuye a todo lo largo de la costa del Pacífico, desde el estado de Nayarit hasta el estado de Oaxaca. Tiene un sistema reproductivo heterostílico con poblaciones representadas por dos morfos florales. Sólo las cruza heteromórficas producen semillas, ya que presenta autoincompatibilidad esporofítica que impide la autofertilización y la fertilización entre individuos del mismo morfo (Domínguez, 1990). La proporción de individuos Pin y Thrum en las poblaciones es de 1:1 (Domínguez, 1990).

Las flores de *E. havanense* son pequeñas, miden aproximadamente 1 cm de diámetro, y sólo duran un día (Domínguez, 1990). El pistilo está formado por tres estilos con un estigma capitoso cada uno. El ovario es súpero con tres cámaras, cada una con un óvulo pero generalmente solo uno de ellos llega a formar semilla (Domínguez 1990).

La floración ocurre cada año a principios de las lluvias y se caracteriza por ser masiva y sincrónica; aproximadamente el 80% de las flores abren durante los dos primeros días del periodo de floración (Domínguez, 1990). Entre los polinizadores más importantes se encuentran las abejas del género *Trigona*, aunque otro grupo importante

también son las Anthoporidae (Domínguez, 1990; Domínguez y Dirzo, 1995). En estudios anteriores se ha demostrado que la selección natural actúa favoreciendo la sincronía de la floración, pues los individuos más sincrónicos con la población producen una mayor cantidad de frutos (Domínguez y Dirzo, 1995). Por otro lado, la sincronía tiene efectos positivos en la dispersión de semillas, ya que el incremento en la producción de frutos promueve una mayor atracción de los dispersores y por tanto, un incremento en la tasa de dispersión, lo que a su vez conduce a que las semillas germinen y se establezcan tempranamente en la temporada (Domínguez, 1990; Gryj y Domínguez, 1996).

El número de frutos varía entre las plantas, siendo casi dos veces mayor en las plantas Thrum que en las Pin. Este mismo resultado se ha obtenido al hacer cruza controladas (Domínguez *et al.* 1997). Asimismo, estudios embriológicos y cultivos de polen han demostrado que existe esterilidad masculina (EM) parcial asociada al morfo Thrum (Domínguez *et al.* 1997; Vázquez-Santana *et al.* 1996).

Se ha propuesto que la EM en *E. havanense* es resultado de la interacción entre los genes del núcleo y del citoplasma, debido a que la variación en los niveles de EM y la diferenciación genética entre poblaciones son significativas. Además se ha encontrado una fuerte similitud entre los patrones de desarrollo que producen la esterilidad en *E. havanense* y aquellas especies con esterilidad masculina citoplasmática (Abarca, 2000; Cuevas, 2000).

SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en la Estación de Biología Chamela (19° 30' N, 105° 03' W), ubicada en el estado de Jalisco. La topografía dominante en esta región es de lomeríos bajos y pequeñas cañadas. El suelo es arenoso, con un pH cercano a 7 y poca materia orgánica en los lomeríos (Bullock, 1988). La vegetación de los lomeríos y arroyos dentro de la estación ha sido descrita por Lott *et al.* (1987), y corresponde al Bosque Tropical Caducifolio y Bosque Tropical Subcaducifolio (*sensu* Rzedowski, 1978).

El clima de Chamela pertenece al grupo de los más secos de los cálidos subhúmedos (Bullock, 1986; García, 1988). El 80% de las lluvias ocurre en los meses de mayo a noviembre, aunque hay lluvias de intensidad variable en diciembre y enero

(Bullock, 1986a). La precipitación promedio anual es de 707 mm y la temperatura máxima oscila entre 28.8 y 32.2°C y la mínima entre 15.9 y 22.6°C (Bullock, 1988).

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo fue realizado en una población de *E. havanense*, llamada "Ardilla", la cual se localiza en el cruce entre los senderos Ardilla y el Eje Central, dentro de la Estación de Biología "Chamela". La población incluía a 77 individuos reproductivos de los cuales 44 correspondían al morfo Thrum y 33 al morfo Pin.

Tamaño

Para estimar el tamaño de las plantas con un vernier se midió el diámetro basal del tronco principal y el diámetro basal de todas las ramas que se encontraran desde el suelo hasta una altura de 10 cm. Para cada rama se obtuvo el área a partir de la fórmula del círculo ($\pi \times r^2$). El área total se obtuvo al sumar el área del tronco principal y las áreas de cada una de las ramas.

Distribución espacial

Para describir el patrón de distribución espacial de las plantas, se estableció un punto de referencia arbitrario a partir del cual se midió la distancia y el ángulo al que se encontraba cada planta de la población. En el caso de las plantas que se encontraban muy lejos de la referencia original, se procedió a determinar nuevos puntos de referencia que posteriormente fueron referenciados al punto original. Para realizar estas mediciones se requirió del empleo de brújulas (Brunton) y medidores de distancia inalámbricos (Sonin).

Una vez obtenidos estos datos se procedió a ubicar a las plantas en un plano cartesiano, para lo cual se calcularon las coordenadas (X, Y) a partir de las siguientes fórmulas:

$d_i \cdot \text{COS}(-\alpha_i \cdot \pi / 180)$, para las abscisas, y

$d_i \cdot \text{SEN}(-\alpha_i \cdot \pi / 180)$ para las ordenadas

donde, d_i es la distancia de la planta i a la referencia principal; COS y SEN son el coseno y el seno, respectivamente; α es el ángulo al que se encontraba cada planta con respecto a la referencia principal.

Las distancias entre pares de plantas con posibilidad de cruzarse se evaluaron siguiendo el procedimiento que a continuación se describe.

1. Se construyó una matriz de distancias entre pares de plantas que correspondían a distinto morfo, de la siguiente manera:

$$d_{ij} = \sqrt{[(X_i - X_j)^2 + (Y_i - Y_j)^2]}$$

donde:

X_i, Y_i = Coordenadas de la planta $_i$

X_j, Y_j = Coordenadas de la planta $_j$

2. Posteriormente para cada planta se calculó un índice "D" que consideraba el número de flores y la distancia a las plantas compatibles. Este índice se calculó primero para los tres vecinos más cercanos, después para los seis más cercanos y así sucesivamente hasta incluir a todas las plantas de la población. La siguiente fórmula describe el cálculo:

$$D_j = \sum \frac{f_i}{d_{ij}}$$

donde:

f_i = es el número de flores de la planta i

d_{ij} = es la distancia entre la planta i y la j

En este índice de distancias se incluyó el número de flores debido a que es muy importante evaluar no sólo si existen consortes cercanos, sino también la disponibilidad de polen.

Estimación de la esterilidad masculina

La esterilidad masculina se evaluó a partir de cultivos de polen en los cuales se cuantificó el porcentaje de polen no germinado (sin tubo polínico). Los cultivos se llevaron a cabo con la técnica de "cultivo *in vitro*" (Kearns e Inouye, 1993). El medio de cultivo fue una fórmula modificada del medio Brewbaker *et al.* (1961) y estaba constituido por agua (42 ml), sacarosa (10.5 g), agar bacteriológico (0.35 g), nitrato de calcio (0.015 g) y ácido bórico (0.01 g). Esta técnica ya ha sido usada de manera exitosa en *E. havanense* (Ávila 1991; Domínguez *et al.*, 1997; Ávila y Domínguez 2000; Cuevas, 2000; Domínguez *et al.*, *en prep.*).

Para realizar los cultivos se eligieron al azar cuatro flores por planta y de cada una se eligieron al azar cuatro anteras. Se colocó el polen de cada antera en un portaobjetos que contenía una gota de medio de cultivo y después de 12 horas se agregó una gota de fijador FAA. Posteriormente, se colocó un cubreobjetos y los cultivos se sellaron con barniz de uñas transparente (para más detalles sobre la técnica ver Ávila [1991]; Ávila y Domínguez [2000] y Cuevas [2000]). El nivel de esterilidad de cada antera se determinó haciendo conteos del número total de granos y del número de granos no germinados (sin tubo polínico) por medio de un microscopio óptico (20x), eligiendo el campo que abarcara la mayor cantidad de polen. El nivel de esterilidad masculina de una planta se calculó a partir de la suma del número de granos de polen no germinados de todas las anteras analizadas divididos entre el total de granos contados en esas mismas anteras (núm. no germ / núm. no germ + germ).

