



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**”EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE UN BOSQUE TROPICAL  
CADUCIFOLIO EN EL SISTEMA DE APAREAMIENTO Y ÉXITO  
REPRODUCTIVO DE UN SISTEMA DIOICO: *Jacaratia mexicana*  
(CARICACEAE)”.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**JOSÉ MIGUEL CONTRERAS SÁNCHEZ**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

COMITÉ TUTOR:

**DR. JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFÁN**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**MORELIA, MICHOACÁN**

**MARZO 2018**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**”EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE UN BOSQUE TROPICAL  
CADUCIFOLIO EN EL SISTEMA DE APAREAMIENTO Y ÉXITO  
REPRODUCTIVO DE UN SISTEMA DIOICO: *Jacaratia mexicana*  
(CARICACEAE)”.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**JOSÉ MIGUEL CONTRERAS SÁNCHEZ**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

COMITÉ TUTOR:

**DR. JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFÁN**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**MORELIA, MICHOACÁN**

**MARZO 2018**




Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 29 de enero de 2018, aprobó el siguiente jurado para el de examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** al alumno **CONTRERAS SÁNCHEZ JOSÉ MIGUEL**, con número de cuenta **512028196**, con la tesis titulada, "**EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN EL SISTEMA DE APAREAMIENTO Y ÉXITO REPRODUCTIVO DE UN SISTEMA DIOICO: *Jacaratia mexicana* (CARICACEAE)**", realizada bajo la dirección del **DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO**:

Presidente: Dr. Armando Aguirre Jaimes  
Vocal: Dr. Eric José Fuchs Castillo  
Secretario: Dr. Antonio González Rodríguez.  
Suplente: Dra. Julieta Benitez Malvido.  
Suplente: Dr. Juan Servando Núñez Farfán.

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 07 de febrero de 2018

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



## AGRADECIMIENTOS

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

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Becario 269858) por otorgarme una beca que me permitió la completa dedicación a los estudios de posgrado.

A los proyectos que financiaron el presente trabajo:

**Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM):**

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

Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) Proyecto IV200418.

**Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)**

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

Proyecto 2015-250996, 2016-271449, 2017-280505, 2018-293701:  
“Laboratorio nacional de análisis y síntesis ecológica para la conservación de recursos genéticos (LANASE)”

Proyecto CB-2009-131008

Proyecto SAGARPA-CONACYT-291333.

A mi tutor principal, Dr. Mauricio Quesada Avendaño.

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Juan Servando Nuñez Farfán y Dr. Juan Antonio Gonzalez Rodríguez,



## AGRADECIMIENTOS PERSONALES.

Al doctor M. Quesada por confiar siempre en mi aun cuando no siempre cumplí las expectativas. Gracias por todo el apoyo, por todas las enseñanzas académicas y de vida, gracias por permitirme ser parte de su laboratorio durante estos ya más de 10 años. Por que todo que aprendí de la ciencia es gracias a usted.

A los miembros de mi comité tutorial el Dr. Juan Nuñez y el Dr. Antonio González por toda su ayuda, comentarios y enseñanzas, gracias por inspirarme a continuar en todo momento con este proyecto y gracias por ser parte de mi formación académica.

Al comité de jurado de examen: Dres. Julieta Benítez M., Antonio González R., Armando Aguirre J., Erick Fuchs C. y Juan Núñez F., por todos sus apreciables comentarios a este trabajo.

A mis padres por su gran apoyo como siempre, saben bien que estoy infinitamente agradecido.

A Lilia Espinosa, Lilia Jiménez y a Armando Rodríguez por su eficiencia y amabilidad en todos cada uno de los trámite a distancia que implica el posgrado.

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

Al Biólogo Gumersindo Sánchez por todo el apoyo y su gran amistad, de verdad mil gracias "Tío Gume".

A Nan y Machin por su amistad incondicional y ayuda en todo momento, gracias por ser una gran inspiración para mi vida, por que son parte de mi familia.

A Rami y Lore por todos los consejos, enseñanzas, apoyo, ayuda, revisiones, etc., gracias por su gran amistad y buenos momentos vividos.

A Rober, por la gran amistad y buena vibra, por que siempre has sido un gran consejero de vida, hijo a, hijo b, hijo c. Gracias por todo Rober

A Bamby por esa gran amistad-hermandad, por todas las vivencias y aprendizajes juntos.

A Martirux por esa gran amistad incondicional, por todo el apoyo y buenos consejos, mil gracias.

Al Vic por esas enseñanzas en Chamela, asesorías, buenas platicas constructivas y buena onda.

A Baduel por la buena vibra, la amistad y la ayuda en campo y laboratorio.

Al Sayayin, por la gran amistad y todas las asesorías informáticas brindadas.

A Marichu por esa gran amistad-hermandad, por toda esa buena vibra y todas esas buenas vivencias y viajes compartidos.

Al Pingui Jacob, por todos esos grandes e inolvidables momentos que pasamos como amigos-hermanos, por que la sufrimos en campo más de una vez, por todos los consejos, por que "ahí como lo ven" he aprendido mucho de ti.

A Eliot, Iris y Janeth por salvar la colecta con su ayuda en campo.

Gracias a todas las personas que durante todos estos años han sido parte del laboratorio del Doc. Quesada, una lista interminable de buenos compañeros.

DEDICATORIA.

A Nene y a mis padres por todo el amor dado,  
a mis cachorros que pagaron  
las consecuencias de  
mi desorden.



## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	5
ANTECEDENTES.....	6
METODOLOGÍA.....	10
Sitio de estudio.....	10
Especie de estudio.....	11
Ubicación y determinación de sexo de árboles.....	12
Densidad y distribución espacial de individuos masculinos y femeninos.....	14
Determinación de adecuación femenina.....	16
Conteo y peso de semillas.....	16
Determinación de adecuación masculina.....	16
Visitantes florales.....	18
Germinación de semillas.....	18
ANÁLISIS DE DATOS.....	21
Densidad, proporciones sexuales y tamaño de árboles.....	21
Distribución espacial de árboles.....	22
Distancia entre arboles femeninos y masculinos.....	22
Árboles masculinos alrededor de árboles femeninos.....	23
Patrón espacial.....	23
Adecuación de los arboles femeninos: producción y peso de frutos y semillas.....	25
Producción Polen.....	26
Visitas florales y germinación de semillas.....	26
RESULTADOS.....	26
Densidad de árboles.....	27
Proporciones sexuales y tamaño de individuos.....	28
Distribución espacial de los árboles. ....	31
Distancia entre árboles femeninos y masculinos.....	31

Árboles masculinos alrededor de árboles femeninos.....	31
Patrón espacial.....	32
Adecuación de los árboles femeninos: producción y peso de frutos y semillas.....	34
Adecuación de los árboles masculinos, producción de polen.....	38
Visitantes florales en árboles masculinos.....	41
Visitas florales en árboles femeninos.....	42
Vigor de progenie.....	44
DISCUSIÓN.....	46
CONCLUSIONES.....	54
LITERATURA CITADA.....	55

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio.....	9
Figura 2. Características reproductivas y vegetativas de <i>Jacaratia mexicana</i> .....	11
Figura 3. Características reproductivas y vegetativas de <i>Jacaratia mexicana</i> .....	12
Figura 4. Ubicación geográfica de los sitios de estudio y cobertura vegetal.....	12
Figura 5. Determinación de vecindarios de árboles.....	19
Figura 6. Comparación de tamaños (DAP) de árboles entre condiciones de bosque....	25
Figura 7. Comparación de tamaños (DAP) de árboles masculinos y femeninos en las diferentes condiciones de bosque.....	28
Figura 8. Comparación de número de árboles masculinos alrededor de árboles femeninos.....	29
Figura 9. Comparación de producción de frutos entre condiciones de bosque.....	32
Figura 10. Comparación de peso de frutos entre condiciones de bosque.....	33
Figura 11. Comparación de producción de semillas entre condiciones de bosque.....	34
Figura 12. Comparación de peso de semillas entre condiciones de bosque.....	34
Figura 13. Comparación de tamaños (DAP) de árboles femeninos en las diferentes condiciones de bosque.....	35
Figura 14. Comparación de producción de polen (20-30 micras) por flor entre condiciones de bosque.....	36
Figura 15. Comparación de producción de polen (30-40 micras) por flor entre condiciones de bosque.....	37
Figura 16. Comparación de producción de polen (20-40 micras) por flor entre condiciones de bosque.....	38
Figura 17. Visitas florales a flores masculinas de <i>J. mexcana</i> .....	39
Figura 18. Visitas florales a flores femeninas de <i>J. mexcana</i> .....	40
Figura 19. Flores femeninas de <i>J. mexcana</i> .....	40

Figura 20. Comparación de germinación de semillas con arilos en las diferentes condiciones de bosque.....	42
Figura 21. Comparación de germinación de semillas sin arilos en las diferentes condiciones de bosque.....	42
Figura 22. Dispersores de <i>J. mexicana</i> observados y semillas dispersadas.....	47

## **Resumen**

Las especies de plantas dioicas presentan individuos masculinos e individuos femeninos por separado por lo tanto se ven obligadas a ser exocruzadas y dependen completamente de los vectores de polinización para reproducirse. Actualmente se sabe que el proceso de fragmentación de los bosques puede afectar negativamente en el éxito reproductivo de las plantas y pone en riesgo la sobrevivencia de las especies ya que disminuye el tamaño efectivo de las poblaciones, modifica la dinámica de los procesos ambientales, ecológicos y genéticos. Existen pocos trabajos que evalúen los efectos de la fragmentación en la distribución y el éxito reproductivo de especies de árboles dioicos. El presente trabajo evaluó la expresión sexual, los patrones de distribución espacial y el éxito reproductivo de *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), dentro del bosque continuo de la reserva de la biósfera Chamela-Cuixmala y en fragmentos de bosque rodeados por una matriz generada por disturbios antropogénicos en el municipio de la Huerta en el estado de Jalisco, México. Se determinó que los árboles de *Jacaratia mexicana* forman pequeños vecindarios dentro de las escorrentías de las microcuencas. En términos globales los resultados de este estudio demuestran que la fragmentación de hábitat no afecta el éxito reproductivo femenino de *J. mexicana* en cuanto a producción y peso de los frutos y por el contrario se observó un efecto positivo de la fragmentación sobre la producción y el peso de las semillas. También se observó un efecto positivo de la fragmentación de hábitat sobre la producción de polen, como parámetro del éxito reproductivo masculino. Los resultados aquí presentados sugieren que la fragmentación altera las proporciones sexuales de los individuos reproductivos de *Jacaratia mexicana*. La densidad de árboles incrementó dentro de los sitios fragmentados, lo que ha modificado los patrones de distribución de los mismos y posiblemente modifique los patrones de apareamiento. Los árboles de *Jacaratia mexicana* tienen un comportamiento similar a las especies pioneras.

**Palabras clave:** Bosque tropical seco, Dioicismo, Distribución espacial, Fragmentación de hábitat.

## **Abstract**

Dioecious plant species present separate male and female individuals, therefore, they are forced to outcross and depend completely on pollination vectors to reproduce. It is now known that the process of forest fragmentation can negatively affect the reproductive success of plants and jeopardizes the survival of species, as it decreases the effective population size, modifies the dynamics of environmental, ecological and genetic processes. There are few studies that evaluate the effects of fragmentation on the distribution and reproductive success of dioecious tree species. This study evaluated the sexual expression, spatial distribution patterns and reproductive success of *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) within the continuous forest of the Chamela-Cuixmala biosphere reserve and in forest fragments surrounded by a matrix of land uses resulting from anthropogenic disturbances in the municipality of La Huerta, Jalisco, Mexico. I found that *Jacaratia mexicana* trees grow in small neighborhoods within the runoffs of microbasins. Overall, the results of this study demonstrate that habitat fragmentation does not affect the female reproductive success of *J. mexicana* in terms of production and weight of fruits, and instead, there is a positive effect of fragmentation on production and quality of the seeds. There was also a positive effect of fragmentation on pollen production, a parameter of male reproductive success. These results suggest that fragmentation negatively affects population male:female sexual rate of the reproductive individuals of *Jacaratia mexicana*, decreasing the number of male trees per female. Density of *J. mexicana* trees increased within the fragmented sites, which alters the distribution patterns of trees and possibly modifies mating patterns. *Jacaratia mexicana* have a similar behavior like pioneer specie.

Keywords: Dioicisim, Habitat fragmentation, Spatial distribution, Tropical dry forest.

## **Introducción**

La mayoría de las angiospermas del planeta presentan sistemas reproductivos hermafroditas que tienen flores perfectas con función femenina y masculina a la vez (Ainsworth, 2000). Sin embargo el 6% de las especies de angiospermas presentan individuos unisexuales, es decir, que tienen solamente función masculina a través de la producción de polen en flores estaminadas e individuos que producen solamente flores pistiladas que cumplen la función femenina produciendo exclusivamente óvulos y semillas, a este fenómeno se le conoce como dioicismo (Richards, 1986; Renner y Ricklefs, 1995 Renner S. S., 2014). Dentro de las familias que conforman a las angiospermas aproximadamente el 75% presenta alguna especie dioica (Ainsworth, 2000). El origen del dioicismo como sistema reproductivo en plantas ha sido discutido ampliamente y se han propuesto diferentes rutas evolutivas las cuales proponen la separación de los sexos en plantas como un proceso evolutivo para prevenir el endocruzamiento (e.g. Lloyd, 1975; Charlesworth y Charlesworth, 1978a, 1978b; Freeman et al., 1997; Ehlers y Bataillon, 2007). El dioicismo como sistema reproductivo impide el endocruzamiento y evita la endogamia, proceso que puede derivar en la pérdida de variación genética debido a la homocigocidad, reduciendo el éxito reproductivo, e incluso podría afectar la supervivencia de la especie. Sin embargo, aún en especies dioicas se puede dar la endogamia biparental por el apareamiento entre parientes dentro de una misma población.

El dioicismo se encuentra mayormente representado en especies de árboles de los bosques tropicales (Bawa, 1980; Machado y Lopes, 2004; Quesada et al., 2009), estos bosques han sido fuertemente afectados por disturbios antropogénicos (Sánchez-Azofeifa; 2005, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa; 2010) que han alterado, dividido y fragmentado los bosques, disminuyendo en diferente grado la biodiversidad y modificando estructura de los mismos. Tales disturbios han generado múltiples escenarios en donde se pierde el hábitat, se reducen los tamaños poblacionales y se provoca aislamiento espacial, dejando remanentes de la vegetación original de bosque rodeados por una matriz alterada (McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003). Las características de la matriz son importantes pues definen el grado de conectividad entre



los remanentes bosque y el bosque continuo (Ricketts, 2001; Lander et al., 2011). La pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales modifica la dinámica de los procesos ambientales, ecológicos y genéticos; como cambios en la humedad y temperatura (Gaël et al., 2010; Somnath, 2011), cambios en los patrones de flujo de polen o semillas, de apareamiento y de reclutamiento de plántulas, lo que finalmente puede producir deterioro en el éxito reproductivo y disminuir la adecuación de las poblaciones naturales (Ledig 1988,1992; Ellstrand y Elam, 1993; Sork et al., 1999; Ricketts T., 2001; Cascante et al., 2002; Fuchs et al., 2003; Aguilar et al., 2008; Herrerías-Diego, 2008; Eckert G. et al., 2009; Vranckx G., 2011; Breed M.F. et al., 2012). La fragmentación de hábitat reduce el tamaño efectivo de las poblaciones, es decir el número de individuos que pueden reproducirse en la población, por lo tanto se espera mayor vulnerabilidad en el éxito reproductivo de especies de plantas dioicas al ser obligatoriamente exocruzadas, además se sabe que especies exogámicas sufren mayor pérdida de alelos y loci polimórficos (Aguilar et al., 2008). Las especies dioicas tienen otras características que las hacen particularmente vulnerables a la fragmentación de bosques y al disturbio provocado por el ser humano ya que el éxito reproductivo depende completamente de la presencia de individuos del sexo opuesto en el vecindario así como de la escala espacial a la que el vector de polen opere, su comportamiento de forrajeo y la distribución espacial de plantas masculinas y femeninas dentro de la población. Por otro lado las proporciones sexuales que se desvían de 1:1 disminuyen aún más el tamaño efectivo de las poblaciones dioicas debido a sesgos en la proporción de progenitores paternos o maternos, como se ha registrado en varias especies de árboles dioicos del Bosque Tropical Seco (Stacy et al., 1996; Queenborough et al., 2007; Austerlitz F. 2012). Se espera que estos factores sean también alterados por la fragmentación de hábitat, por lo tanto es importante entender los procesos ecológicos implicados en el éxito reproductivo de los sistemas dioicos. El presente trabajo tiene como objetivo evaluar y comparar la expresión sexual, los patrones de distribución espacial y el éxito reproductivo de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), dentro del bosque continuo y en fragmentos de bosque generados por disturbios antropogénicos.

## Objetivos

### Objetivo general

Evaluar el efecto de la fragmentación del bosque en la distribución espacial y el éxito reproductivo de *Jacaratia mexicana*.

### Objetivos particulares

- Determinar y comparar la expresión sexual, las proporciones sexuales y tamaño de individuos de *J. mexicana* dentro del bosque continuo y en sitios de bosque fragmentado
- Determinar y comparar la densidad y distribución espacial de árboles de *J. mexicana* dentro del bosque continuo y en sitios de bosque fragmentado
- Determinar y comparar la adecuación femenina de árboles de *J. mexicana* vía producción de frutos y semillas dentro del bosque continuo y en sitios de bosque fragmentado
- Determinar y comparar la adecuación masculina de árboles de *J. mexicana* vía producción de polen dentro del bosque continuo y en sitios de bosque fragmentado
- Determinar y comparar el vigor de la progenie de *J. mexicana* producida en condiciones de bosque continuo y remanentes aislados de bosque.

## **Antecedentes**

Globalmente los bosques tropicales han sido severamente afectados por cambios en el uso del suelo ligados al avance de la frontera agropecuaria y urbana (los disturbios antropogénicos), que han provocado la pérdida y fragmentación de los bosques, siendo ésta la principal causa de pérdida de biodiversidad (Janzen, 1988; Quesada y Stoner, 2004). Se ha reportado que el proceso de fragmentación puede tener efectos negativos sobre la reproducción de plantas como la disminución en la producción de flores, frutos y producción neta de las semillas (Cunningham, 2000a; Lauterbach et al., 2012), así como disminución en el porcentaje de germinación de semillas (Bruna, 2002; González-DiPierro et al. 2011). La fragmentación del hábitat también puede disminuir la abundancia de polinizadores (Cunningham, 2000b) y la disponibilidad de individuos para el apareamiento (Bruna, 2002), por lo tanto modificar las interacciones planta-polinizador, lo que puede traer como consecuencia cambios en las tasas de polinización y por lo tanto afectar el éxito reproductivo de las plantas.

Aguilar y colaboradores (2006) demuestran a través de un meta-análisis que la susceptibilidad reproductiva a la fragmentación de hábitat en las plantas con flores depende del grado de dependencia de los polinizadores. Así, las especies de plantas exogámicas estrictas como lo son las autoincompatibles o las dioicas, que son totalmente dependientes de los vectores de polinización son las más afectadas negativamente por la pérdida y fragmentación del hábitat (Aguilar et al. 2006). Por el contrario, el grado de especialización en la polinización de las plantas no sería un rasgo que indique susceptibilidad reproductiva, pues tanto las plantas con polinizadores generalistas como especialistas se ven afectadas negativamente por la fragmentación. En general, se ha observado que la fragmentación de hábitat modifica la riqueza, composición, abundancia y comportamiento de los polinizadores (Wilcock y Neiland, 2002; Steffan-Dewenter et al., 2002; Ashworth et al., 2004; Winfree et al. 2009). La disminución de polinizadores por causa de la fragmentación de hábitat implica una mayor limitación de polen para las plantas, tanto en términos de cantidad como de calidad de polen, por lo que puede afectar no sólo la cantidad de prole sino también

las características biológicas de la progenie generada en un evento reproductivo. Desde el punto de vista genético, se ha observado que la diversidad genética de las poblaciones, de especies principalmente exogámicas, sufren mayores pérdidas de alelos y loci polimórficos que especies endogámicas (Aguilar et al., 2008).

La fragmentación ha afectado con diferente intensidad a los bosques tropicales del mundo, aproximadamente el 40% de estos son Bosques Tropicales Secos (BTS) (Murphy y Lugo, 1986), los cuales representan tan solo el 2.4% del total de la superficie terrestre y el 7% de la superficie cubierta por bosques tropicales en el mundo (WCMW, 2000). Se sabe que se ha perdido aproximadamente el 48.5% de estos BTS en América a causa del cambio de uso de suelo (Hoekstra et al., 2005). Actualmente se conoce que los BTS de México representan aproximadamente entre el 27 y 30% de la cobertura original (Trejo y Dirzo, 2000; Trejo, 2010), de acuerdo con los análisis de la vegetación de México de Rzedowski's (1978, 1990, 1991) estos bosques albergan cerca del 20% de las especies de la flora del país y aproximadamente el 60% de sus especies se distribuyen únicamente en México. Los BTS son además uno de los ecosistemas con mayor presencia de especies dioicas y en el que aproximadamente el 25% de los árboles son dioicos (Machado y Lopes, 2004; Quesada et al., 2009).

Las especies de plantas dioicas, como en la mayoría de los animales, presentan individuos masculinos e individuos femeninos por separado. Se sabe que existen diferentes mecanismos que determinan el sexo de estas plantas, por ejemplo genes o cromosomas como en especies de *Mercurialis annua*, *Carica papaya* y *Rumex acetosa* (Horovitz, 1954; Durand y Durand, 1991; Grant, 1999), o por hormonas y/o factores ambientales como el caso de la espinaca, *Spinacia oleracea* (Freeman et al. 1994) y la marihuana, *Cannabis sativa* (Chailakhyan y Khrianin, 1987). En general existe poca información acerca de especies dioicas de árboles tropicales ya que la mayoría de los trabajos que han evaluado las proporciones sexuales se han enfocado en especies de vida corta (hierbas) y en regiones templadas.

En poblaciones naturales de bosques tropicales se ha reportado que las especies de árboles dioicos presentan sesgos significativos en las proporciones sexuales hacia una mayor frecuencia de individuos masculinos, como se ha observado

por ejemplo en la familia Myristicaceae en las especies *Iryanthera macrophylla*, *Iryanthera hostmannii* y *Virola calophylla*, en la familia Boraginaceae la especie *Cordia panamensis*, y en la familia Burseraceae para *Bursera simaroba* (Ackerly et al., 1990; Opler y Bawa, 1978; Queenborough et al., 2007), En menor medida se han observado sesgos significativos hacia los individuos femeninos, en la familia Burceraceae como en la especie *Dacryodes excelsa*, en la familia Polygonaceae en las especies *Triplaris americana* y *Coccoloba caracasana* (Forero-Montaña et al., 2010; Melampy y Howe, 1997; Opler y Bawa, 1978). También se han reportado algunas especies en donde las proporciones sexuales no difieren de 1:1 como en la familia Lauraceae la especie *Ocotea tenera*, en la familia Meliaceae en la especie *Trichilia clausenii*, en la familia Myristicaceae en las especies *Virola surinamensis* y *Virola koschnyi* (Wheelwright y Bruneau, 1992; Mollerato, 2004; Riba-Hernández et al., 2014). Conocer las proporciones sexuales en las poblaciones de especies dioicas nos indica el número potencial de parejas reproductivas dentro de la población, sesgos en las proporciones sexuales de los individuos pueden tener repercusiones importantes en la sobrevivencia de las poblaciones. Así por ejemplo, si la fragmentación afectara a las proporciones sexuales de tal modo que incrementara el sesgo hacia árboles femeninos, el polen podría ser una limitante y por lo tanto podría reducir el éxito reproductivo, si además la fragmentación disminuye la densidad de árboles masculinos podría incluso incrementar la probabilidad de extinción de la especie a nivel local (Somanathan y Borges, 2000). La disposición espacial y la proporción sexual de los individuos de ambos sexos en una población son factores determinantes en el apareamiento de plantas dioicas. De esta manera el incremento en la distancia geográfica entre los individuos masculinos y femeninos en una población de especie dioica disminuirá la probabilidad de apareamiento y por lo tanto una reducción en el éxito reproductivo femenino y masculino (Verdú y García-Fayos, 1998).

Hasta ahora existen pocos trabajos que evalúen el éxito reproductivo de especies dioicas de árboles en bosques tropicales (e.g. Somanathan y Borges, 2000; Riba-Hernández et al., 2014; Chávez-Pesqueira et al., 2014), y ninguno ha considerado el efecto de la fragmentación de hábitat en la distribución espacial y sus efectos en el

apareamiento y éxito reproductivo. Por lo tanto es de suma importancia entender los efectos que surgen de a la fragmentación de los bosques tropicales secos en especies dioicas.

## **Metodología**

### **Sitio de estudio**

El presente estudio se realizó dentro del bosque tropical caducifolio (BTC) de la Estación Biológica Chamela de la Universidad nacional Autónoma de México (EBCH), en la reserva de la biósfera Chamela-Cuixmala (RBCC) y en los alrededores de la misma, localizada en la costa del Océano Pacífico en el estado Jalisco, México (19°30'N, 105°03'O), a dos kilómetros al Oeste de la costa y 6 km al Sureste de la Bahía de Chamela (Fig.1). El tipo de clima es cálido subhúmedo ( $A_{w_{oi}}$ ) según clasificación climática de Köppen modificado por García (1988), presenta una fuerte estacionalidad en la precipitación, limitada a cuatro meses, con un promedio anual menor a los 800mm (Bullock, 1986; Bullock, 1992; García-Oliva et al., 2002). La vegetación es predominantemente de selva baja caducifolia y en menor proporción selva subperenifolia (Lott et al., 1987; Trejo y Dirzo, 2000).

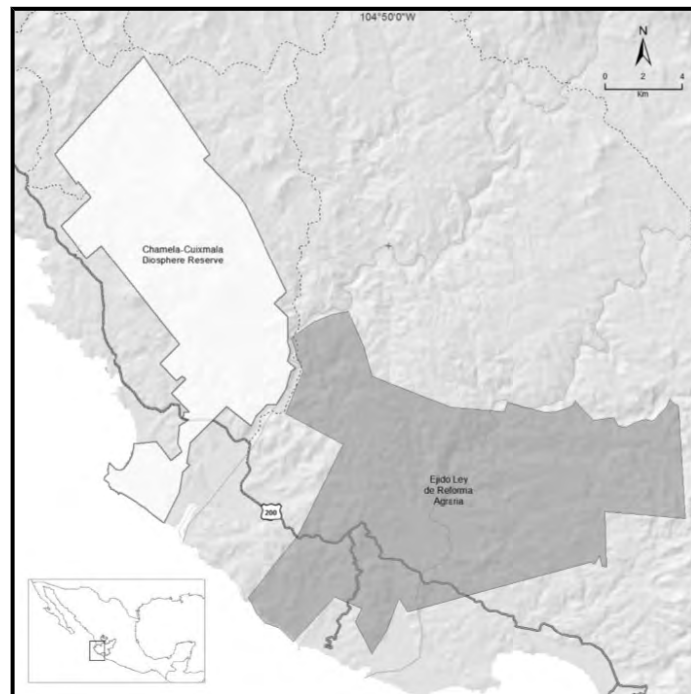


Figura 1. Mapa que muestra una región de la costa del estado de Jalisco, el polígono claro señala el límite de la reserva de la biósfera Chamela-Cuixmala (Sanchez-Azofeifa et al. 2014).



## Especie de estudio

*Jacaratia mexicana* (Caricaceae) es una especie dioica de árbol dioica del dosel del BTC. Se distribuye en regiones de bosque tropical caducifolio desde Nicaragua hasta México, en altitudes de hasta 1400m. En México en la costa del Pacífico se distribuye en los estados de

Jalisco hasta Chiapas, en el Centro de México en Morelos y Puebla, y en el Golfo de México en Veracruz, Campeche y Yucatán (Bullock, 2002). Los árboles adultos pueden llegar a medir hasta 25m de altura, tiene una corteza lisa de color gris, muy delgada con capacidad

fotosintética. Tiene hojas compuestas digitadas con cinco folíolos ovados, acuminados, siempre glabras. El xilema está principalmente formado por parénquima con escasos vasos muy grandes y nunca se desarrolla un duramen o tejido esclerenquimático. La abscisión de las hojas ocurre en octubre y aparecen brotes en mayo, pero las hojas se expanden al inicio de la temporada de lluvias (Bullock, 2002). Los árboles alcanzan la madurez reproductiva entre los 20 y 40cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), la floración ocurre principalmente de diciembre hasta abril. Se encuentra en densidades bajas aprox. 8.3 adultos y 5 juveniles por hectárea y generalmente cerca de los arroyos (Bullock 2002).

Presenta dimorfismo floral marcado, las flores pistiladas se encuentran solitarias al final de las ramas, tienen antesis nocturna, carecen de recompensa (e.g. nectar) miden aproximadamente 3.1cm de largo y son tres veces más grandes que las flores estaminadas. Las flores masculinas crecen en panícula y producen aproximadamente 1.9ml de néctar y miden 1.7cm (Bullock, 1992; Bullock, 2002; Aguirre et al., 2009, Figura 2). Tanto flores pistiladas como estaminadas tienen pétalos de color blanco, son polinizadas principalmente por polillas (Sphingidae) y abejas del género *Megalopta*. Las flores femeninas son polinizadas por engaño, no ofrecen recompensa al polinizador y tienen un olor parecido al de las flores masculinas (Bawa, 1980). Producen frutos grandes con una producción aproximada de 368 semillas por individuo, que son dispersados por aves y mamíferos (Bullock, 1992; 2002, Figura 3). En el centro de México se ha determinado para algunas poblaciones que las proporciones sexuales no

difieren de 1:1 y se ha observado que tienen expresión sexual variable, en donde existen árboles con flores masculinas, femeninas y hermafroditas (Aguirre et al., 2007; Aguirre et al., 2009).

### **Ubicación y determinación de sexo de árboles**

Durante el mes de Abril de 2012 se realizó una búsqueda exhaustiva de individuos de *Jacaratia mexicana* en un grupo de micro cuencas del arroyo Zarco dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. La búsqueda de individuos fuera de la Reserva de la Biósfera se realizó dentro de remanentes de bosque aislados (Fig. 4). Se localizaron 5 sitios de muestreo (Cuadro 1), dos de estos se encuentran dentro del bosque continuo, denominados "EBCH" y "Caiman" ambos dentro de la reserva Chamela-Cuixmala. Los tres sitios restantes son remanentes de bosque menores a 20 hectáreas que se encuentran dentro de zonas perturbadas y fragmentadas, rodeados por una matriz distinta al bosque continuo, generalmente potreros. Estos últimos sitios se denominaron "km45", "Mesa" y "Doscientos", todos los fragmentos. En cada sitio de muestreo se marcaron todos los individuos de *Jacaratia mexicana* con un diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 40cm para asegurar que formaran parte de la población reproductivamente activa, se georreferenciaron con un sistema de posicionamiento global (GPS Garmin modelo Colorado-400t). Se determinó el sexo de cada árbol a partir de la identificación de las flores producida por cada individuo.



Figura 2. Árbol de *Jacaratia mexicana* mostrando características reproductivas y vegetativas. a) 3 Flores femeninas en diferentes momentos de apertura, se encuentran solitarias. b) Flores masculinas dispuestas en panícula. c) Tallo y copa de árboles.



Figura 3. Árbol de *Jacaratia mexicana* mostrando características reproductivas y vegetativas. a) Ramas de árboles masculinos en floración, b) Hojas compuestas digitadas con cinco folíolos, c) Árbol femenino con frutos.