El número de plantas para las cuales se evaluó el nivel de EM fue de 21 para Pin y de 26 para Thrum.

Fenología de la floración y la fructificación

La floración ocurrió durante los días 9, 10 y 11 de junio del 2000. Durante estos días se realizaron censos del número de flores producidas por cada planta. Después de cinco días del término de la floración, se comenzó a censar el número de frutos y posteriormente se realizaron censos cada tercer día hasta el día de la maduración de los frutos. El primer censo correspondió al 14 de junio y el último al 29 de junio. El periodo de maduración de frutos fue del 2 al 12 de julio.

Una vez que los frutos estaban maduros (*i. e.* color rojo intenso) se colectaron 50 de cada planta y posteriormente se despulparon para obtener las semillas. Cada semilla fue pesada en una balanza analítica (Scientech) y sembrada en una maceta (jiffi pots). Posteriormente las macetas se colocaron en lugares con suficiente luz dentro de la estación de Chamela, a temperatura ambiente y con riegos diarios.

Después de tres días de haber sembrado las semillas, se comenzó a registrar el día de germinación de cada una; aquellas que no germinaron se consideraron como inviables.

Índice de sincronía en la floración

En estudios previos, la sincronía de la floración de *E. havanense* se estimó en función del día de inicio de la floración de cada una de las plantas (Domínguez, 1990; Domínguez y Dirzo, 1995). Debido a que la floración del año 2000 fue extremadamente sincrónica (sólo tres plantas de un total de 77, florecieron en un día diferente al resto de la población), esta estimación no pudo ser repetida. Por esta razón, el índice de sincronía usado en este trabajo está diseñado para describir diferencias más pequeñas en el tiempo de producción de flores de cada planta durante el efímero periodo de floración observado en el año 2000. El índice es una medida de la proporción de flores de una planta que abrieron durante el día de máxima floración de la población. Dado que 87.3% de todas las flores abrieron en un solo día, el siguiente índice es un buen reflejo de la sincronía de una planta:

$$S_i = f_{ik_{\max}} \div \sum_{k=1}^n f_{ik}$$

donde:

$f_{ik_{max}}$ = número de flores producidas por la planta i en el día de máxima floración de la población

f_{ik} = número de flores de la planta i en el día k

Las plantas con índices de sincronía altos son aquellas que produjeron un alto porcentaje de sus flores cuando existía una gran oferta de polen (y óvulos) en la población. Estas plantas deberían tener ventajas reproductivas con respecto a las que produjeron la mayoría de sus flores cuando la abundancia de consortes era comparativamente más baja.

Se llevaron a cabo análisis de selección natural a partir de los métodos propuestos por Lande y Arnold (1983). Las variables fueron estandarizadas con media igual a cero y desviación estándar igual a 1. La estandarización de las variables permite que los gradientes de selección estimados sean comparables en unidades de desviación estándar (Lande y Arnold, 1983).

La adecuación relativa se obtuvo a partir de la siguiente fórmula:

$$W_{rel} = W_i / \bar{W}$$

donde:

W_i = adecuación absoluta individual

\bar{W} = adecuación promedio de la población

RESULTADOS

Variación en el tamaño y producción de flores y frutos entre plantas y las diferencias entre los morfos florales

El tamaño promedio de las plantas de la población de Ardilla fue de $56.3 \pm e.e. 151.71 \text{ cm}^2$ ($n=77$). El valor máximo corresponde a 267.6 cm^2 y el mínimo a 6.4 cm^2 . En la Figura 3 se muestra la distribución de frecuencias del tamaño. La máxima frecuencia de plantas ocurrió en el intervalo de 11 a 20 cm^2 (36.36%), mientras que en el intervalo de 81 a 90 cm^2 no se encontró ninguna planta.

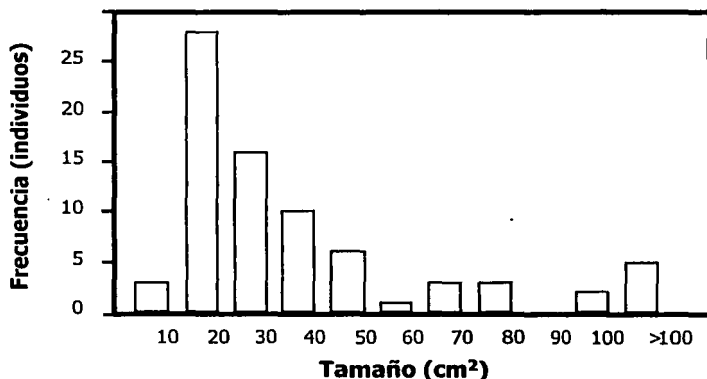


Figura 3. Distribución de frecuencias del tamaño de las plantas de *E. havanense* ($n=77$) en la población Ardilla de Chamela, Jal. Los números en el eje de las abscisas se refieren al límite superior de cada categoría de tamaño.

Al nivel de la población, la floración duró tres días con un pico muy marcado durante el primero. El número total de flores abiertas de la población en el día uno fue de 44635, lo que correspondió al 86.75%. Durante los siguientes días el número de flores fue decreciendo de tal manera que en el segundo día abrieron 6662 flores (12.95%) y en el tercero 150 (0.003%). El número promedio de flores producidas por individuo fue de

668.1 \pm 207.35 (n= 77); sin embargo, la variación entre los individuos fue muy alta, con una predominancia de ≤ 300 flores por planta (Fig. 4), y con un ámbito de cuatro órdenes de magnitud (1-14873).

No se encontraron diferencias significativas en el número de flores producidas entre los morfos florales (Pin = \pm 531.15, Thrum = \pm 770.88; $F_{(1,75)}=0.16$, $P=0.69$; Fig. 5. Al realizar una prueba no paramétrico "Welch" tampoco resultó ser significativa la diferencia).

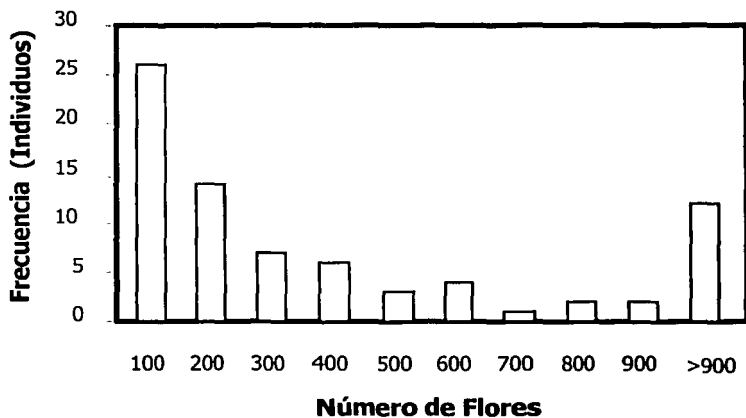


Figura 4. Distribución de frecuencias del número de flores por planta de *E. havanense* (n=77) en la población Ardilla de Chamela, Jal. Los números en el eje de las abscisas se refieren al límite superior de cada categoría de tamaño.

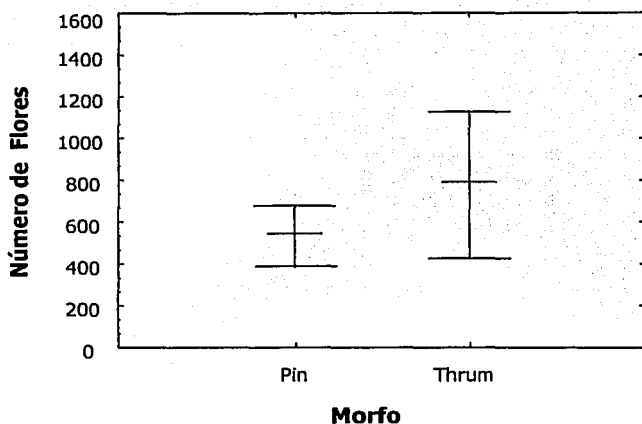


Figura 5. Promedio y error estándar del número de flores de los morfos florales Pin y Thrum de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

El número de frutos maduros por individuo fue de 96.65 ± 25.27 , lo que indica que menos del 10% de las flores produjeron frutos. No obstante, tal como muestra la distribución de frecuencias, la variación entre individuos fue muy elevada (Fig. 6). La mayoría de las plantas se agruparon en la categoría de 0 a 50 frutos (64.93%; Fig. 6), aunque una planta fue capaz de producir 1250 frutos maduros. El patrón de maduración mostró que el número de frutos maduros fue aproximadamente el 30% de los que se iniciaron (Fig. 7).

El morfo Thrum produjo 114.13 ± 33.51 , mientras que del morfo Pin 73.33 ± 38.70 . Sin embargo, un análisis de varianza mostró que no hubo diferencias significativas en la producción de frutos entre morfos ($F_{(1,75)}=0.63$, $P=0.57$; Fig. 8). Tampoco resultó ser significativa la diferencia con un análisis no paramétrico "Welch".

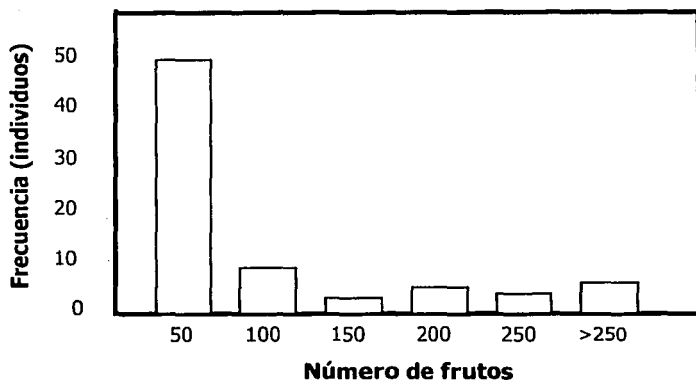


Figura 6. Distribución de frecuencias de la producción de frutos maduros por planta de *E. havanense* (n=77) en la población Ardilla, Chamela, Jal. Los números del eje de las abscisas corresponden al límite superior de cada categoría de número de frutos

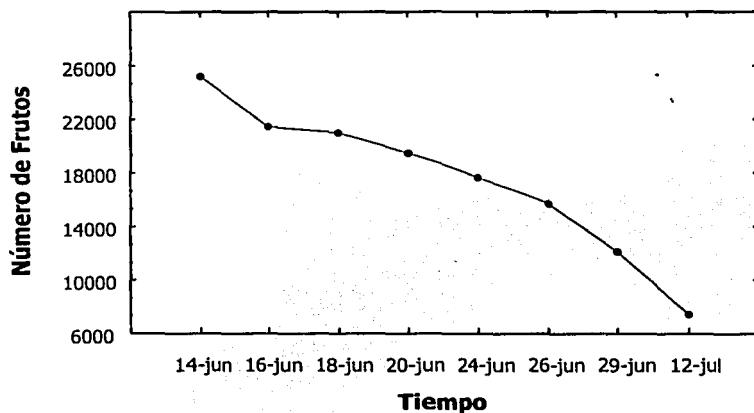


Figura 7. Cambio en el número de frutos de *E. havanense* a través del tiempo (jul-jun del 2000). Todos los censos corresponden al número de frutos inmaduros, excepto el 12-jul, el cual corresponde a los frutos maduros

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

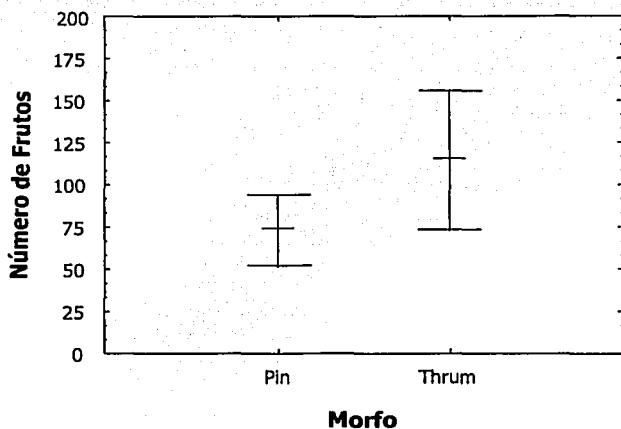


Figura 8. Promedio del número de frutos maduros por planta y error estandar para cada uno de los morfos florales de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Variación en los niveles de esterilidad masculina entre los morfos florales

El valor máximo de esterilidad fue de 0.99 y el mínimo fue de 0.43. La mayoría de las plantas tuvieron un nivel de esterilidad de entre 0.7 - 0.8 (25.53% de los individuos; Fig. 9). El 21% de la variación en los niveles de esterilidad se explicó por las diferencias entre los morfos florales. La esterilidad en el morfo Pin fue de 0.68 ± 0.03 y en el morfo Thrum fue de 0.81 ± 0.01 ($F_{(1,45)}=13.57$, $P=0.006$; Fig. 10).

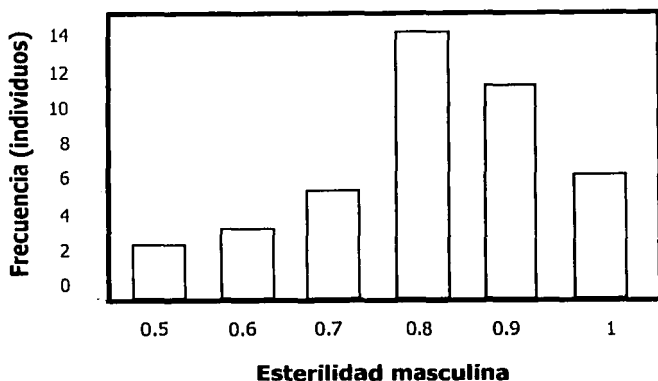


Figura 9. Distribución de frecuencias del nivel de esterilidad de *E. havanense* (n=47) en la población Ardilla, Chamela, Jal. Los números del eje de las abscisas corresponden al límite superior de cada intervalo de clase

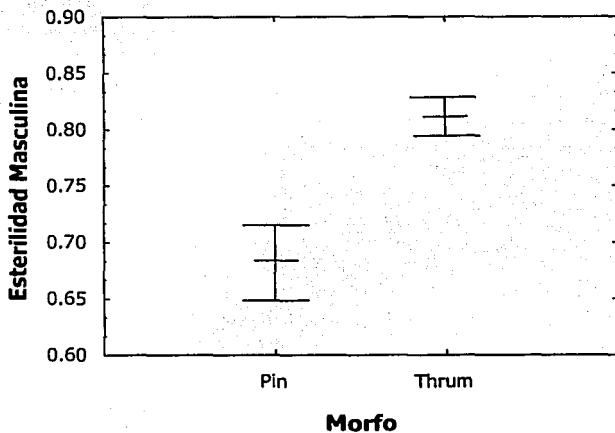


Figura 10. Nivel de esterilidad masculina (EM) promedio y error estandar en plantas del morfo Pin y Thrum de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Determinantes genéticos y ecológicos de la fecundidad en E. havanense

La importancia del tamaño de las plantas en la producción de flores y frutos se evaluó por medio de análisis de regresión. Se encontró una relación positiva y estadísticamente significativa entre el tamaño de las plantas y la producción de flores y frutos. En el caso del número de flores la varianza que explicó el tamaño fue del 37% ($F_{(1,74)}=45.54$, $P<0.0001$) mientras que en la producción de frutos el tamaño sólo explicó el 16% de la variación ($F_{(1,75)}=14.90$, $P<0.001$), este último resultado sugiere que existen otros factores importantes en determinar el número de frutos de las plantas.