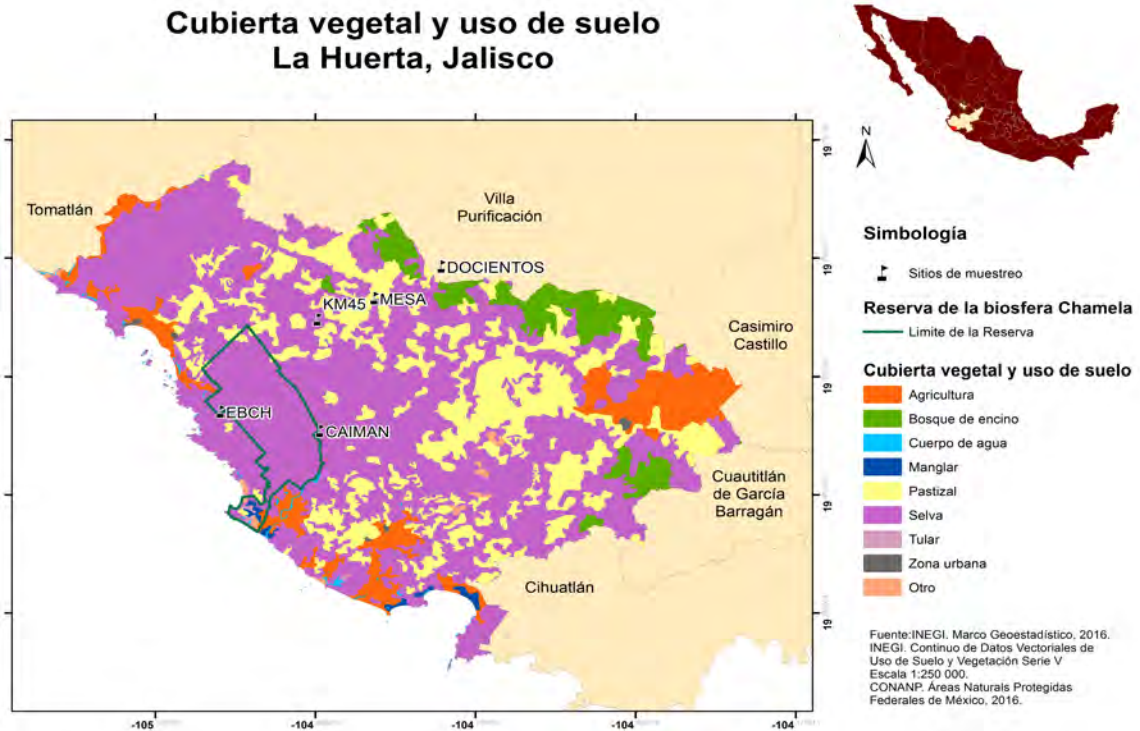


Figura 4. Mapa de cubierta vegetal de la Huerta Jalisco y los sitios de muestreo. Los sitios de bosque fragmentado se encuentran rodeados generalmente por pastizales. (INEGI 2016).

Sitio	Latitud	Longitud	Distancia Linear (Km)	
			a sitio EBCH	al límite de la RBCC
Doscientos	19°39'3.73"N	104°49'20.00"O	26.6	18.8
La Mesa	19°37'0.28"N	104°53'19.25"O	19	11.2
Km 45	19°35'26.54"N	104°56'52.82"O	13.5	5.6
Caimán	19°28'28.82"N	104°56'27.20"O	10.1	/
EBCH	19°29'59.06"N	105°02'17.15"O	/	/

Cuadro 1. Coordenadas de los 5 sitios de muestreo que se usaron en este estudio.

### Densidad y distribución espacial de individuos masculinos y femeninos

Se observó la distribución de los árboles sobre las escorrentías de los cerros con cierta agregación espacial y se propuso una metodología para determinar grupos de árboles que se nombraron “vecindarios”, se establecieron dos parámetros para determinar el grupo de árboles pertenecientes a cada vecindario. El primer criterio fue que el área total del vecindario fuese mayor o igual a una hectárea y el segundo criterio para

determinar el vecindario fue que los árboles se encontraran a una distancia de máxima de 60m del más próximo, considerando las distancias promedio reportadas para aves frugívoras, ya que es el dispersor primario de *Jacaratia mexicana* (Wenny y Levey, 1998; Wheelrigh, 1991). Para determinar la densidad y distribución espacial de los árboles se realizaron análisis a partir de los puntos georreferenciados en cada sitio de muestreo utilizando el software Quantum Geographic Information System versión 2.0.1 (QGIS) y el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2012).

Inicialmente se generaron círculos de 30 metros de radio alrededor denominados “buffers” de cada árbol en el software QGIS, de ésta forma se determinaron los vecindarios considerando únicamente los árboles que traslaparan los buffers generados, si el buffer generado en determinado árbol no se traslapa con algún otro buffer significa que se encuentra a una distancia mayor de 60m. Posteriormente se generó un cuadrante sobre cada vecindario, los límites del cuadrante los determinaron los buffers de los árboles, a partir de estas áreas se calculó la densidad de árboles de cada vecindario.

Se observó la distribución de los árboles sobre las escorrentías de los cerros con cierta agregación y se propuso una metodología para determinar grupos de árboles que se nombraron “vecindarios”, se establecieron dos parámetros para determinar el grupo de árboles pertenecientes a cada vecindario. El primer criterio fue que los árboles se encontraban a una distancia menor de 60m del más próximo, y el segundo criterio fue que el área total del vecindario fuese mayor o igual a una hectárea. Para determinar la densidad y distribución espacial de los árboles se realizaron análisis a partir de los puntos georreferenciados en cada sitio de muestreo utilizando el software Quantum Geographic Information System versión 2.0.1 (QGIS) y el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2012). Inicialmente se generaron buffers de 30 metros de radio alrededor de cada árbol en el software QGIS, de ésta forma se determinaron los vecindarios considerando únicamente los árboles que traslaparan los buffers generados. Posteriormente se generó un cuadrante sobre cada vecindario, los límites del cuadrante los determinaron los buffers de los árboles, a partir de estas áreas se calculó la densidad de árboles de cada vecindario.



### **Determinación de adecuación femenina**

En los meses de Junio-Julio de 2012 se colectaron frutos de individuos femeninos de los cinco sitios de muestreo. A partir del total de árboles marcados se incluyeron en los muestreos aquellos cuyo DAP fuera mayor o igual a 60 cm con el fin de asegurar que estos individuos reproductivos formaran parte del tamaño efectivo de la población. Dentro de cada sitio de muestreo se eligieron 10 árboles femeninos, con excepción "Caimán" con 9, los arboles femeninos se seleccionaron considerando que estos se encontraran lo más distante posible uno de otro y que el conjunto de los mismo cubriera la mayor área posible del sitio de muestreo. En cada árbol se cuantifico el número total de frutos y se colectaron 5 frutos al azar, todos los frutos colectados se pesaron con una báscula digital (Brookestone modelo SKU:605956p). Únicamente se colectaron frutos maduros que no presentaran daños (e.g. picaduras de aves). Posteriormente se extrajeron las semillas de la pulpa de los frutos colectados, se secaron bajo sombra y se guardaron en sobres de papel. Finalmente los frutos se preservaron dentro de bolsas de plástico y sílica gel para evitar humedad.

Durante el mes de Julio del 2013 se realizó una segunda colecta de frutos en los 5 sitios de muestreo. En este muestreo se colectaron dos frutos de seis arboles por cada sitio, en total 12 frutos por sitio. Nuevamente los frutos se pesaron y se extrajeron las semillas, se secaron bajo sombra y se guardaron en sobres de papel, finalmente se preservaron dentro de bolsas de plástico y sílica gel para evitar humedad.

### **Conteo y peso de semillas.**

Con la finalidad de evaluar la adecuación de los árboles femeninos se determinó la producción de semillas de cada fruto y posteriormente determinó el peso seco de una muestra aleatoria de 10 semillas por fruto de cuatro frutos de cada árbol colectado en el año 2012 (Ohaus, modelo Explorer E02140).

### **Determinación de adecuación masculina**

Durante los meses de Febrero y Abril del año 2013 se colectaron flores de los arboles masculinos con la finalidad de evaluar la adecuación de estos vía producción de polen.

Se incluyeron en el muestreo únicamente aquellos árboles masculinos cuyo DAP fuera mayor o igual a 60cm para asegurar que estos formaran parte del tamaño efectivo de la población. Los árboles se seleccionaron considerando que estos se encontraran lo más distante posible uno de otro y que el conjunto de los mismo cubriera la mayor área posible del sitio de muestreo. En cada sitio se colectaron muestras de 11 árboles y de cada uno se colectaron 3 inflorescencias de distintas ramas. Una vez colectadas las ramas se llevaron al laboratorio de la EBCH, se colocaron en agua y se cortaron al menos 11 flores por individuo. El corte de las flores se realizó al inicio de la apertura de los pétalos ya que se observó que la antesis de las anteras ocurre antes de la apertura de la flor. Las flores se cortaron a la altura de la base de los pétalos para evitar la pérdida de polen y se colocaron dentro de tubos viales de 1.5ml. Los tubos se conservaron abiertos sobre una base, se colocaron bajo el sol durante un periodo de 6 a 10 horas, posteriormente se cerraron en bolsas plásticas con cierre hermético y sílica gel para mantener las flores secas. En total se colectaron 121 flores por sitio de muestro. Las muestras se trasladaron al laboratorio de Ecología Evolutiva y Conservación de Bosques Tropicales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la Universidad Nacional Autónoma de México (IIES-UNAM), en donde se tomó una muestra de 8 flores de manera aleatoria para medir el tamaño de 20 granos de polen de cada una. Las muestras de polen de cada flor se hidrataron con agua destilada y se colocaron en un porta objetos con el fin de medir el tamaño de una muestra de los granos de polen. Estas mediciones se realizaron en un microscopio estereoscópico (Zeiss-Stemi 200-C) con cámara digital (AxioCamICc 5) en el software *ZEN Imaging Software 2011* (Blue edition).

Para cuantificar la producción de polen por flor se tomó una muestra de 10 a 12 flores de cinco árboles de cada sitio de muestreo. A cada flor se le extrajo la mayor cantidad de polen posible bajo un protocolo que se estandarizó en el laboratorio, el cual consistió en los siguientes pasos: 1) La flor se colocó en un vial y se agitó utilizando un el vortex (Scientific Industries Mod. G560) durante un periodo de 10 a 12 minutos. 2) Se extrajo la flor y el tubo se colocó en la centrifugadora (Eppendorf Mod. 5415D) a 13500 revoluciones por minuto durante 15 minutos. 3) Se desprendieron los pétalos de la flor y



se colocaron en un nuevo tubo vial con las anteras, este tubo se agitó nuevamente en el vortex durante 10 a 12 minutos. 4) Nuevamente se extrajeron las estructuras florales y el tubo se colocó en la centrifuga a 13500 revoluciones por minuto durante 15 minutos. Finalmente, una vez que el polen se encontraba en el fondo de los viales se colocó 0.5ml de solución salina al 2% para rehidratar el polen. El polen ya hidratado se agregó en un frasco de 200ml que contenía 150ml de solución salina al 2% para ser analizada en el contador de partículas Elzone II 5390 analyzer. Por cada muestra se tomaron 3 medidas de forma repetida con una duración de 120 segundos cada una.

### **Visitantes florales**

Ya que la apertura de las flores femeninas de *Jacaratia mexicana* es nocturna (Bawa, 1980; Bullock, 2002), se realizaron filmaciones después de las 19:00 horas con una videocámara Sony (Handycam Super Steady Shot HDR-SR12) y una lámpara infrarroja en los meses Enero y Febrero de 2013. Previamente las flores se localizaron durante la tarde y se eligieron aquellas cuyas características de desarrollo determinaban su apertura esa misma noche. Cada filmación duró 3.5 horas, se filmaron en total 14 horas en 4 individuos femeninos de bosque continuo en la EBCH, 24.5 horas en 7 individuos femeninos de sitios de bosque fragmentado. También se filmaron 6.4 horas en flores que fueron cortadas y colocadas en floreros al aire libre en la EBCH ya que en muchas ocasiones las características de los árboles y del lugar en donde se encontraban dificultaban las filmaciones.

Ya que las flores masculinas abren en diferentes horas del día, se hicieron observaciones diurnas de las visitas en una rama durante 10 minutos en 11 árboles de cada sitio de muestreo y se tomó registro fotográfico de las morfoespecies para su identificación.

### **Germinación de semillas.**

En el mes de Septiembre de 2012 se tomó una muestra de 32 semillas por árbol, 8 semillas provenientes de 4 frutos, de cada una de los árboles femeninos de los sitios muestreados en ese año. Las semillas se plantaron bajo condiciones de invernadero,

en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES-UNAM), dentro de bolsas de polietileno con una mezcla de sustrato compuesto de PeatMoss y arena (1:3). En total se sembraron 504 y 960 semillas de individuos de bosque continuo y de fragmentos de bosques respectivamente.

Durante el mes de Junio de 2013 se aplicaron dos tratamientos de escarificación a dos grupos de semillas colectadas en el año anterior. Cada tratamiento se aplicó a una muestra de 180 semillas del bosque conservado y 270 semillas de sitios fragmentados. Las semillas provenían de seis árboles tomados de manera aleatoria en cada sitio de colecta, cinco frutos por árbol y 15 semillas por fruto.

El primer tratamiento se realizó con pequeñas modificaciones a la metodología utilizada por Barrera et al. (2004) y por Barrera-Martinez(2007) en sus estudios con *Jacaratia mexicana*. El tratamiento consistió en ocho pasos; 1) inicialmente las semillas se colocaron en agua destilada durante un periodo de 8 a 10 minutos; 2) después se lavaron con detergente al 2%(v/v) y simultáneamente se rasparon con un colador de acero para remover las arilos que rodean la testa de la semilla; 3) posteriormente se enjuagaron con suficiente agua destilada para eliminar el detergente; 4) al término del enjuague se colocaron en una solución de etanol al 70% durante un minuto; 5) nuevamente se lavaron con agua destilada; 6) el siguiente paso del tratamiento consistió en colocar las semillas en hipoclorito de sodio con 1% de cloro libre por 10 minutos; 7) nuevamente se lavaron con agua destilada de 3-4 veces y 8) finalmente las semillas permanecieron en agua destilada por 24 horas para permitir su hidratación. Al terminar el periodo de hidratación las semillas se colocaron en cajas de Petri con un sustrato de humus vegetal y dentro de una cámara de germinación a una temperatura de  $30 \pm 3^{\circ}\text{C}$ , con fotoperiodos de 12 horas de luz, en el IIES-UNAM.

El segundo tratamiento consistió inicialmente en colocar las semillas durante 48 horas dentro de agua destilada y estéril, después de este periodo de tiempo fueron tratadas con ácido sulfúrico( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) al 80% durante un minuto, finalmente se enjuagaron de 4 a 6 veces con agua destilada. Al terminar el tratamiento las semillas se colocaron dentro de una cámara de germinación dentro cajas de Petri con el mismo sustrato y bajo las mismas condiciones del primer tratamiento.

Durante los meses de Julio-Agosto del año 2013 se realizaron diferentes tratamientos de escarificación de semillas en la EBCH-UNAM:

- Inicialmente se tomó una muestra control de manera aleatoria de 10 semillas por fruto de los árboles colectados en Junio-Julio de 2012 (5 frutos por árbol), en total 10 árboles por sitio con excepción del sitio Caimán donde fueron 8 árboles. La misma metodología se usó para las semillas colectadas en el año 2013 (2 frutos por árbol), en total 6 árboles por sitio.
- Posteriormente se extrajo una segunda muestra de los dos años de colecta, con los mismos criterios del grupo control. La diferencia en este tratamiento fue que a esta nueva muestra de semillas se les removieron las dos capas que rodean la testa.
- Un último tratamiento se realizó en una muestra de semillas extraídas de las colectas de ambos años 2012 y 2013. Esta vez la muestra de semillas fue de seis arboles tomados de manera aleatoria de cada sitio de colecta, 15 semillas por fruto de dos frutos por árbol. A este grupo de semillas se les aplicó un tratamiento en donde se removieron los dos arilos que cubren la testa de las semillas, se colocaron en ácido sulfúrico ( $H_2SO_4$ ) al 5% durante 24 horas, posteriormente se lavaron de 3 a 5 veces en agua destilada y se colocaron en agua destilada durante 24 horas.