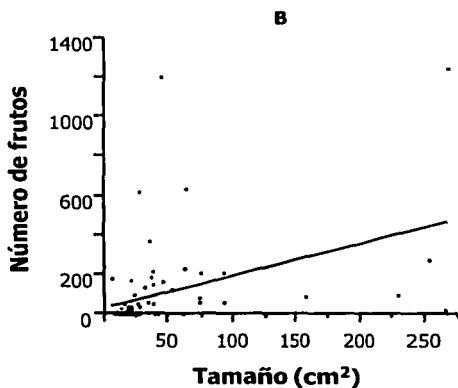
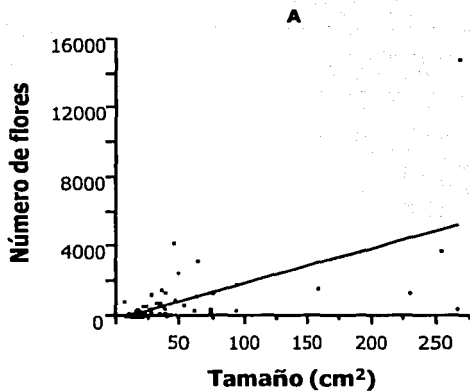


Figura 11. Relación del tamaño con: **A.** Producción de flores y **B.** Producción de frutos en la población de Ardilla de *E. havanense*

Para explorar la importancia de la sincronía de la floración sobre la probabilidad de producir frutos se realizó un análisis de selección natural (Endler, 1986). En este análisis se compararon los valores del índice de sincronía de los individuos que lograron producir al menos un fruto con los que no produjeron ninguno. Los resultados mostraron que los individuos que no produjeron frutos tuvieron índices de sincronía significativamente menores ($\bar{F}_{(1,75)}=7.21$, $P=0.001$, $r^2=0.08$), lo que indica que la selección natural está favoreciendo a los individuos que florecen en sincronía con la mayor parte de la población (Fig. 12). Este análisis no considera la variación en el éxito reproductivo de los individuos con diferentes índices de sincronía. Por esta razón se realizó un análisis cuantitativo de selección natural (Lande y Arnold 1983; Domínguez 1990; Domínguez y Dirzo, 1995) entre el índice de sincronía y la adecuación relativa (Fig. 13). La adecuación relativa se obtuvo considerando al número de frutos maduros y al "fruit set" como medida de adecuación. El "fruit set" se incluyó con el fin de eliminar el efecto de la variación en el número de flores.

Los resultados mostraron que a pesar de que hay una relación positiva entre el índice de sincronía y la adecuación (número de frutos maduros), el coeficiente de selección direccional no fue significativo ($\bar{F}_{(1,75)}=3.505$, $P=0.0651$; Fig. 13. Tabla 1). Sin embargo, cuando se considera como medida de adecuación el "fruit set", el coeficiente de selección fue significativo ($\bar{F}_{(1,75)}=7.6131$, $P=0.0073$; Fig. 13. Tabla 1), aunque la varianza explicada por la sincronía es apenas del 8%. Esto indica que la sincronía no puede explicar la variación en la producción de frutos si no se considera el número de flores.

Con el objeto de hacer una descripción más precisa de los efectos de la variación en el número de flores y de la sincronía de la floración en la producción de frutos maduros, se construyó un modelo en donde se incluyeron el número de flores, el índice de sincronía, el término cuadrático del número de flores y la interacción de ambas variables.

El modelo explicó el 80% de la variación en la producción de frutos ($\bar{F}_{(4,72)}=75.52$, $P<0.0001$. Tabla 2). Los gradientes de selección que resultaron ser significativos fueron el número de flores, el término cuadrático y la interacción. El signo del término cuadrático fue negativo. En el caso de la interacción, el signo fue positivo. Este último resultado fue graficado en una superficie de adecuación (Fig. 14). En esta gráfica se puede observar que los individuos más favorecidos por la selección natural son aquellos que tienen índices de sincronía altos y que producen una gran cantidad de flores.

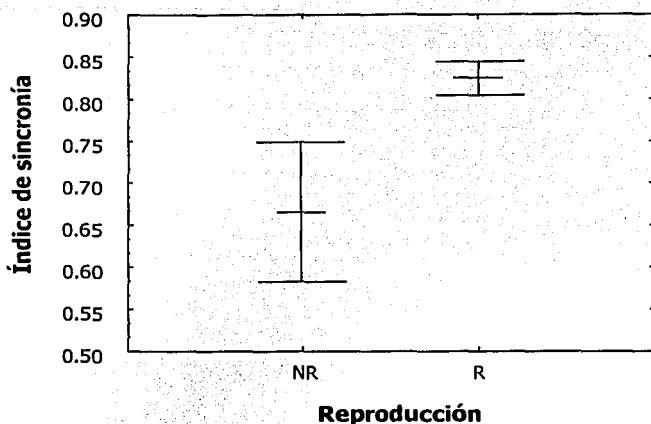


Figura 12. Promedio y error estandar del índice de sincronía de la floración entre los individuos reproductivos y no reproductivos de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Tabla 1. Gradientes de selección lineal (β_1) y error estandar (E.E.), de la sincronía en la floración de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal. **A.** Considerando la producción de frutos como medida de adecuación y **B.** El fruit set como medida de adecuación.

Variable	β_1
A S	0.48 (0.26) ns
B S	0.035 (0.12)*

*P<0.05; ns, no significativa

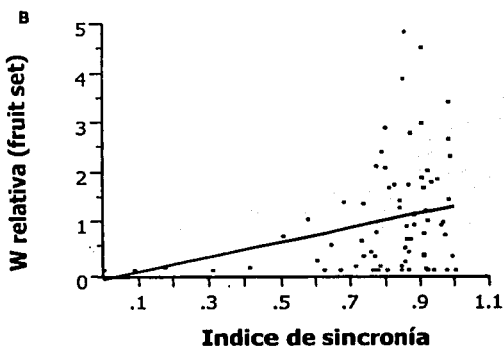
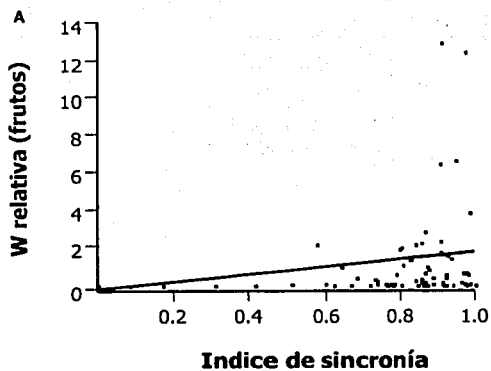


Figura 13. Análisis de selección natural en la sincronía de la floración de *E. havanense* utilizando el número de frutos (A) y el fruit set (B) como medida del éxito reproductivo femenino en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Tabla 2. Gradientes de selección lineal (β), cuadráticos (γ_{ii}) y correlativos (γ_{ij}) del modelo en el que se incluyeron las variables: flores, término cuadrático de las flores, índice de sincronía (ζ) y la Interacción flores* ζ de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Variable	β_i	γ_{ii}	γ_{ij}
Flores	0.0010 (0.0001)*	-0.57 (0.07)***	
ζ	2.0581 (1.0993) ns		
Flores* ζ			0.0054 (0.0012)***

*** $P < 0.001$; * $P < 0.05$; ns, no significativa

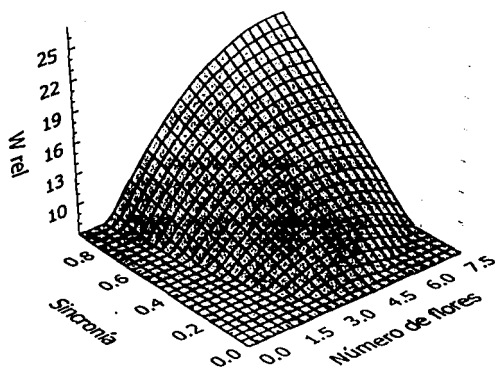


Figura 14. Superficie de adecuación en función del índice de sincronía (ζ) y de la producción de flores.

Una vez que se determinó que la sincronía es muy relevante en la fertilidad de las plantas, el siguiente paso fue evaluar la importancia de la distancia. En la tabla 3 se muestran los coeficientes de correlación entre la distancia a los vecinos más cercanos en múltiplos de 3 y la producción de frutos maduros. Por ejemplo, en el caso de las plantas Thrum, el primer coeficiente de correlación corresponde a la distancia a la que se encontraba cada planta Thrum con los tres vecinos Pin más cercanos y su correlación con la producción de frutos maduros.

Debido a que el número de plantas del morfo Pin era de 33 y del morfo Thrum era de 44, el número de índices para Pin fue de 14, mientras que para Thrum fue de 11.

Los resultados muestran que ninguno de los coeficientes de correlación es significativo después de que se realizó la corrección de Bonferroni.

Se ha propuesto que la esterilidad masculina en *E. havanense* es una variable que tiene un fuerte componente genético ya que se han encontrado valores significativos de repetibilidad (F. Rosas, datos no publicados). Asimismo, dado que los recursos ahorrados en la producción de polen podrían invertirse en la función femenina, se esperaba que la EM tuviera una relación positiva con la producción de semillas. Con el fin de probar esta hipótesis se realizó un análisis de selección natural en el que se incluyó el nivel de EM de cada planta como variable independiente y a la producción de frutos (W_{rel}) como variable dependiente. Debido a que el número de flores difiere marcadamente entre los individuos y estas diferencias establecen el número máximo de frutos que una planta puede producir, el número de flores se incluyó como covariable en estos análisis. El modelo de selección natural incluyó los siguientes términos: el número de flores y su término cuadrático, el nivel de EM y la interacción entre el número de flores y la esterilidad. El modelo explicó el 79% de la variación en la producción de frutos ($F_{(4,42)}=38.92$, $P<0.0001$, Tabla 4). Se encontró que los gradientes de selección del término cuadrático del número de flores y de la interacción esterilidad*flores fueron significativos. Posteriormente se graficó una superficie de adecuación en función del número de flores y el nivel de EM. La máxima producción de frutos se obtiene cuando las plantas presentan un alto nivel de EM y producen muchas flores (Fig. 15).

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson entre el índice "D" (distancias) y la producción de frutos maduros del morfo Pin y Thrum de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal. Ninguno de los coeficientes de correlación fue significativo después de aplicar la corrección de Bonferroni.

Número de vecinos más cercanos (en múltiplos de 3)	MORFO	
	Thrum	Pin
3	0.1124	0.0725
6	-0.0181	-0.0541
9	0.3577	-0.1314
12	-0.0226	0.0298
15	-0.2546	-0.0336
18	-0.1632	0.2784
21	0.3517	-0.0738
24	-0.2397	0.0037
27	-0.1469	0.1740
30	-0.2620	-0.0285
33	0.0367	-0.0295
36		-0.1501
39		-0.1022
42		0.1658
44		0.1249

Tabla 4. Gradientes de selección lineal (β_i), cuadráticos (γ_{ii}) y correlativos (γ_{ij}) del modelo en el que se incluyeron las siguientes variables: flores, término cuadrático de las flores, esterilidad y la interacción flores*esterilidad de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Variable	β_i	γ_{ii}	γ_{ij}
Flores	0.0994 (0.0080) ***	-0.33 (0.04)***	
Esterilidad	4.0601 (3.0046) ns		
Flores*Esteril.			2.56 (0.43)***

***P<0.001; ns, no significativo

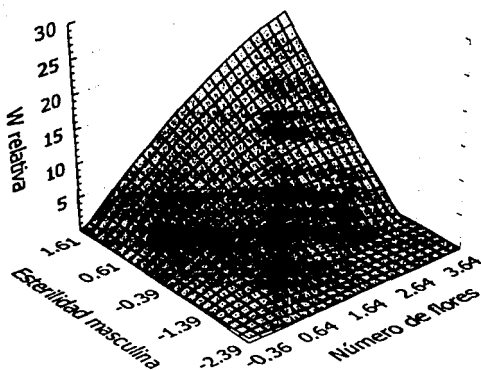


Figura 15. Superficie de adecuación en función de la esterilidad masculina y de la producción de flores.

Uno de los objetivos principales de este estudio fue analizar de manera conjunta el efecto de algunos factores ecológicos y genéticos en el éxito reproductivo de *E. havanense*. Por esta razón, se realizó un análisis de selección natural en donde se incluyeron a ambos tipos factores de manera simultánea, excepto la distancia ya que los resultados anteriores mostraron que esta variable no se relaciona con la producción de frutos maduros. En este análisis también se excluyó el morfo debido a que presenta una fuerte covariación con la esterilidad (los mayores niveles de EM están asociados al morfo Thrum). Los resultados de este análisis indicaron que los términos significativos fueron el término cuadrático de las flores, el número de flores y las interacciones flores*EM y flores* ζ . Las dos interacciones fueron positivas. Este último resultado sugiere que la adecuación por la vía femenina sería mayor cuando las plantas producen muchas flores, muestran un alto grado de EM y presentan una alta sincronía en la floración con el resto de la población. La varianza explicada por el modelo fue del 80% ($F_{(7,40)}=29.83$; $P<0.0001$. Tabla 5).

Posteriormente, se analizó un modelo de covarianza en el que se incluyó al morfo en lugar de la EM. El modelo explicó el 82% de la variación en la adecuación ($F_{(6,70)}=57.71$, $P<0.0001$; Tabla 6). Se encontró que el gradiente de selección direccional y el término cuadrático del número de flores fueron significativos; las dos interacciones analizadas también resultaron ser significativas. En el caso del término sincronía*flores el signo fue positivo, lo cual indica que la selección natural está favoreciendo a los individuos más sincrónicos y que producen muchas flores. Este resultado es semejante al que se obtuvo en el modelo anterior. El signo de la interacción morfo*flores fue negativo. Para interpretar el significado de este resultado, se ajustó la superficie de adecuación del modelo para cada morfo (Fig. 16).

Tabla 5. Gradientes de selección lineal (β_l), cuadrático (γ_{ll}) y correlativo (γ_{ll}), obtenidos de la regresión de la adecuación relativa, contra el número de flores, índice de sincronía (ζ), esterilidad masculina (EM), término cuadrático de las flores, y las interacciones: flores* ζ , y flores*EM y ζ *EM de *E. havanense* en la población Ardilla, Chamela, Jal.

Variable	β_l	γ_{ll}	γ_{ll}
Flores	0.0013 (0.0001)*	-0.54 (0.06)***	
ζ	2.0581 (1.0993) ns		
EM	4.0601 (3.0046) ns		
Flores* ζ			1.86 (0.53)**
Flores*EM			1.47 (0.31)***
ζ * EM			-0.83 (0.23) ns

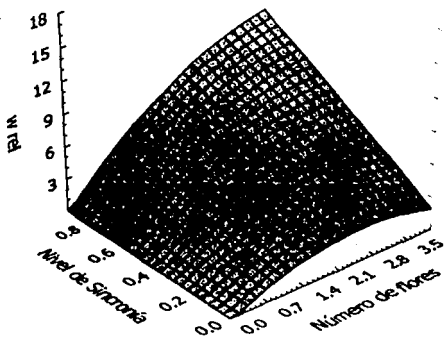
***P<0.001; **P<0.005; *P<0.05; ns, no significativo

Tabla 6. Gradientes de selección lineal (β), cuadrático (γ_{II}) y correlativo (γ_{II}), obtenidos de la regresión de la adecuación relativa contra el flores, índice de sincronía (ζ), morfo, término cuadrático de las flores, y las interacciones: flores* ζ , y flores*Morfo.

Variable	β	γ_{II}	γ_{II}
Flores	-0.0029 (0.0010)*	-0.52 (0.04)***	
ζ	-0.2999 (0.0519) ns		
Morfo	0.0594 (0.1347) ns		
Flores* ζ			2.70 (0.32)***
Flores*Morfo			-1.22 (0.17)***
Morfo* ζ			0.04 (0.08) ns

***P<0.001; *P<0.05; ns, no significativo

A



B

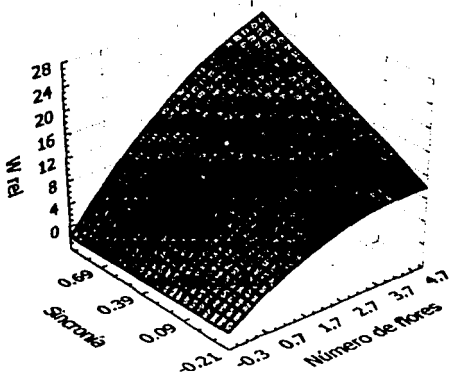


Figura 16. Éxito reproductivo femenino en *E. havanense* en relación al número de flores producidas y a la sincronía en la floración para plantas del morfo Pin (A) y Thrum (B)

Finalmente, se evaluó el efecto del morfo y la esterilidad en tres estimadores del desempeño de la progenie: masa de las semillas, porcentaje de germinación y tiempo de germinación, por medio de un análisis de varianza multivariado (Manova). No se encontró un efecto significativo del morfo en la calidad de la progenie (Lambda de Wilks = 0.920, $F_{(2,17)} = 0.733$, $P=0.49$). Tampoco se encontró un efecto significativo de la esterilidad masculina sobre la calidad de la progenie (Lambda de Wilks = 0.696, $F_{(2,14)}=3.04$, $P=0.07$).