Una vez terminados los tratamientos en los diferente lotes, las semillas se plantaron en charolas de plástico con un sustrato compuesto por una mezcla en una proporción 3:1 de arena y suelo del bosque de zonas de lomerío, conformado por Leptosoles, Luvisoles, Cambisoles, y Regosles (Cotler et al., 2002). Posteriormente se colocaron bajo malla sombra en condiciones naturales y se regaron con agua diariamente durante 34 días.

## Análisis de datos

### **Densidad, proporción de sexo y tamaño de árboles**

Durante el muestreo en los sitios de estudio se observó que los árboles forman vecindarios dentro de las escorrentías de los cerros, debido a esto se generó un cuadrante sobre cada vecindario dentro del programa QGIS, los límites del cuadrante se determinaron a partir los buffers de los árboles de las orillas del vecindario. Una vez que se generaron los cuadrantes se obtuvo el área del cuadrante y a partir de estas áreas se calculó la densidad de árboles en vecindario (Fig.5).

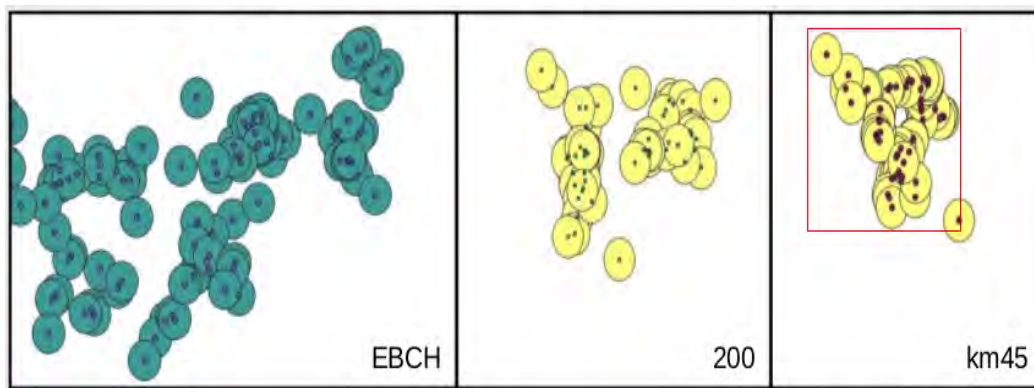


Figura 5. Vecindarios con los buffers de 30m de radio alrededor de los árboles en los diferentes sitios de muestreo, en la condición de bosque continuo (EBCH) y bosque fragmentado (Doscientos y Km45).

El análisis de la proporción sexual de cada sitio de muestreo se realizó con pruebas de chi-cuadrado. Se realizaron análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000), para determinar diferencias en el DAP de los arboles entre las condiciones de bosque y entre árboles masculinos y femeninos, en estos análisis se consideraron como variables los cinco sitios de muestreo y la condición del sitio (continuo o fragmentado), con un anidamiento del sitio de muestreo en la condición (fragmentado o continuo). Se clasificaron los individuos según el DAP con un rango de 20cm a partir de los 40 cm (ejemplo 40-60, >60-80). Así se cuantificaron árboles masculinos y femeninos dentro de cada clase y, se realizó una prueba de Kolgomorov-Smirnov en cada sitio de muestreo para determinar si existían diferencias entre el número de árboles masculinos y femeninos dentro de las

clases de DAP. A partir de las clases de DAP generadas para cada sitio de muestreo se realizó una prueba Mann-Whitney para determinar si existía diferencia entre el número de clases en las que se encuentran los árboles masculinos y femeninos. Finalmente se obtuvo la proporción de árboles masculinos y femeninos dentro de tres clases de DAP, de 40-60 cm, >60-100cm y >100cm.

### **Distribución espacial de árboles**

**Distancia entre arboles femeninos y masculinos.** Inicialmente en cada sitio de muestreo se determinaron y analizaron las distancias entre los individuos masculinos y femeninos. Para este primer paso se crearon dos capas de puntos en software QGIS 2.0.1 para cada sitio de muestreo a partir de los puntos georreferenciados, en una de las capas se representaron los arboles femeninos y en la otra los masculinos. Después se creó una matriz de distancias entre ambas capas con las herramientas de análisis del mismo software. Para determinar si las distancias entre árboles masculinos y femeninos diferían entre los sitios de muestreo y la condición del bosque se realizaron análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000). Un primer modelo de análisis incluyó 10 árboles femeninos de cada sitio de los cuales se colectaron frutos en el año 2012, se consideraron como variables los cinco sitios de muestreo (Km45, Mesa, 200, EBCH y Caimán), la condición del sitio (continuo o fragmentado), la distancia de 20 árboles masculinos más cercanos a cada uno de los 10 árboles femeninos del sitio y un anidamiento del sitio de muestreo en la condición (fragmentado o continuo).

Posteriormente se realizó un segundo análisis similar al anterior, en donde se usó el mismo modelo de análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000) incluyendo a 10 árboles femeninos de cada sitio de las cuales se colectaron frutos en el año 2012, se consideraron las mismas variables, los cinco sitios de muestreo, la condición del sitio (continuo o fragmentado), un anidamiento del sitio de muestreo en la condición (fragmentado o continuo), a diferencia del primer análisis en este último se consideró la distancia de 10 árboles masculinos más cercanos a cada uno de los 10 árboles femeninos del sitio.

**Árboles masculinos alrededor de árboles femeninos.** Nuevamente con el software QGIS 2.0.1 se realizó un análisis con las dos capas de puntos antes mencionadas para cada sitio de muestreo, el análisis consistió inicialmente en generar buffers con diferentes radios (30, 50, 100, 150, 200 y 250 metros) a cada uno de los árboles femeninos de los cuales se colectaron frutos en el año 2012, después se contaron los árboles masculinos que se encontraban alrededor de cada árbol femenino dentro de cada uno de los buffers. Para determinar si el número de árboles masculinos dentro de los buffers de un árbol femenino difieren entre los sitios de muestreo y la condición del bosque se realizaron nuevamente análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000) para cada uno de los buffers por separado, en el modelo del análisis se consideraron nuevamente como variables los cinco sitios de muestreo, la condición del bosque (continuo o fragmentado) y el número de árboles masculinos.

**Patrón espacial.** Finalmente se realizaron análisis de patrones espaciales usando la librería *Spatstat* (Baddeley y Turner, 2005) dentro del lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2012) a partir de los puntos georreferenciados en cada uno de los vecindarios definidos anteriormente. Dentro de la librería *Spatstat* se usó la función K de Ripley (Ecuación 1), una herramienta informativa de segundo orden que determina el patrón general de la distribución espacial de puntos. Este análisis usa todas las distancias de punto-punto para describir los patrones de la distribución en un espacio bidimensional, así como estadísticos de primer orden como el promedio de distancias, individuo más cercano y la varianza de las distancias, lo que finalmente genera un gráfico con los valores observados y los intervalos de confianza que determinan el tipo de distribución.

$$K(t) = n^{-2} |A| \sum_{i \neq j} W_{ij}^{-1} I_t(u_{ij})$$

Ecuación.1. Función K de Ripley, en donde n es el número de eventos (puntos o plantas) en el cuadrante analizado, A es el área del cuadrante en metros cuadrados, I es una variable contable,  $u_{ij}$  es la distancia entre los eventos  $i$ -ésimo y  $j$ -ésimo y  $W_{ij}$  es el factor de corrección del efecto de borde.

El análisis espacial de patrones de puntos  $K(t)$  coloca un círculo de radio  $t$  sobre los centros de todos los puntos, cuenta el número de vecinos dentro de este radio y determina el promedio de puntos dentro de cada círculo. La distancia  $t$  es determinada por el investigador, no debe ser mayor a  $1/2$  de la distancia menor del cuadrante en donde se encuentran los puntos. Una vez que se calcula el promedio de árboles a una distancia determinada  $t$  se comparan con valores esperados bajo la hipótesis nula de Aleatoriedad Espacial Completa (CSR). Se usan simulaciones de Monte Carlo para crear los intervalos de confianza que determinen que los valores de  $K(t)$  son congruentes con CRS. Para reducir la dependencia espacial y estabilizar las varianzas, se usó la transformación de la raíz cuadrada de los resultados  $K(t)$ , que es  $L(t)$  (Ecuación 2.), sugerida por Besag, 1977 y usada también por P. Riba-Hernández et al. 2014, la ventaja de esta transformación es que esta función tiene una gráfica más informativa que y con mayor resolución que la gráfica de  $K(t)$ .

$$L(t) = \sqrt{K(t)/\pi} - t$$

Ecuación 2. Función de la transformación  $K(t)$  a  $L(t)$ .

En las gráficas generadas por  $L(t)$  la atracción espacial o agregación de los puntos se asume si  $L(t) > 0$ , mientras que valores negativos indican una tendencia regular o independencia espacial o repulsión espacial. Los valores  $L(t)$  dentro del intervalo de confianza son consistentes con la hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa. El área considerada en cada análisis dependió del tamaño del vecindario, el cual se obtuvo a partir de un cuadrante generado con base en los límites de los buffers de 30 m de radio que se colocaron en cada árbol, de esta forma se evitó que el área tuviera un efecto en la determinación del patrón de distribución de *Jacaratia mexicana*.

Se realizaron cuatro análisis diferentes con la función  $K$  de Ripley en cada vecindario de los sitio de muestreo: La primera prueba con la función  $K(t)$  consistió en analizar la distribución espacial de todos los árboles de *Jacaratia mexicana* dentro de los vecindarios sin asignar el sexo de cada árbol. La segunda y tercera prueba con la

función  $K(t)$  consistieron en analizar la distribución de los árboles masculinos y femeninos de manera independiente.

La cuarta prueba se realizó para analizar la distribución de los árboles masculinos alrededor de los femeninos en de cada sitio de muestreo, en esta prueba se usó una variación en la función  $K(t)$  que es  $K_{12}(t)$  que a diferencia de la primera esta es bivariada. En esta prueba se asignan dos identidades en la serie de puntos georreferenciados, 1 y 2 ó  $i$  y  $j$ , en este caso árboles masculinos y femeninos, a partir de esta asignación se realiza el análisis de distribución considerando el número de puntos 1 (masculinos) alrededor de los puntos 2 (femeninos).

En todas las pruebas se usaron los mismos criterios para determinar  $t$ , para todos los análisis el intervalo de distancia en el que se hace la búsqueda fue de 5 metros y se usó una corrección de borde isotópica (Ripley, 1991), los intervalos de confianza de  $L(t)$  se construyeron a partir de 999 simulaciones Poisson (i.e. CSR).

Finalmente se aplicó a todos los vecindarios la prueba estadística de desviación máxima absoluta o prueba Diggle - Cressie - Loosmore -Ford, implementada como *dclf.test* del paquete *spatstat*, propuesta por Loosmore y Ford (2006) y descrita también por Diggle (2003). En esta función se prueba la hipótesis nula de que el patrón espacial de puntos es aleatorio (CRS). Para evaluar el nivel de significancia del *dclf.test* se realizaron 999 simulaciones de Poisson.

### **Adecuación de los arboles femeninos: producción y peso de frutos y semillas**

Para comparar la producción y el peso de frutos y semillas por árbol entre el bosque continuo y el bosque fragmentado se realizaron análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000) en donde se incluyó un modelo que consideró como variables los cinco sitios de muestreo y la condición del bosque en el sitio (continuo y fragmentado), así como un anidamiento del sitio de muestreo en la condición del bosque y como covariable el DAP del árbol.

Posteriormente se realizó otro análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000) en donde se comparó el tamaño de los árboles femeninos (DAP) que se consideraron para los análisis de



producción de frutos. En este análisis nuevamente se consideraron dentro del modelo los cinco sitios de muestreo, la condición del bosque en el sitio (continuo y fragmentado) y un anidamiento del sitio de muestreo en la condición del bosque (fragmentado o continuo).

### **Producción de polen.**

Para analizar y comparar la producción de polen en las flores colectadas de individuos masculinos, se obtuvo inicialmente el promedio de las tres mediciones que se hicieron a cada muestra de polen de flor en el contador de partículas Elzone II 5390 analyzer, posteriormente con los valores obtenidos se realizaron análisis de varianza de dos factores usando el procedimiento GLM del software SAS (SAS versión 9.3, 2000), el modelo del análisis incluyó como variables los cinco sitios de muestreo, la condición del bosque en el sitio (continuo y fragmentado), un anidamiento del sitio de muestreo en la condición del bosque y el DAP de cada árbol del cual se colectaron las flores se agregó como una covariable.

### **Visitantes florales y germinación de semillas.**

Debido a que en las horas de filmaciones se observaron tasas de visitas muy bajas o nulas, no se aplicaron pruebas estadísticas, solo se cuantificaron y registraron. De igual forma las tasas de germinación durante 30 días fueron muy bajas y por lo tanto solo se aplicó estadística descriptiva.

### **Resultados.**

En total se localizaron y etiquetaron dentro del bosque conservado 239 árboles mayores a 40cm de DAP, 181 se localizaron en diferentes zonas de la EBCH y el sexo fue determinado en 165, en el sitio Caimán se localizaron 58 y el sexo fue determinado en 54 árboles. En los sitios de bosques fragmentados se localizaron y etiquetaron 258 árboles mayores a 40cm, en el Km 45 se localizaron 107 árboles y se determinó el sexo de 98, en el sitio Mesa se localizaron 100 y se determinó el sexo de 86 y finalmente en el sitio 200 se localizaron 51 árboles y se determinó el sexo de 49.

Se observó que el 49.2% de los árboles del bosque fragmentado tenían tamaños (DAP) entre 40 y 80 cm de DAP, a diferencia de los árboles del bosque continuo en donde solo el 20.7% se encontraban dentro de la misma categoría de tamaño (Figura 6).

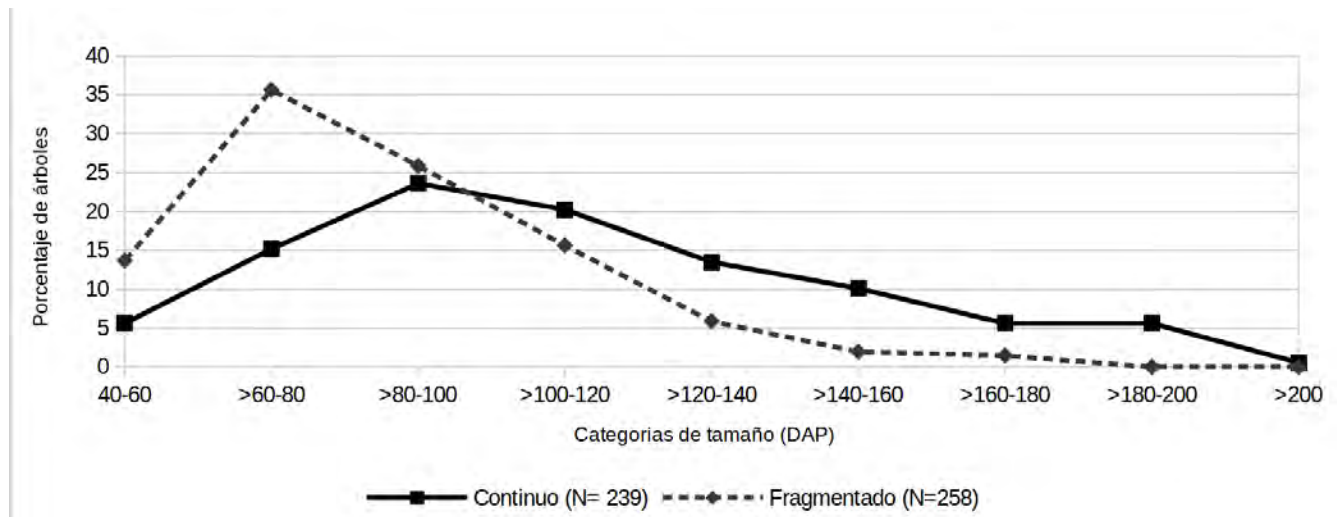


Figura 6. La gráfica presenta el total de árboles del muestreo en las dos condiciones de bosque y el porcentaje de árboles dentro de cada clase de tamaño (DAP).