DISCUSIÓN

La EM en *E. havanense* mostró una variación continua que va de 43 a 99%. La mayor parte de los individuos (26%) tuvieron una esterilidad de 70-80% y se encontró que los mayores niveles de EM están asociados al morfo Thrum. Estos datos indican que la EM en *E. havanense* es parcial y puede considerarse como una especie parcialmente ginodioica. La esterilidad parcial ha sido explicada a partir de la acción de diferentes alelos de esterilidad en donde sólo algunos de ellos tienen su contraparte restauradora. Existen varias especies ginodioicas en donde también pueden encontrarse individuos parcialmente estériles, por ejemplo *Plantago lanceolata* (Van Damme, 1983), *Geranium maculatum* (Ågren y Willson, 1991) y *Helianthus annuus* (Stoenescu, 1978).

Se esperaba que el nivel de esterilidad masculina estuviera relacionado con la producción de frutos maduros como resultado de la reasignación de recursos a la vía femenina. Los resultados mostraron que esta relación no fue significativa. Sin embargo, al incluir en los análisis la interacción de la EM con el número de flores, se encontró que la interacción fue significativa. Es interesante que en el caso del morfo y la sincronía en la floración, también la interacción de estas variables con la producción de flores resultó ser significativa. Estos resultados muestran que debido a la relación tan alta que existe entre la producción de flores y la formación de frutos ($r^2 = 0.67$), la relación entre las variables analizadas y la adecuación se oculta, a menos que se considere la variación en el número de flores.

Las superficies de adecuación mostraron que la selección natural favorece la reproducción por la vía femenina (producción de frutos) cuando las plantas presentan una alta EM, son muy sincrónicas y producen muchas flores. Si además los individuos con

estas características presentarían una baja adecuación masculina como resultado de la esterilidad en esta vía, se esperaría que la selección natural redujera a cero la expresión en esta función por lo que finalmente se tendrían poblaciones completamente ginodioicas.

Se ha propuesto al ginodioicismo como un estado intermedio en la evolución al dioicismo, debido a que presenta una de las dos mutaciones que caracterizan a los sistemas dioicos, esto es la EM. Además, se ha sugerido que la presencia de las plantas hembra favorece la reproducción masculina de las plantas hermafroditas, ya que existe una mayor disponibilidad de óvulos. Esta situación llevaría a seleccionar favorablemente aquellas mutaciones que esterilizaran la función femenina si los recursos no invertidos en esta vía fueran reasignados para incrementar la cantidad y calidad del polen. Estos aspectos favorecerían la evolución al dioicismo.

Los modelos teóricos predicen que la evolución al dioicismo a partir de una condición ginodioica depende de varios factores, entre ellos el tipo de herencia de la esterilidad y la estabilidad temporal de las hembras (el mantenimiento de las hembras en las poblaciones). Con respecto al primer caso, se ha propuesto que la herencia núcleo-citoplasmática es la condición más favorable en la evolución al dioicismo. Y en el caso del mantenimiento temporal de las plantas hembra, los modelos predicen que su mantenimiento ocurre si producen el doble de frutos maduros que las plantas hermafroditas, ya que de lo contrario estarían en desventaja, pues estas últimas se reproducen por ambas vías sexuales. Sin embargo, si la herencia es núcleo-citoplasmática, las plantas hembra pueden permanecer en las poblaciones aún cuando no produzcan el doble de frutos que las plantas hermafroditas.

Los resultados de este estudio muestran que en *E. havanense* existe una ganancia en la adecuación por la vía femenina en los individuos con mayor nivel de EM, pues se encontró que la selección natural está favoreciendo niveles altos de EM y una alta producción de flores. También es posible que en estadios más avanzados del ciclo de vida existan ventajas en la progenie de los individuos más estériles, ya que estudios anteriores muestran que la progenie del morfo Thrum (mayores niveles de EM) tiene una tasa de crecimiento más alta y alcanzan la etapa reproductiva a una edad más corta que la progenie Pin (Ávila y Domínguez, 2000). Estas características podrían incrementar el número de semillas de una planta a lo largo de su vida.

Debido a que existen ventajas en la adecuación femenina de los individuos más estériles, y además existen evidencias de que la herencia de la esterilidad es núcleo-

citoplasmática, se sugiere que la especialización de las funciones sexuales en *E. havanense* podría favorecerse.

En cuanto a los factores ecológicos, se encontró la presencia de selección natural sobre la sincronía de la floración. Sin embargo, esto sucedió cuando se consideró como medida de adecuación el fruit set, pero no al utilizar como medida de adecuación el número de frutos maduros. Este último resultado es diferente a lo que se ha obtenido en otros años, pues la relación entre la sincronía en la floración y producción de frutos se había descrito como significativa (Domínguez, 1990). Estos resultados pueden explicarse a partir de las diferencias en el muestreo, pues en los estudios anteriores se eligieron plantas de tamaño muy similar, mientras que en este estudio (2000) se incluyó a todas las plantas de la población, por lo que la variación en el tamaño de las plantas y consecuentemente la variación en el número de flores era mayor. Es por esta razón que al no considerar en los análisis al número de flores, no se observa ninguna relación entre la sincronía y la producción de frutos.

Existen dos hipótesis principales para explicar la importancia de la sincronía en la reproducción de las plantas. Una de ellas es que promueve una mayor atracción de los polinizadores; y la otra es que incrementa el número de consortes potenciales, lo cual tiene como resultado un incremento en el tamaño efectivo de la población y en la tasa de fecundación cruzada (Augspurger, 1981; Domínguez 1991; Domínguez y Dirzo, 1995).

En estudios anteriores al presente trabajo se encontró que en *E. havanense* existe una relación significativa entre el número de flores por población (número de plantas floreciendo) y el número de visitantes florales (Domínguez, 1990). Esto indica que aquellas plantas que florecen cuando la mayoría lo hace son más visitadas por los polinizadores. Esto podría traducirse en un incremento en el número de flores polinizadas y en una mayor deposición de polen en los estigmas. Con respecto a este último punto, algunos estudios muestran que el aumento de la cantidad de polen en los estigmas incrementa la producción de frutos (Bullock y Domínguez, 1986; Horvitz y Schemske, 1988).

También se ha propuesto que la floración masiva tiene como resultado un incremento en la diversidad de polen que llega a los estigmas, lo cual promovería una disminución en los apareamientos de individuos con alto parentesco (Murawski y Hamrick, 1991) y quizá la aborción de un menor número de semillas.

Debido a que la floración sincrónica puede tener como resultado una fructificación a su vez muy sincrónica, se ha propuesto que esto podría promover una saciación de los

depredadores de semillas y, por tanto, el escape de un mayor número de semillas a la depredación. En *E. havanense* se ha visto que las plantas más sincrónicas tuvieron un menor número de semillas depredadas (Domínguez, 1990) y por esta razón se esperaría que la selección actuara más intensamente a favor de los individuos más sincrónicos. Existen otras propuestas que explican la importancia de la sincronía en la reproducción, por ejemplo, se menciona que la sincronía puede disminuir y/o evitar la competencia por el servicio de los polinizadores con otras especies (Campbell, 1985; Copland Whelan, 1989, Levin, 1970; Waser, 1983); además se ha planteado la hipótesis que una alta sincronía funciona como un mecanismo de aislamiento reproductivo (Grant, 1949). Sin embargo, estas hipótesis no fueron probadas en el presente estudio.