**Densidad de árboles.** Como se mencionó anteriormente *J. mexicana* forma pequeños vecindarios dentro de las zonas de escorrentías de las microcuencas; se encontraron 12 vecindarios de este tipo en el bosque continuo, 8 en la EBCH y 4 en Caimán. En el bosque fragmentado se encontraron 6 vecindarios en total, dos vecindarios en cada sitio de muestreo (Cuadro 2). Los resultados revelaron que la densidad de árboles por hectárea dentro de estos vecindarios difiere significativamente entre las condiciones de bosque ( $F_{1, 18} = 9.11, P = 0.023$ ) y que la densidad de árboles es mayor en los sitios de bosque fragmentado (media  $\pm$  EE,  $7.3 \pm 0.97$ ) que en los sitios de bosque conservado (media  $\pm$  EE,  $4.37 \pm 0.53$ ) y no se encontró un efecto significativo del sitio anidado a la condición del paisaje ( $F_{3, 18} = 0.56, P = 0.66$ ).

Sitio (Vecindarios)	Densidad de árboles		
	Mínima	Máxima	Promedio (D.E.)
EBCH (8)	2.3	6.3	4.5(1.3)
Caimán (4)	2.9	7	4.4(1.8)
Km 45 (2)	8.3	8.6	8.4(0.2)
Mesa (2)	5.1	8.1	6.6(2.1)
Doscientos (2)	5.7	8.8	7.2(2.2)

Cuadro 2. Densidad de árboles por hectárea en cada sitio de muestreo, se muestra la densidad mínima y máxima encontrada en los grupos y el promedio.

### Proporciones sexuales y tamaño de individuos.

Las pruebas de chi-cuadrada revelaron que únicamente en el sitio EBCH de bosque continuo que las proporciones sexuales difieren de 1:1, donde se encontró que hay 1.7 árboles masculinos por cada árbol femenino. Los cuatro sitios de muestreo restantes no difieren de las proporciones sexuales esperadas (Cuadro 3).

Sitio	Resultado ji-cuadrado	Proporción observada (M :H)
EBCH	$X^2=12.05 > X^2_{0.005(1)}$	1.7 : 1
Caimán	$X^2=0.3 < X^2_{0.005(1)}$	1.1 : 1
Km 45	$X^2=2.0 < X^2_{0.005(1)}$	1.1 : 1
Mesa	$X^2=4.5 < X^2_{0.005(1)}$	1.2 : 1
Doscientos	$X^2=2.1 < X^2_{0.005(1)}$	1.4 : 1

Cuadro 3. Resultado pruebas ji-cuadrada para las proporciones sexuales de los arboles por sitio de estudio

El análisis de varianza de dos factores mostró diferencias significativas en el tamaño de los árboles al comparar el tamaño de los árboles (DAP) entre las condiciones de bosque ( $F_{1, 383} = 29.36$ ,  $P < 0.0001$ ) y reveló que en el bosque continuo el DAP de los árboles es mayor (media  $\pm$  EE, 104.07cm  $\pm$  2.85) que los árboles del bosque fragmentado (media  $\pm$  EE, 84.6cm  $\pm$  2.1). Sin embargo, no se encontraron diferencias

significativas en el tamaño de los árboles (DAP) entre árboles femeninos (media  $\pm$  EE, 105.2cm  $\pm$ 4.4) y árboles masculinos (media  $\pm$  EE, 116.1cm  $\pm$ 3.5) dentro del bosque continuo ( $F_{1, 176} = 3.7, P=0.056$ ). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el tamaño de los árboles (DAP) árboles femeninos (media  $\pm$  EE, 81.4cm  $\pm$ 2.6) y masculinos (media  $\pm$  EE, 88.3cm  $\pm$ 2.3) en el bosque fragmentado ( $F_{1, 207} = 3.87, P=0.050$ ).

Los resultados de las pruebas Kolgomorov-Smirnov encontraron diferencias entre el número de árboles masculinos y femeninos en cada rango de clase de 20cm de DAP dentro de las dos condiciones de bosque, en el bosque continuo ( $D_{0.05,9,89} = 11 < D_{max} = 35$ ) y en los fragmentos de bosque ( $D_{0.05,7,92} = 11 < D_{max} = 21$ ). Las mismas pruebas Kolgomorov-Smirnov se aplicaron en cada uno de los 5 sitios analizados mostraron que no hay diferencias entre el número de árboles masculinos y femeninos en 2 de los sitios de muestreados (Continuo-Caimán y Fragmentado-Km45) y en los tres sitios restantes (EBCH, Mesa y Fr200) si se encontraron diferencias significativas en el número de árboles por clase (Cuadro 4). Las pruebas U-Mann-Whitney no revelaron diferencias significativas en el número de clases de tamaños de árboles masculinos y femeninos dentro del bosque continuo ( $U=45 < U_{0.05(2)8,9}$ ) ni en el bosque fragmentado ( $U=17.5 < U_{0.05(2)7,7}$ ), los mismos resultados se encontraron al realizar la prueba en cada uno de los sitios (Cuadro 4).

Sitio	Resultado prueba Kolgomorov	Resultado prueba Mann-Whitney
EBCH	$D_{max}=38 > D_{0.05,9,51} ++$	$U=45 < U_{0.05(2)8,9} **$
Caimán	$D_{max}=4 < D_{0.05,6,18}$	$U=17.5 < U_{0.05(2)5,6} **$
Km45	$D_{max}=6 < D_{0.05,6,42}$	$U=18 < U_{0.05(2)6,6} **$
Mesa	$D_{max}=11 > D_{0.05,7,35} ++$	$U=31 < U_{0.05(2)7,6} **$
Doscientos	$D_{max}=6 = D_{0.05,7,21} ++$	$U=16 < U_{0.05(2)4,6} **$

Cuadro 4. Resultado las pruebas Kolgomorov-Smirnov y Mann-Whitney. ++ Hay diferencias en el número de árboles por tamaño de clases. \*\* No hay diferencias en el número de clases entre sexos

Los porcentajes de número de árboles dentro de los 3 intervalos de clase de tamaño (40-60 cm, >60-100cm y >100cm), revelaron que en las dos condiciones de bosque los árboles masculinos están en mayor proporción en el intervalo de clase de tamaño >100cm de DAP que los árboles femeninos. También se encontró que los árboles femeninos se encuentran en mayor proporción que los árboles masculinos en el intervalo tamaño >60-100cm de DAP (Figura 7). Este patrón de porcentaje de árboles masculinos en el intervalo de clase DAP >100cm se repite en 4 de los cinco sitios. En el intervalo de clase menor (DAP 40-60) se encontró que los árboles femeninos están en mayor proporción en el sitio de bosque continuo Caimán y en dos sitios de bosque fragmentado Km45 y Mesa, en los dos sitios restantes los árboles masculinos se encuentran en mayor porcentaje que los femeninos. En el intervalo de clase intermedio de DAP (>60-100cm) se observó que los sitios Caimán, Km45 y Mesa los árboles masculinos de encuentran en mayor porcentaje que los femeninos.

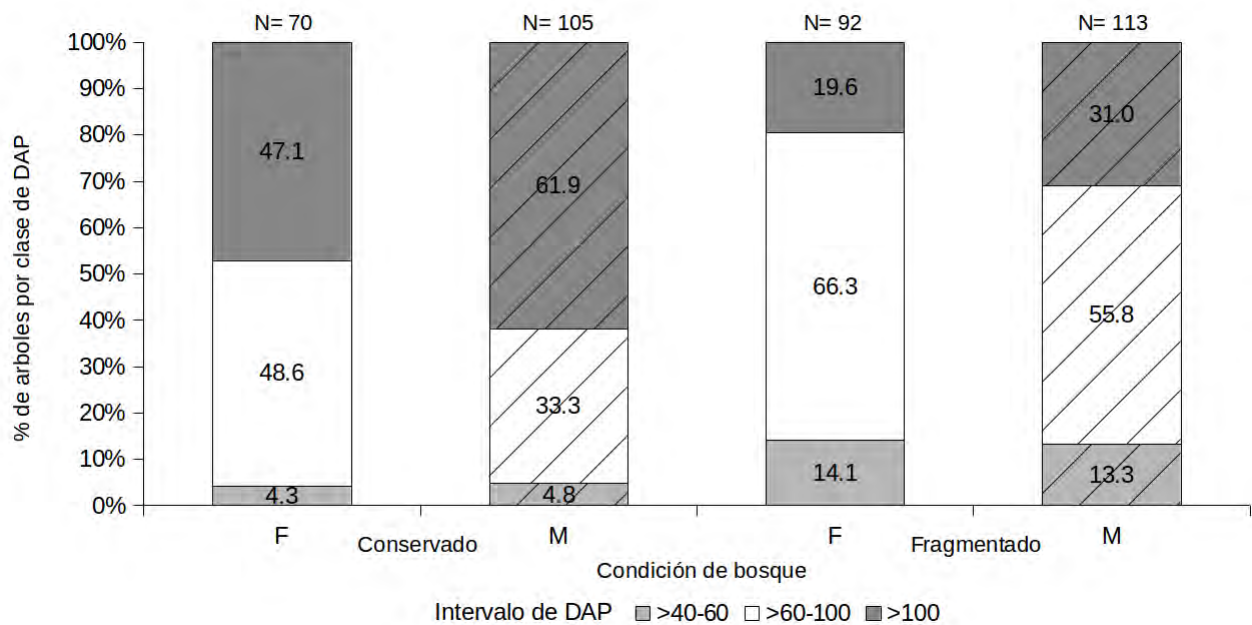


Figura 7. Porcentaje de árboles masculinos (M) y femeninos (F) divididos en tres clases de DAP en las diferentes condiciones de bosque. Las columnas rayadas representan a los árboles masculinos.

### **Distribución espacial de los árboles.**

**Distancia entre árboles femeninos y masculinos.** El resultado del análisis de varianza de dos factores para la distancia entre los 10 árboles masculinos más cercanos a cada uno de los 10 árboles femeninos reveló que existen diferencias significativas entre las condiciones de bosque continuo y fragmentado ( $F_{1,500} = 135.89$ ,  $P < .0001$ ), en donde la distancia entre árboles masculinos y femeninos es mayor dentro del bosque continuo (media  $\pm$  EE,  $122.06 \pm 4.1$ ). El mismo patrón se encontró al evaluar las distancias de los 20 árboles masculinos más cercanos a los 10 árboles femeninos, con diferencias significativas entre las condiciones de bosque ( $F_{1,1000} = 261.7$ ,  $P < .0001$ ) y nuevamente la distancia promedio entre los árboles masculinos y femeninos es mayor en el bosque continuo (media  $\pm$  EE,  $97.7 \pm 3.8$ ). En los dos análisis se encontró un efecto de la población anidada en la condición ( $F_{3,500} = 14.06$ ,  $P < .0001$  y  $F_{3,1000} = 20.15$ ,  $P < .0001$ , para 10 y 20 árboles masculinos respectivamente).

**Árboles masculinos alrededor de árboles femeninos.** Los análisis de varianza de dos factores realizados para el número de árboles masculinos dentro de cada buffer, generado alrededor de cada árbol femenino, indican que existen diferencias significativas entre las condiciones de bosque para cada uno de los 6 buffers, estos resultados muestran que hay más árboles masculinos alrededor de los árboles femeninos en los sitios de bosque fragmentado que dentro del bosque continuo (Figura 8 Cuadro 5).

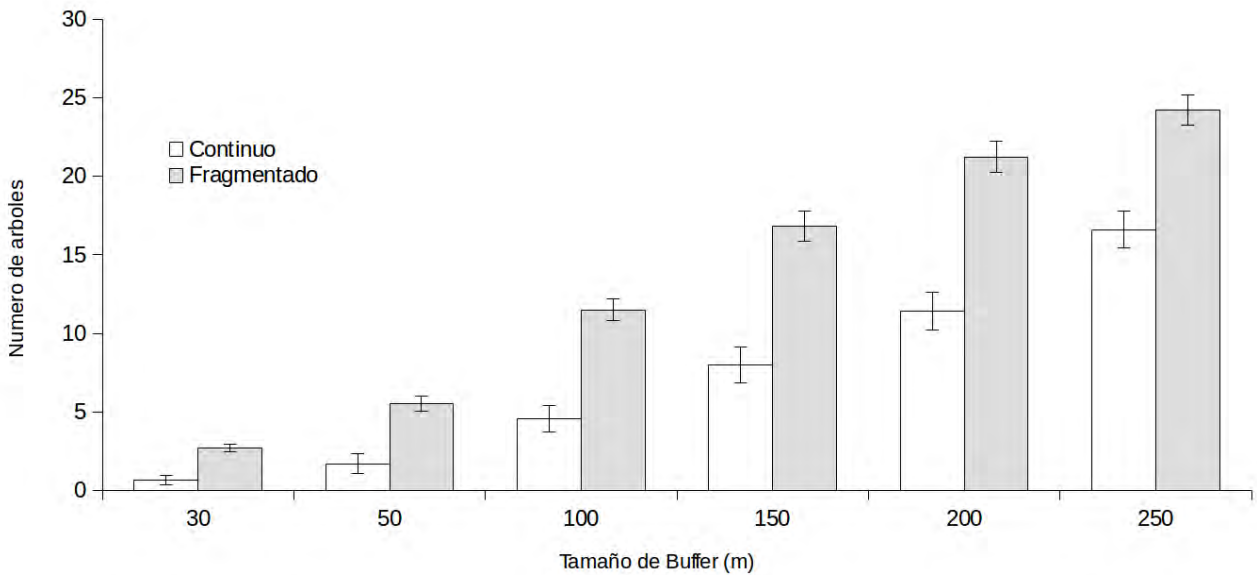


Figura 8. Número de árboles masculinos dentro de cada buffer alrededor de árboles femeninos en las dos condiciones de bosque.

	Buffer (mts)					
	30	50	100	150	200	250
Condición F <sub>1,50</sub> =	26.20, p<.0001	23.80, p<.0001	40.39, p<.0001	35.09, p<.0001	39.48, p<.0001	25.69, p<.0001
Sitio(Condición) F <sub>3,50</sub> =	1.43, p= 0.2468	0.37, p = 0.7736	0.48, p= 0.6981	2.09, p= 0.1150	3.53, p= 0.0221	5.19, p= 0.0037

Cuadro 5. Resultado de las pruebas de análisis de varianza para el número de árboles masculinos dentro de cada buffer alrededor de los árboles femeninos entre condiciones de bosque para cada uno de los 6 buffers.

**Patrón espacial.** Los resultados de la primera prueba con la función  $K(t)$  para analizar la distribución espacial de *Jacaratia mexicana* en cada vecindario de los sitios de muestreo revelaron que la distribución de los árboles dentro del bosque continuo es aleatoria en 9 de los 12 vecindarios. De los 9 vecindarios con distribución aleatoria y 3 distribución agregada, 6 pertenecen al sitio de muestreo EBCH y 3 al sitio Caimán. Estos resultados contrastan con los observados en los sitios de bosque fragmentado donde solo 2 de los 6 vecindarios presentaron distribución aleatoria y cuatro distribución agregada, un vecindario del sitio Fr200 y otro del sitio Mesa. La prueba estadística de desviación máxima absoluta o prueba Diggle - Cressie - Loosmore -Ford reveló los mismos resultados (Cuadro 6).

Los resultados de las pruebas con la función  $K(t)$  de los vecindarios que se realizaron para analizar la distribución de árboles masculinos y femeninos de forma independiente dentro de cada sitio de muestreo revelaron una distribución agregada solo en los 2 vecindarios de los sitios del bosque fragmentado (Km45 y Mesa), los 16 vecindarios restantes, 12 que pertenecen al bosque continuo y 4 de bosque fragmentado, presentaron una distribución aleatoria para cada sexo.

La desviación máxima absoluta o prueba Diggle - Cressie - Loosmore -Ford, reveló que los árboles masculinos tienen una distribución agregada en tres de los seis vecindarios de bosque fragmentado y dentro del bosque continuo se encontró que los árboles masculinos de todos los vecindarios tienen distribución aleatoria. La distribución de los árboles femeninos dentro del bosque fragmentado es agregada en cuatro de los seis vecindarios y en el bosque continuo los árboles femeninos tienen una distribución aleatoria en todos los vecindarios (Cuadro 6).

Los análisis de la distribución  $K_{12}(t)$  de los árboles masculinos con relación a la distribución de los árboles femeninos revelaron que solo uno de los 12 vecindario del bosque continuo tienen distribución agregada a diferencia de los vecindarios de bosque fragmentado donde tres de los 6 vecindarios presentan distribución agregada. Los resultados del estadístico de desviación máxima absoluta revelaron que la distribución de los árboles masculinos con respecto a la distribución de los árboles femeninos es agregada en solo dos vecindarios del bosque continuo y dentro del bosque fragmentado hay cuatro vecindarios con distribución agregada. (Cuadro 6).



Condición de bosque	Sitio	Vecindario	p	p Machos	p Hembras	p MvsH
Continuo	Caimán	1	0.057	-	0.093	0.135
Continuo	Caimán	2	0.076	-	-	0.018*
Continuo	Caimán	3	0.889	-	-	0.751
Continuo	Caimán	4	0.036*	-	-	0.370
Continuo	EBCH	1	0.002*	0.062	0.1*	0.002*
Continuo	EBCH	2	0.249	0.185	-	0.512
Continuo	EBCH	3	0.267	-	-	0.446
Continuo	EBCH	4	0.112	-	-	0.761
Continuo	EBCH	5	0.600	0.448	-	0.461
Continuo	EBCH	6	0.741	-	-	0.925
Continuo	EBCH	7	0.059	-	-	0.103
Continuo	EBCH	8	0.203	-	-	0.112
Fragmentado	Fr200	1	0.004*	0.071	0.009*	0.011*
Fragmentado	Fr200	2	0.155	0.472	-	0.070
Fragmentado	Mesa	1	0.001*	0.001*	0.001*	<0.001*
Fragmentado	Mesa	2	0.527	-	-	0.336
Fragmentado	Km45	1	0.001*	0.002*	0.002*	<0.001*
Fragmentado	Km45	2	0.001*	0.038*	0.045*	0.002*

Cuadro 6. Resultado de las pruebas dclf para cada vecindario, donde se pone a prueba la hipótesis nula que el patrón espacial de puntos es aleatorio (CRS). La columna p es el resultado del patrón de distribución de todos los árboles de cada vecindario, la columna “p Masculinos” y “p Femeninos” son los resultados del patrón de distribución espacial de árboles de un solo sexo y la columna “p MvsF” son los resultados donde se comparó la distribución de los árboles masculinos con respecto a la posición de los árboles femeninos. Los espacios con guiones son las pruebas en donde el número de machos o hembras no fue suficiente para el número de iteraciones en la prueba, por lo tanto se considera que tiene distribución aleatoria. Si  $p < 0.05$  la distribución se considera agregada (\*).

### **Adecuación de los árboles femeninos: producción y peso de frutos y semillas.**

Durante los periodos de muestreo en campo se observó que la mayoría de los frutos de *Jacaratia mexicana* dentro de los fragmentos son consumidos por las aves *Melanerpes chrysogenis*, *Cacicus melanicterus* y *Calocitta Formosa*, las cuales abren los frutos cuando estos están adheridos a los árboles. Cuando las aves consumen la pulpa de los frutos, dispersan las semillas debajo de las copas de los arboles ya que estas tienen arilos suaves y pegajosos que se adhieren al plumaje pocos segundos. Los frutos caen al suelo se encuentran sin pulpa, este patrón de dispersión es más común dentro de los fragmentos de bosque que dentro del bosque continuo. Los resultados de los análisis de varianza de dos factores sobre la producción de frutos por árbol del año 2012 demostraron que no existen diferencias entre el bosque continuo y el fragmentado

( $F_{1, 50} = 0.81$ ,  $P = 0.374$ ). Tampoco se encontró un efecto significativo de la población anidada a la condición ( $F_{3, 50} = 0.79$ ,  $p = 0.508$ , Figura 9) y si se demostró que existe un efecto del tamaño de los árboles (DAP) sobre el número de frutos que producen los árboles femeninos ( $F_{1, 50} = 8.76$ ,  $P = 0.0049$ ).

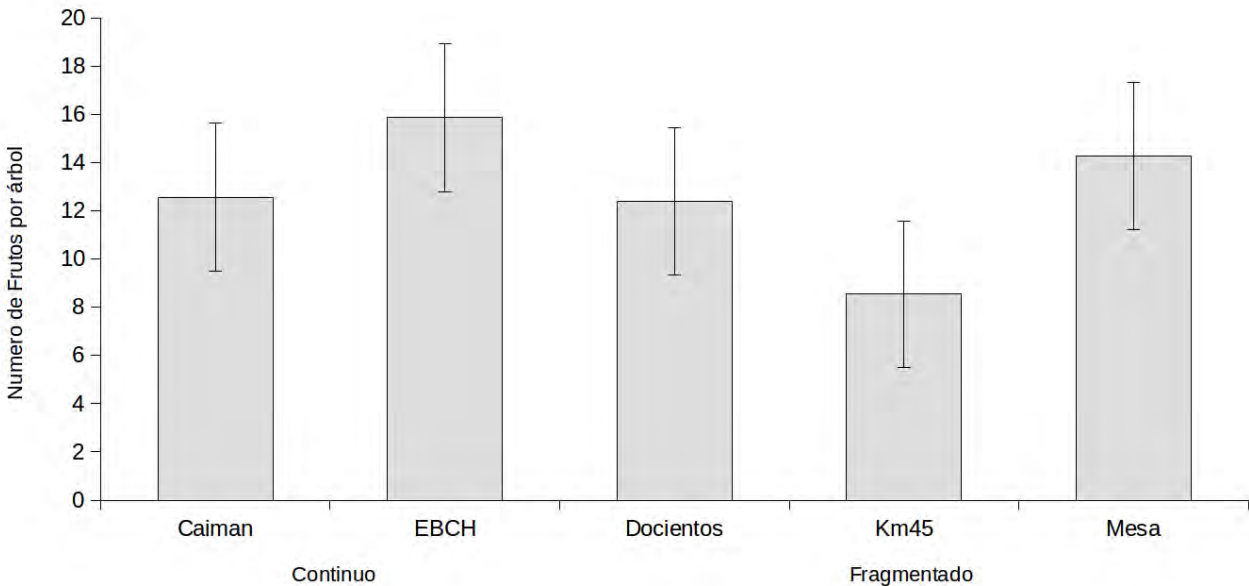


Figura 9. Producción de frutos dentro de los sitios de muestreo. No hay diferencias entre la condición del bosque ( $F_{1, 50} = 0.81$ ). Tampoco se encontró un efecto significativo de la población anidada a la condición ( $F_{3, 50} = 0.79$ ).

En ese 2012 se colectaron en total 150 frutos de los sitios de zonas fragmentadas y 100 frutos del bosque continuo. Los análisis de varianza indican que no existen diferencias significativas entre el peso de los frutos de las dos condiciones de bosque ( $F_{1, 250} = 0.19$ ,  $P = 0.66$ ) y se observó un efecto significativo de los sitios de muestreo dentro de las condiciones ( $F_{3, 250} = 7.75$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 10), este análisis también reveló que el tamaño (DAP) de los árboles no afecta significativamente a la variación del peso de los frutos ( $F_{1, 250} = 0.32$ ,  $P = 0.569$ ).

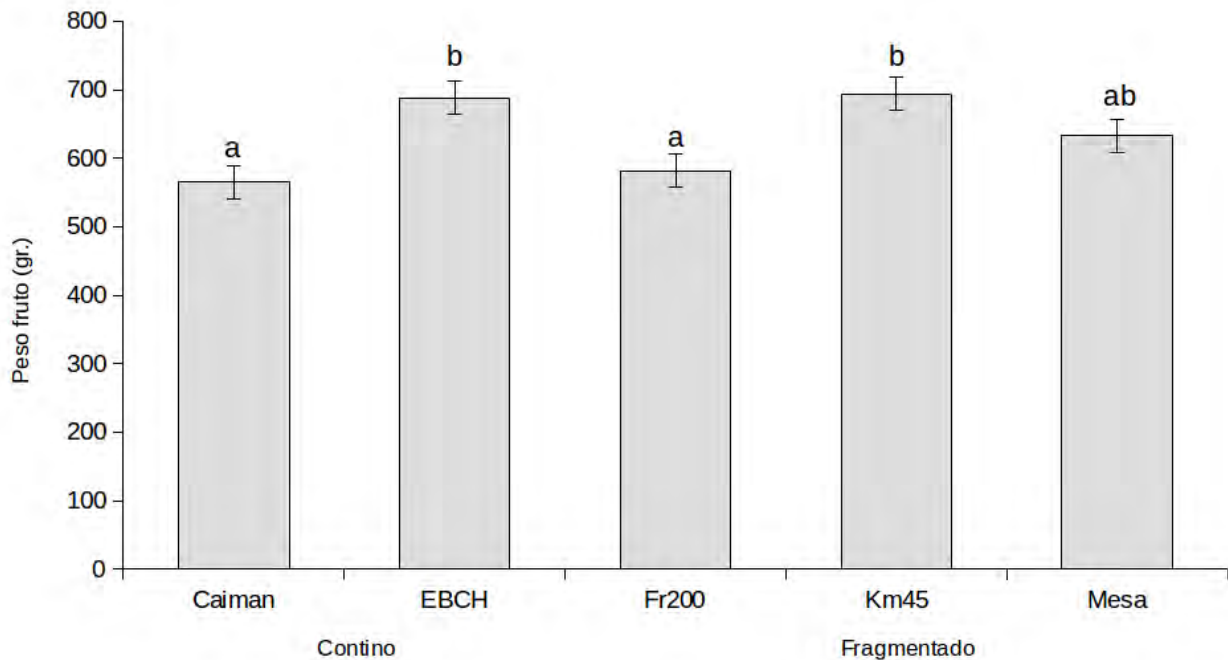


Figura 10. Peso de frutos dentro de los sitios de muestreo. No hay diferencias entre la condición del bosque, aunque si se encontró un efecto significativo del anidamiento dentro de las condiciones. Las letras iguales indican similitud, letras distintas indican diferencias.

Los análisis sobre producción de semillas por fruto mostraron diferencias significativas entre las condiciones del bosque ( $F_{1,288} = 18.7, P < .0001$ ), en el bosque fragmentado los árboles producen más semillas por fruto (media  $\pm$  EE,  $433.95 \pm 14.44$ ) que los árboles del bosque continuo (media  $\pm$  EE,  $328.52 \pm 19.63$ ), en este análisis no se encontró un efecto de la población anidado a la condición ( $F_{3,288} = 0.03, p = 0.8$ , Figura 11) y se observó un efecto del DAP sobre el número de semillas por fruto ( $F_{1,288} = 8.53, P < 0.0003$ ).

Los resultados del análisis sobre el peso de estas semillas mostró diferencias significativas entre las condiciones del bosque ( $F_{1,1668} = 57.21, P < 0.0001$ ), en los árboles femeninos del bosque fragmentado las semillas son más pesadas (media  $\pm$  EE,  $0.0647g \pm 0.0016$ ) que las semillas de árboles femeninos del bosque continuo (media  $\pm$  EE,  $0.0429g \pm 0.0023$ ). Se encontró un efecto de la población anidada a la condición ( $F_{3,1668} = 4.55, P = 0.0035$ , Figura 12) así como también un efecto significativo del tamaño de los árboles ( $F_{1,1668} = 22.03, P < 0.0001$ ).

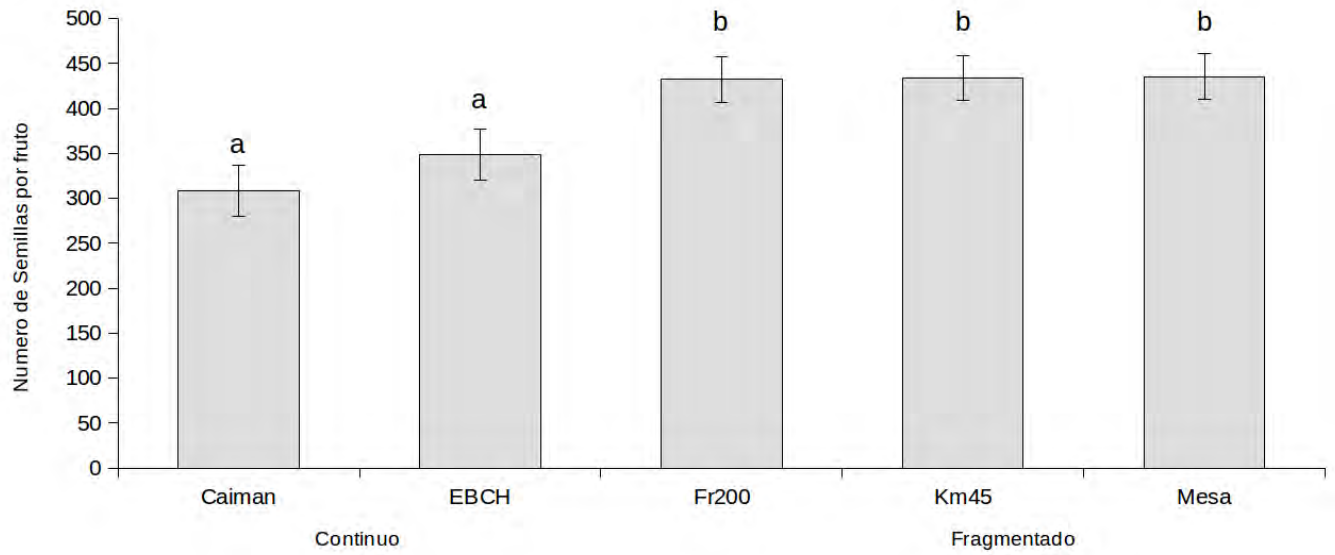


Figura 11. Producción de semillas por fruto dentro de los sitios de muestreo. Existen diferencias entre las condiciones del bosque. No se encontró un efecto de la población anidada a la condición. Las letras iguales indican similitud, letras distintas indican diferencias.