La distancia entre las plantas fue otro de los factores ecológicos evaluados en este análisis. Los resultados mostraron que no existe ninguna relación entre esta variable y la producción de frutos. Esto indica que las plantas muestreadas se encuentran a una distancia lo suficientemente corta como para que los polinizadores puedan visitar a todas las plantas. En un estudio realizado por Somanathan y Borges (2000) con tres especies dioicas (*Diospyros montana*, *Diospyros sylvatica* y *Garcinia talbotii*) se comparó el efecto de la distancia en la producción de frutos en poblaciones naturales (no perturbadas) y en poblaciones alteradas debido a las actividades humanas (no perturbadas). Se encontró que en sitios no perturbados la distancia entre las plantas no tiene ningún efecto en la reproducción femenina, ya que las plantas se encuentran muy cerca entre sí, mientras que en los sitios perturbados las plantas están más aisladas y la distancia se vuelve un aspecto muy relevante (Somanathan y Borges, 1999). Algo semejante a lo que pasa en los sitios no perturbados de ese estudio puede estar ocurriendo en *E. havanense*, en donde la distribución de las plantas es muy agregada y por tanto, la distancia entre los individuos compatibles no es un factor que limite la reproducción femenina.

En el presente trabajo también se encontró que el tamaño de las plantas tiene una relación positiva y estadísticamente significativa con la producción de frutos. Este resultado es muy común entre la mayoría de las plantas y puede explicarse a partir de tres aspectos, uno de ellos es que el tamaño de las plantas determina la intensidad del despliegue floral y por tanto puede promover una mayor atracción de los polinizadores (De Jong y Klinkhamer, 1994), de tal manera que la tasa de remoción y deposición del polen se incrementa. El segundo aspecto es que el tamaño de la planta determina el número de meristemas florales y por tanto el número de gametas que pueden ser

fecundadas; y el tercero es que el tamaño puede ser un indicador de la cantidad de recursos de una planta de tal manera que las plantas grandes tendrían una mayor capacidad de sustentar el desarrollo y maduración de un mayor número de frutos (Albert *et al.* 2001; Konuma y Yahara, 1997; Murren y Ellison, 1996; Ollerton y Lack, 1998; Stöcklin y Favre, 1994). En *E. havanense* no se probó la relevancia de cada uno de estos aspectos. Sin embargo en estudios anteriores, Domínguez (1990) encontró que la visita de polinizadores se incrementa con el tamaño de la planta.

Debido a que uno de los objetivos de esta tesis era analizar la importancia relativa de los factores ecológicos y genéticos, se exploraron en conjunto aquellas variables que mostraron una relación con la adecuación femenina (producción de frutos). De esta manera, se incluyó el número de flores, la sincronía en la floración y el nivel de EM, además de las interacciones número de flores*sincronía, y número de flores*EM. Los resultados de este análisis mostraron que los términos de la interacción fueron significativos. Esto indica que la importancia de la EM y la sincronía en la producción de frutos maduros no es diferente cuando se analizan por separado ambas variables o cuando se incluyen en un sólo análisis. De acuerdo a estos resultados se puede sugerir que el factor más importante en modificar la relación de la EM y la producción de frutos es el número de flores.

En el segundo modelo donde se analizan las mismas variables que se mencionan en el párrafo anterior, pero en donde se incluye al morfo en lugar de la EM, se encontró que los términos de la interacción de las flores con la sincronía y con el morfo fueron significativos. En las superficies de adecuación se observó que las plantas Thrum producen una mayor cantidad de frutos que las plantas Pin. Este resultado muestra que las plantas Thrum funcionan mejor como hembras, pues además de producir más frutos, el polen de este morfo es más estéril. Con estudios que evalúen la adecuación masculina se podrá conocer de qué manera la selección natural está actuando en ambos morfos. Es posible que en el morfo Thrum la selección esté actuando en contra de esta función debido a la baja germinación del polen, a diferencia del morfo Pin, en donde se espera que la selección natural actúe a favor de la función masculina. Si esto ocurre, entonces el dioicismo sería la ruta más favorable en la evolución del sistema reproductivo de *E. havanense*.

LITERATURA CITADA

- Abarca C. 2000. El efecto de la esterilidad masculina sobre la genética de poblaciones de *Erythroxylum havanense*, implicaciones para la evolución de la heterostilia. Tesis de licenciatura. UNAM, México, 44 pp.
- Ågren y Willson, 1991. Gender variation and sexual differences in reproductive characters and seed production in gynodioecious *Geranium maculatum*. American Journal of Botany 78:470-480
- Albert M.J. 2001. Female reproductive success of narrow endemic *Erodium paularense* in contrasting microhabitats. Ecology 82:1734-1747
- Ashman T.L. 1999. Determinants of sex allocation in gynodioecious wild strawberry: implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. Journal Evolutionary Biology 12:648-661
- Ashman T.L. 1992. The relative importance of inbreeding and maternal sex in determining progeny fitness in *Sidalcea oregana* ssp. *spicata*, a gynodioecious plant. Evolution 46:1862-1874
- Augsburger C. 1980. Mast-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. Evolution 34:475-488
- Augsburger 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
- Ávila S. 1991. Efectos maternos y paternos sobre la reproducción de semillas y el desempeño de la progenie del arbusto heterostílico *Erythroxylum havanense* Jacq. (Erythroxylaceae). Tesis de licenciatura. UNAM, México, 77 pp.
- Ávila S. y Domínguez C. 2000. Parental effects and gender specialization in a tropical heterostylous shrub. Evolution 54:866-877
- Barret S. (ed.). 1992. Evolution and function of heterostyly. Springer-Verlag. USA
- Bawa K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. Annual Reviews of Ecology and Systematics 11:15-39
- Beach J.H. y Bawa K.S. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. Evolution 34:1138-1142
- Brewbaker J.L. y Majumder S.K. 1961. Cultural studies on the pollen population effect and the self incompatibility inhibition. American Journal of Botany 48:457-464
- Bullock S.H. 1986a. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl. Ser. B 36:297-316

Bullock S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77:5-17

Bullock, S.H. y Domínguez C.A. 1986. Pruebas de limitación de fecundidad por polinizadores en dos árboles de la selva tropical caducifolia. *Brenesia* 25:197-201

Cosmides L. y Tooby J. 1981. Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. *Journal of Theoretical Biology* 89:83-129

Couvet D., Atlan E., Belhassen C y Gliddon P.-H. 1990. Coevolution between two symbionts: the case of cytoplasmic male sterility in higher plants 225-247 pp. en Futuyma D. y Antonovics J. (eds.), *Oxford surveys in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York. 1262 pp.

Cuevas E. 2000. Patrones de esterilidad masculina entre poblaciones y morfos de *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). Tesis de maestría. UNAM, México. 167 pp.

Charlesworth D. 1981. A further study of the problem of the maintenance of females in gynodioecious species. *Heredity* 46:27-39

Charlesworth D. 1989. Allocation to male and female function in hermafroditas, in sexually polymorphic population. *Journal of Theoretical Biology* 139:327-342

Charlesworth B. y Charlesworth D. 1979. The maintenance and breakdown of distyly. *American Naturalist* 114:499-513

Charlesworth D. y Charlesworth B. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist* 112:875-897

Charlesworth D. y Charlesworth B. 1979. A model for the evolution of distyly. *American Naturalist*. 114:467-498

Charnov, E. 1982. The theory of sex allocation. Princeton Univ. Press, Princeton, Nueva Jersey.

Darwin C. 1877. The different forms of flowers of the same species. John Murray, Londres.