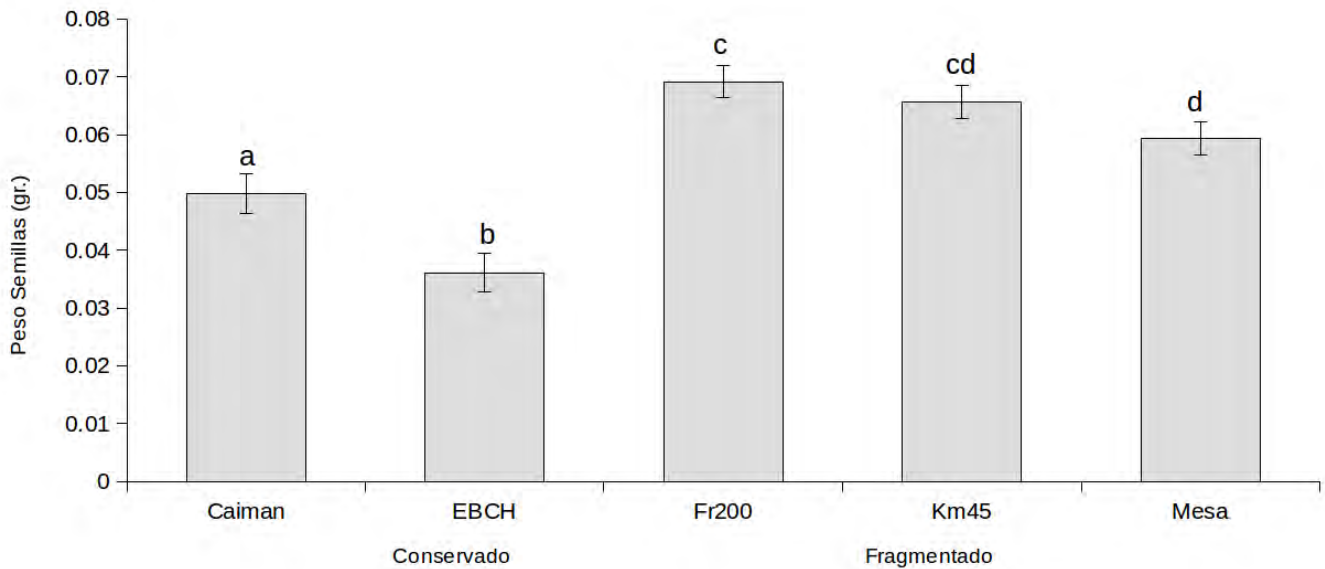


Figura 12. Peso de semillas. Se encontraron diferencias significativas entre las condiciones del bosque y de la población anidada a la condición. Las letras iguales indican similitud.

Finalmente los análisis sobre el tamaños de los árboles femeninos de las cuales se colectaron los frutos demostraron que no hay diferencias significativas en el tamaño de los árboles (DAP) entre las condiciones del bosque ( $F_{1,46}=0.01$ ,  $P=0.927$ ) y tampoco entre los sitios de muestreo ( $F_{3,46}=1.2$ ,  $P=0.32$ , Figura 13).

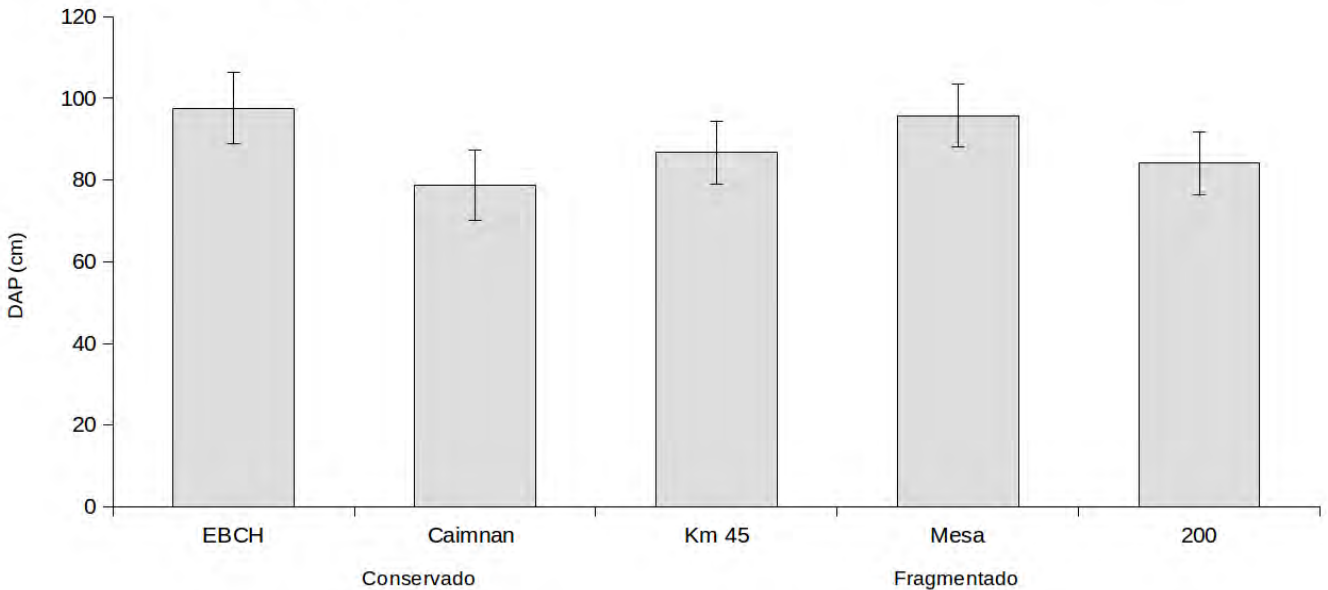


Figura 13. DAP de los árboles femeninos de las cuales se colectaron los frutos. No hay diferencias significativas entre la condición del bosque y tampoco entre los sitios de muestreo.

### **Adecuación de los árboles masculinos, producción de polen**

En el análisis de las mediciones de los granos de polen de *Jacaratia mexicana* se encontró que existe una amplia variación de tamaño (25.7 - 40 micras de diámetro), el tamaño de los granos de polen (N=65) fue de 30.5 micras  $\pm$  3.01 (media  $\pm$  DE). Considerando las medidas mínimas y máximas obtenidas de los tamaños de polen y debido a que el contador de partículas agrupa los resultados del tamaño por clases (ejemplo 10-20, 20-30 micras) se usaron los resultados de la clase 20-30 y 30-40 para cada una de las 3 mediciones tomadas de cada muestra. Los resultados del análisis de varianza sobre la producción de polen de tamaño de 20 a 30 micras mostraron diferencias significativas entre las condiciones del bosque ( $F_{1,273}=25.22$ ,  $P < 0.0001$ ), en

donde los árboles masculinos del bosque fragmentado producen más granos de polen por flor (media  $\pm$  EE, 71581.4 $\pm$  1725.9) que los árboles masculinos del bosque continuo (media  $\pm$  ES, 57093.9 $\pm$  2148.8). No hay un efecto de la población anidada dentro de la condición ( $F_{3, 273} = 1.43$ ,  $P=0.2353$ , Figura 14) y no hay un efecto del tamaño (DAP) de los árboles ( $F_{1, 273} = 0.05$ ,  $P=0.821$ ).

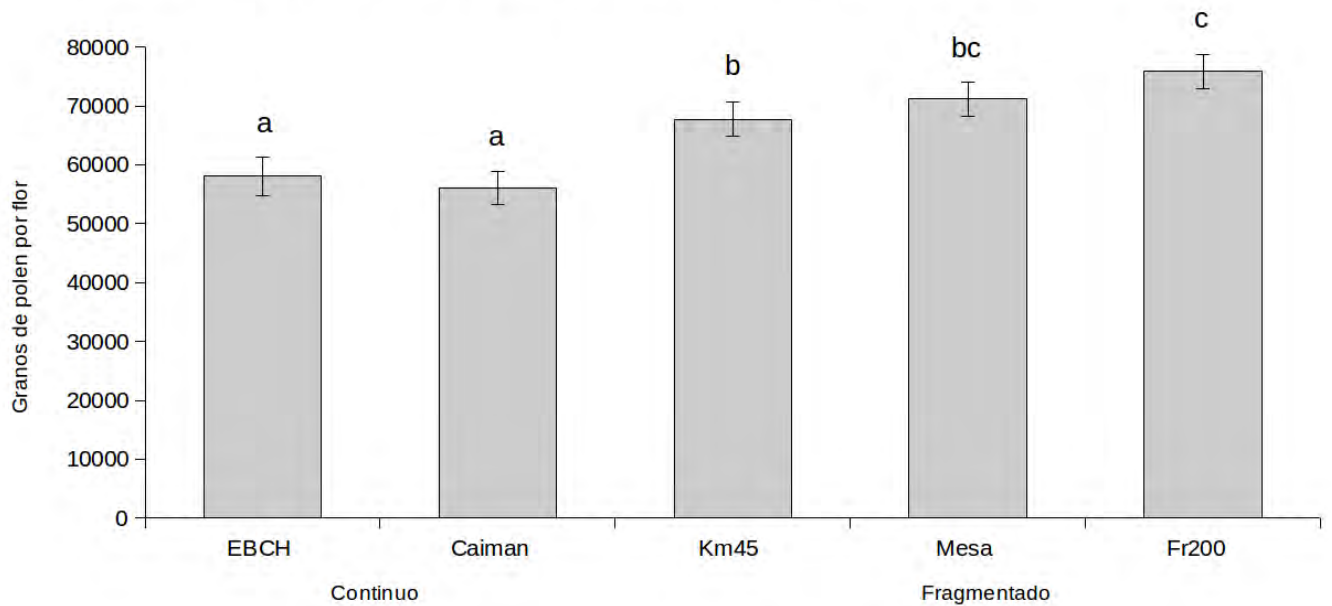


Figura 14. Numero de granos de polen de 20 a 30 micras de tamaño. Existen diferencias significativas entre las condiciones del bosque y no hay un efecto de la población anidada a la condición. Las letras iguales indican similitud.

Al considerar la categoría de tamaño de granos de polen de 30 a 40 micras no se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de bosque ( $F_{1, 273}=3.29$ ,  $P=0.07$ ) aunque las tendencias muestran mayor producción de granos de polen en sitios de bosque continuo (media  $\pm$  EE, 2859.7 $\pm$  352.9) que en árboles del bosque fragmentado (media  $\pm$  EE, 2000.7 $\pm$  283.4), tampoco se encontró un efecto de la población anidada en la condición ( $F_{1, 273}=0.72$ ,  $P=0.0538$ , Figura 15), pero si se encontró un efecto del tamaño de los árboles ( $F_{1, 273}=6.05$ ,  $P < 0.05$ ). Así mismo, la mayoría de granos de polen están en la categoría de 20-30 micras.

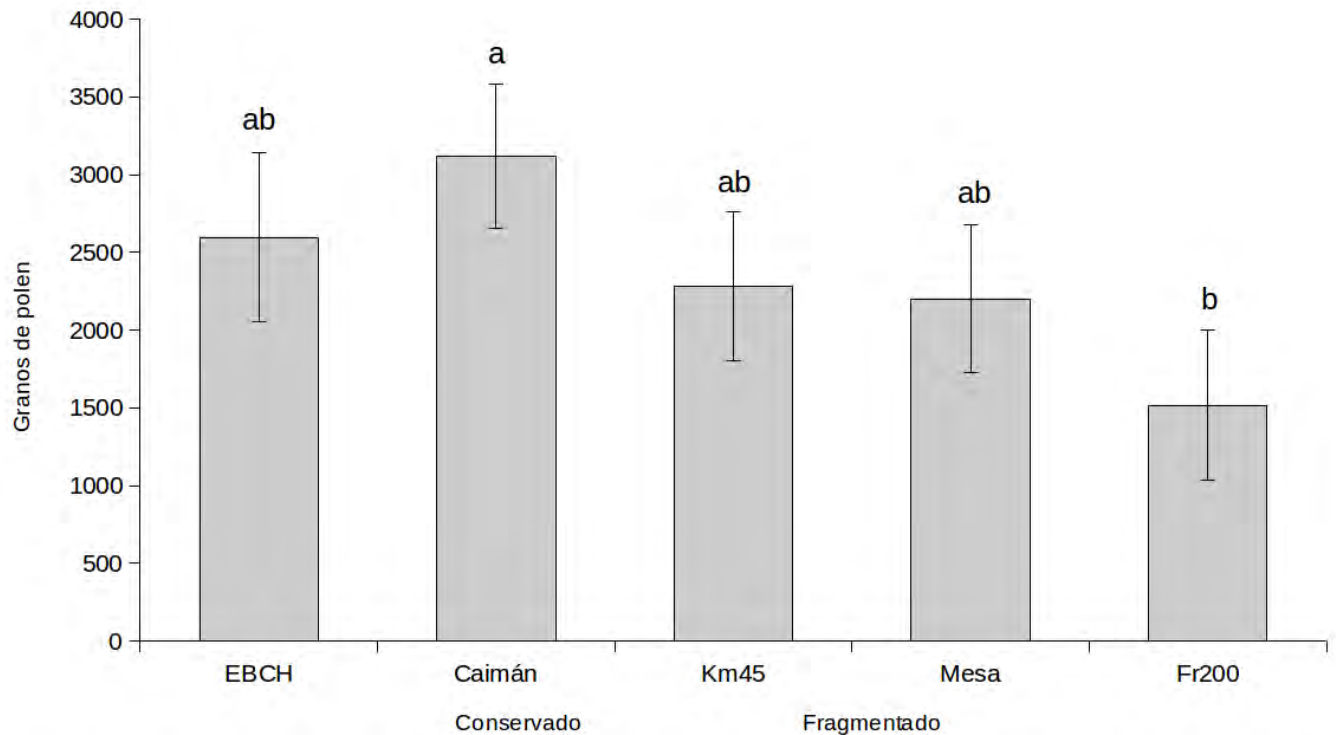


Figura 15. Numero de granos de polen de 30 a 40 micras de tamaño. No hay diferencias significativas entre las condiciones del bosque y tampoco hay un efecto de la población anidada a la condición. Las letras iguales indican similitud.

Al considerar el rango de tamaño de granos de polen de 20 a 40 micras, se encontraron nuevamente diferencias en la producción de polen entre las condiciones de bosque ( $F_{1, 273}=4.8, P <0.05$ ), se observó mayor producción de polen en los árboles dentro del bosque fragmentado (media  $\pm$  EE,  $68309.19 \pm 1911.34$ ) que en árboles del bosque continuo (media  $\pm$  EE,  $61311.03 \pm 2379.74$ ), no se encontró un efecto de la población anidada en la condición ( $F_{1, 273}=1.94, P= 0.124$ , Figura 16) y nuevamente se encontró un efecto del tamaño de los árboles (DAP), ( $F_{1, 273}=4.9, P <0.05$ ).

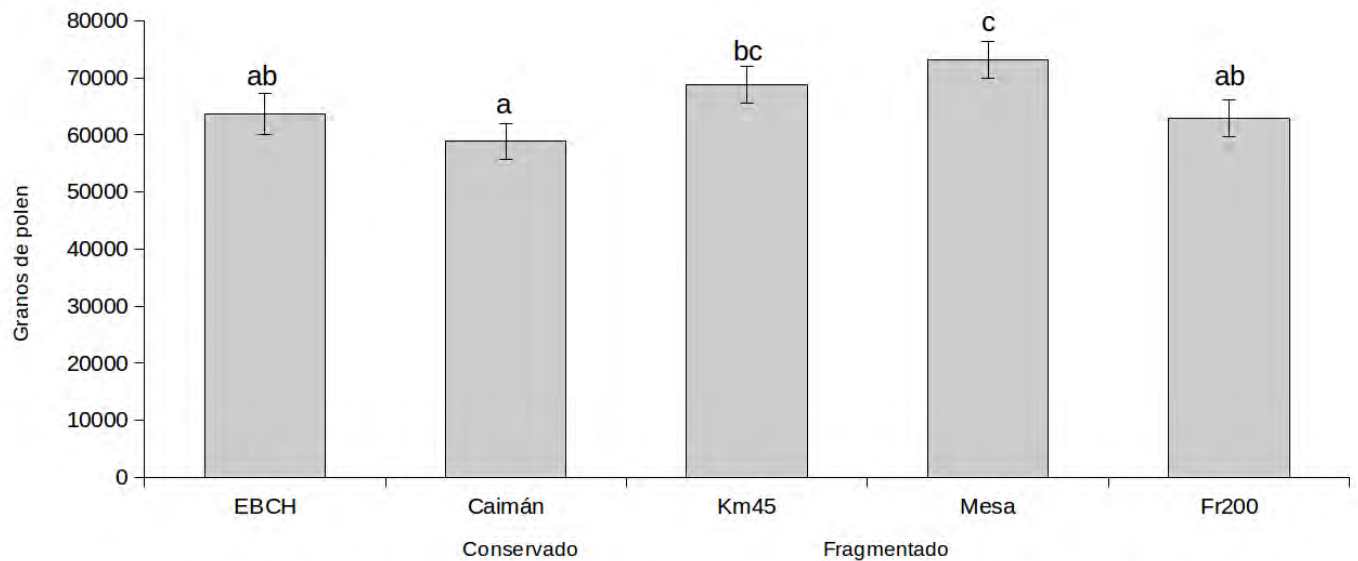


Figura 16. Numero de granos de polen de 20 a 40 micras de tamaño. Hay diferencias significativas entre las condiciones del bosque y si un efecto de la población anidada a la condición. Las letras iguales indican similitud.