De Jong T. y Klinkhamer P. 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology* 82:399-402

Del Castillo. 1993. Consequences of male sterility in *Phacelia dubia*. *Evolutionary trends in plants* 7:15-22

Delannay X., Gouyon P. y Valdeyron G. 1981. Mathematical study of the evolution of gynodioecy with cytoplasmic inheritance under the effect of a nuclear restorer gene. *Genetics* 99: 169-181

- Delph L. 1990. Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology* 71:1342-1351
- Domínguez C.A. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxylum havanense* Jack. (Eythroxylaceae). Tesis Doctoral. Centro de Ecología. UNAM. México
- Domínguez C.A. 1995. Genetic conflicts of interest in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 412-416
- Domínguez C.A., Ávila-Sakar G., Vázquez-Santana S. y Márquez-Guzmán J. 1997. Morph-biased male sterility in the tropical disylous shrub *Erythroxylum havanense* (Eythroxylaceae). *American Journal of Botany* 84:626-632
- Domínguez C.A. y Dirzo R. 1994. Effects of defoliation on *Erythroxylum havanense*, a tropical proleptic species. *Ecology* 75:1896-1902
- Domínguez C.A. y Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9:204-216
- Eckhart V.M. 1992. Resource compensation and the evolution of gynodioecy in *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evolution*. 46:1313-1328
- Ender J. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Frank S.A. 1989. The evolutionary dynamics of cytoplasmic male sterility. *American Naturalist*. 133:345-376
- Frankie G.W., Baker H.G. y Opler P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919
- Ganders F. 1978. The genetics and evolution of gynodioecy in *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* 56:1400-8
- Ganders F. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17:607-635
- García E. 1988. Modificaciones al sistema climático de Köppen. Limusa, México.
- Geber M. 1985. The relationship of plant size to self-pollination in *Mertensia ciliata*. *Ecology* 66:762-772.
- Gibson D. y Menges E. 1994. Population structure and spatial pattern in the dioecious shrub *Ceratolla ericoides* *Journal of Vegetation Science* 5:337-346
- Gouyon P., Vichot F. y Van Damme J. 1991. Nuclear cytoplasmic male sterility: single point equilibria vs limit cycles. *American Naturalist* 137:498-514

- Gryj E. 1990. Dispersión de frutos del arbusto *Erythroxylum havanense* Jacq. en Chamela, Jalisco. Tesis, UNAM, México
- Gryj E. y Domínguez C. 1996. Fruit removal and postdispersal survivorship in the tropical dry forest shrub *Erythroxylum havanense*: ecological and evolutionary implications. *Oecologia* 108:368-374
- Haig D. y Grafen A. 1991. Genetic scrambling as a defense against meiotic drive. *Journal of Theoretical Biology* 153:531-558
- Horvitz C.C. y Schemske D.W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for neotropical herb. *Ecology* 69:200-206
- House S. 1992. Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rainforest. *Journal of Ecology* 80:57-69
- Hurts L. 1991. Sex, slime and selfish genes. *Nature* 354:23-24
- Hurst L. 1995. Selfish genetic elements and their role in evolution: the evolution of sex and some of what that entails. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B 349:321-332
- Hurts L., Atlan A. y Bengtsson B. 1996. Genetic conflicts. *The Quarterly Review of Biology* 71: 317-363
- Ibarra J. 2000. Genética de poblaciones de *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). Una planta heterostilica con esterilidad masculina asociada al morfo "Thrum". Tesis de licenciatura. UNAM, México
- Janzen D. 1971b. Scape of *Cassia grandis* beans from predators in time and space. *Ecology* 52:664-679
- Kaul M.L.H. 1988. Male Sterility in Higher Plants. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Vol 4. Springer-Verlag, Berlin.
- Kearns C.A. e Inouye D.W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado 583pp.
- Klinkhamer P.G.L. , De Jong T. J. y De Bruyn G. 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54:201-204
- Klinkhamer, P.G.L. y de Jong T. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57:399-405

Kohn J. 1989. Sex ratio, seed production, biomass allocation, and the cost of male function in *Cucurbita foetidissima* Hbk (Cucurbitaceae). *Evolution* 47:1424-1434

Konuma A. y Yahara T. 1997. Temporally changing male reproductive success and resource allocation strategy in protandrous *Heracleum lanatum* (Apiaceae). *Journal of Plant Research* 110:227-234

Lande R. y Arnold S. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226

Lewis D. 1941. Male-sterility in natural populations of hermaphrodite plants. *New Phytologist* 40:56-63

Lloyd D.G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. *Theoretical of Population Biology* 9:299-316

Lloyd D.G. 1979. Evolution towards dioecy in heterostylous populations. *Plant Systematics and Evolution* 131:71-80

Lloyd D.G. y Webb. C.J. 1992. Evolution of Heterostyly en S.C.H. Barret (ed.), *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin. 157-178 pp

Lott E.J., Bullock S.H. y Solís-Magallanes J.A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in costal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235

Mack A. 1997. Spatial distribution, fruit production and seed removal of a rare dioecious canopy tree species (*Aglala aff flavida* Merr. et Perr.) in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 13:305-316

Maurice S., Charlesworth D., Desfeux C., Couvet D. y Gouyon P.-H. 1993. The evolution of gender in hermaphrodites of gynodioecious populations with nucleo-cytoplasmic male-sterility. *Proceedings Royal Society of Botany* 251:253-261

Maurice S., Belhassen E., Couvet D. y Gouyon P. H. 1994. Evolution of dioecy: can nuclear-cytoplasmic interactions select for maleness? *Heredity* 73:346-354

Muenchow G.E. y Grebus M. 1989. The evolution of dioecy from distyly: Reevaluation of the hypothesis of the loss of long-tongued pollinators. *The American Naturalist* 133:149-156

Murawski D. y Hamrick J. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67:167-174

Murren C.J. y Ellison A.M. 1996. Effects of habitat, plant size, and floral display on male and female reproductive success of the neotropical orchid *Brassavola nodosa* *Biotropica* 28:30-41

Ollerton J. y Lack A. 1998. Relationship between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139:35-47.

Opler P., Baker H. y Frankie G. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234-247

Ornduff R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution* 20:309-314

Paillet T., Humeau L., Figier J. 1998. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae)

Poot P. 1997. Reproductive allocation and resource compensation in male-sterile and hermaphroditic plants of *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). *American Journal of Botany* 84:1256-1265

Real L. (ed.) 1983. *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, Florida

Ross M. 1982. Five Evolutionary pathways to subdioecy. *The American Naturalist* 119:297-318

Ross M. y Gregorius H. 1985. Selection with cytoplasm interactions. II. Maintenance of gynodioecy. *Genetics* 109:427-439

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México

Schmitt J. 1983. Individual flowering phenology, plant size and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* 59:135-140

Schultz S.T. 1994. Nucleo-cytoplasmic male sterility and alternatives routes to dioecy. *Evolution* 48:1933-1945

Somanathan H. y Borges R. 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation* 94:243-256

Stacy E., Hamrick J., Nason J., Hubbel S., Foster R. y Condit R. 1996. Pollen dispersal in low density populations of three Neotropical tree species. *The American Naturalist* 148:275-298

Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279

Stöcklin J. y Favre P. 1994. Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. *Journal of Ecology* 82:735-46

Thompson J.D. y Tarayre M. 2000. Exploring the genetic basis and proximate causes of female fertility advantage in gynodioecious *Thymus vulgaris*. *Evolution* 54:1510-1520

- Udovic D. 1981. Determinants of fruit set in *Yucca whipplei*: reproductive expenditure vs. pollination availability. *Oecologia* 48:389-399
- Van Damme J. 1983. Gynodioecy in *Plantago lanceolata* L. II. Inheritance of three male sterility types. *Heredity* 50:253-273
- Van Damme J.M. y Van Delden W. 1984. Gynodioecy in *Plantago lanceolata* L. IV. Fitness components of sex types in different life cycle stages. *Evolution* 38: 1326-1336
- Vázquez-Santana, S.C., Domínguez C.A., y Márquez J. 1996. Embriología de *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). *Boletín de la sociedad Botánica de México* 59:25-33
- Vekemans X., Lefevre C., Belalla A. y Meerts P. 1990. The evolution and breakdown of the heteromorphic incompatibility system of *Armeria maritima* revisited. *Evolutionary Trends in Plants* 4:15-23
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31:39-59
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant Interactions and the evolution of breeding systems. En Real L. (ed.) *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Washintani I. 1994. Patterns of female fertility in heterostylous *Primula sieboldii* under severe pollinator limitation. *Journal of Ecology* 82:571-579