### Visitantes florales en árboles masculinos

Encontré que la antesis de las anteras y la apertura floral en las inflorescencias de los árboles masculinos ocurre durante diferentes horas del día. En las ramas que se colectaron con inflorescencias y que se colocaron en floreros, se registró que las flores continúan abriendo de manera asincrónica durante más de 12 horas posteriores a la colecta. Se registró que las flores masculinas permanecen en las ramas de los árboles durante un día, posterior a esto se desprenden de las inflorescencias. Durante las observaciones y la colecta de frutos y flores se lograron avistamientos diurnos de distintas especies de animales, entre ellas una especie de colibrí (*Archilocus* sp.) y 6 especies de Lepidopteros, de las que se pudieron identificar 2 especies de la familia Nymphalidae, *Siproeta stelenes* y *Heliconius charithoni*, una especie del género *Phoebis* y otra del género *Urbanus*, también se pudieron registrar visitas de una morfoespecie de la familia Papilionidae y una morfoespecie no identificada (Figura 17).





Figura 17. Diferentes visitas florales registrados en flores masculinas de *Jacaratia mexicana*. a) Nymphalidae, *Siproetastelenes*. b) *Heliconiuscharithoni*. c) Morfoespecies género *Phoebis*. d) Mofoespecie género *Urbanus*. e) Morfoespecie de la familia *Papilionidae*. f) Morfoespeciemás no identificada.

### Visitas florales en árboles femeninos.

En total se realizaron 26 horas y 40 minutos horas de filmación nocturna en los fragmentos, 13 horas y 20 minutos en el bosque conservado y 6 horas y 40 minutos en los experimentos utilizando los floreros. En estas filmaciones se pudieron observar visitas de esfíngidos a los árboles femeninos, sin embargo, debido a la rapidez de estos visitantes no se pudieron identificar las especies (Figura 18). Durante las observaciones diurnas se registró que las flores femeninas presentan antesis en diferentes momentos del día, registrándose y fotografiándose al menos 16 árboles dentro de los fragmentos con flores abiertas, con horarios distintos (9:00, 12:00, 13:00, 15:00, 16:00 y 17:00 hrs.) (Figura 19).

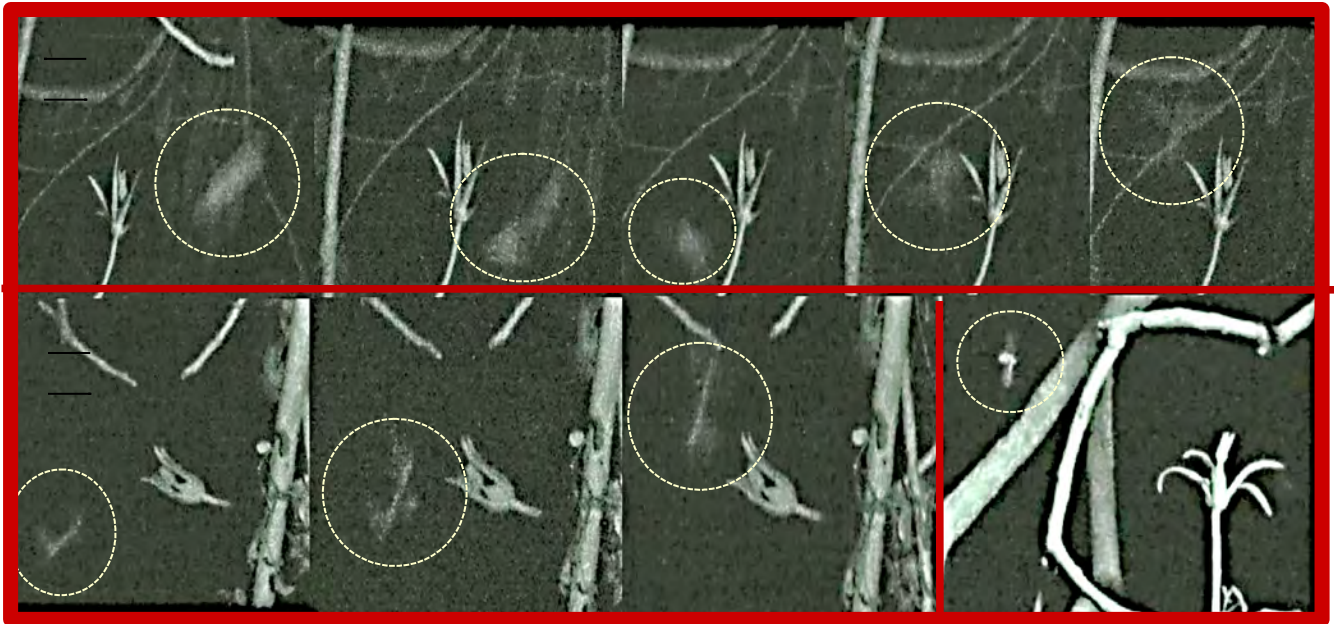


Figura 18. Secuencias de fotografías grabadas de noche con luz infrarroja, se registró que las visitas tardaron menos de medio segundo, cada rectángulo corresponde a distintas flores, árboles y sitios.



Figura 19. Flores femeninas en diferentes estadios de vida durante el día, desde que inician su apertura hasta con varias horas de apertura. Fotos tomadas en diferentes momentos del día de las 9:00 hasta las 17:00 horas.

## **Vigor de la progenie**

Se evaluó el vigor de la progenie en términos de germinación de semillas, considerando el momento en que emergía del hipocotilo. De todos los tratamientos aplicados a los lotes de semillas antes mencionados, únicamente los tratamientos realizados en la EBCH germinaron y produjeron plántulas.

Los resultados de los tratamientos aplicados a las semillas en la Estación Biológica Chamela fueron los siguientes: a) El primer lote de semillas, colectadas en el año 2012, a las que no se les aplicó ningún tratamiento presentaron un porcentaje de germinación muy bajo, de estas sólo germinaron semillas de tres árboles provenientes de dos sitios de bosque fragmentado (Mesa y Km45), todos ellos con un porcentaje de germinación de 20%

b) Las semillas colectadas durante el año 2013 germinaron únicamente las de los tratamientos en los que no se desprendieron los arilos y cuando ambos arilos fueron removidos. Del lote de semillas en donde no se desprendieron los arilos germinaron semillas de un solo fruto de la condición de bosque conservado, con un porcentaje del 10%, a diferencia de las semillas de 8 frutos provenientes de diferentes árboles del bosque fragmentado que germinaron y produjeron plántulas en distintos porcentajes (Figura 20). El tratamiento de remoción de arilos produjo que las semillas de un fruto de un árbol del bosque continuo germinaran (10%), mientras que 11 frutos de la condición de bosque fragmentado lograron germinar al menos una semilla (Figura 21).

En general el número de árboles y el porcentaje de semillas que germinaron fue mayor en la condición de bosque fragmentado. Dentro de los tratamientos se observó mayor germinación en las semillas en las que se removió el arilo.



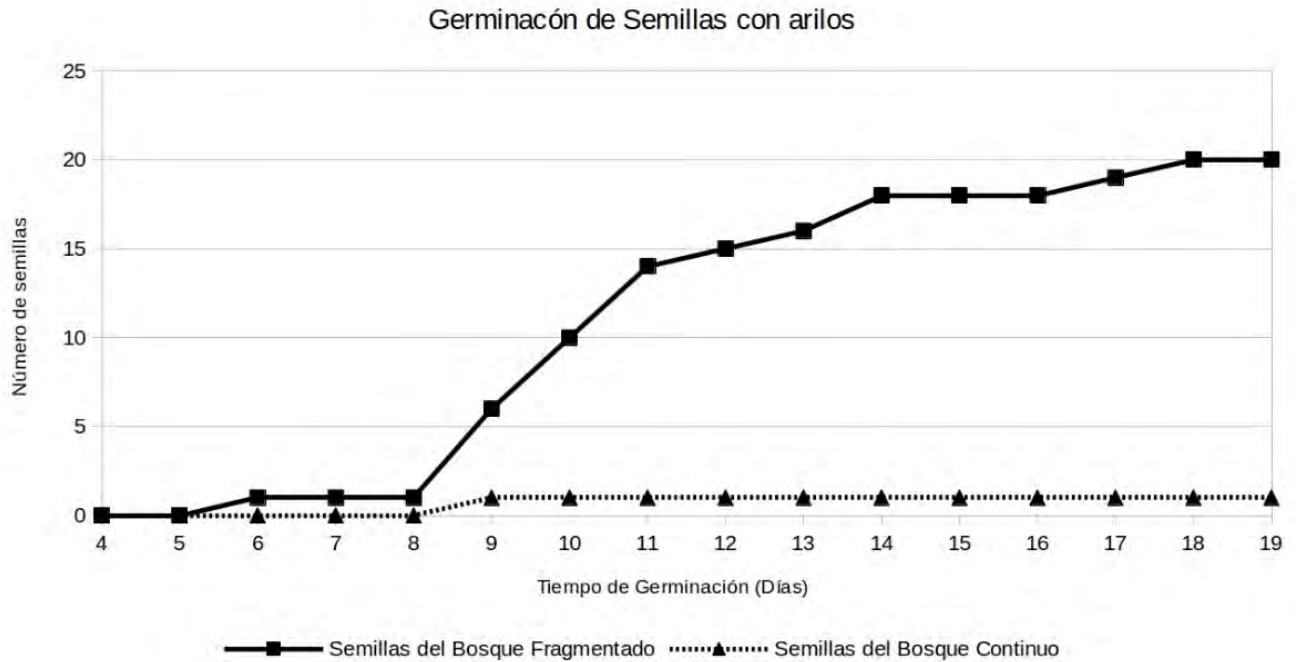


Figura 20. Gráfica de germinación acumulada de las semillas colectadas en el año 2013. Se observa que el número de semillas que germinan del bosque fragmentado es mayor y germinan en menor tiempo.

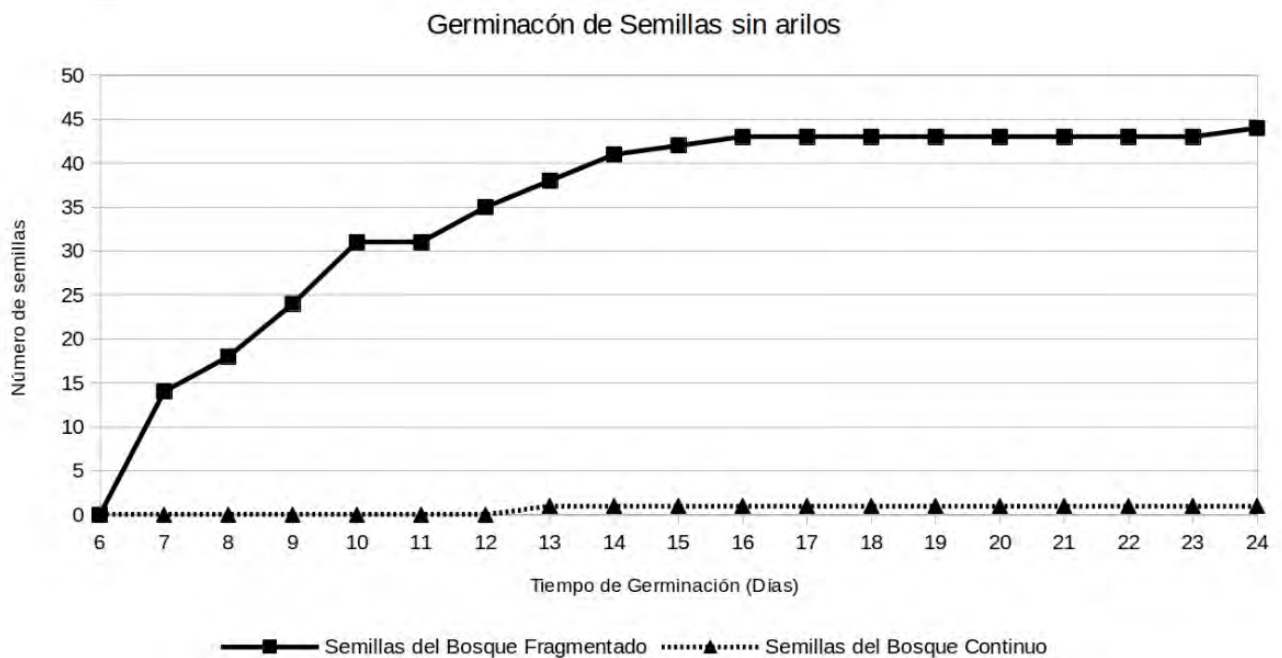


Figura 21. Gráfica de germinación acumulada de las semillas colectadas en el año 2013 y que se germinaron después de remover el arilo. Se observa que el número de semillas que germinan del bosque fragmentado es mayor y germinan en menor tiempo.

## **Discusión**

En términos generales los resultados de este estudio demuestran que la fragmentación de hábitat no afecta el éxito reproductivo femenino de *J. mexicana* en cuanto a producción y peso de los frutos y por el contrario se observó un efecto positivo de la fragmentación sobre la producción y la calidad de las semillas. También se observó un efecto positivo de la fragmentación sobre un parámetro del éxito reproductivo masculino que es la producción de polen. Los resultados aquí encontrados sugieren que la fragmentación afecta negativamente la proporción sexual de los individuos reproductivos de *Jacaratia mexicana* disminuyendo el número de árboles masculinos por cada árbol femenino. La densidad de árboles fue mayor dentro de los sitios fragmentados, modificando los patrones de distribución de los mismos y posiblemente sus patrones de apareamiento.

### **Densidad y tamaño de individuos**

Es importante resaltar que en este estudio se consideró inicialmente el agrupamiento que presenta *Jacaratia mexicana*, en las escorrentías dentro del bosque, para determinar su densidad. Los resultados revelaron que la densidad de árboles dentro de los fragmentos de bosque fue significativamente mayor que en el bosque continuo. Esto es contrario a lo que se esperaría de una especie de bajas densidades como *Jacaratia mexicana* (4.4 individuos/ha), lo cual indica que su establecimiento posiblemente se ha favorecido bajo condiciones de áreas abiertas donde posiblemente la disponibilidad de luz y la temperatura son mayores (Harper 2005). *Jacaratia mexicana* es una especie que se encuentra en el estrato emergente del dosel, las plántulas presentan cotiledones fotosintéticos y una rápida tasa de crecimiento como plántula y juvenil (Cortés-Flores et al., en prensa; Bullock, 2002), rasgos característicos de especies pioneras (Laurance et al., 2006a). Este resultado coincide con los patrones observados en especies pioneras, donde la reducción del bosque continuo y/o el efecto de borde incrementa la abundancia de estas especies (Oliveira et al., 2004; Laurance et al., 2006a, 2006b; Santos et al., 2008; Ashworth et al., 2014).

La historia de vida del género *Jacaratia* nos ayuda a entender un poco más el comportamiento de la especie de estudio, ya que este género se propagó desde México

hasta Sudamérica durante el Mioceno tardío cuando la vegetación sudamericana comprendía grandes extensiones de bosque seco y pastizales. Actualmente solo una de las 8 especies que pertenecen al género *Jacaratia* se distribuye en zonas frías de los andes, mientras las 7 especies restantes se adaptaron a climas más secos (Carvalho y Renne 2012). Dentro del género *Jacaratia* se han reportado correlaciones positivas entre claros del dosel de bosque y la presencia de dos especies, *Jacaratia dolicaula* una especie hermana y *Jacaratia spinosa*, lo que sugiere un comportamiento similar al de las especies pioneras dentro del género (Bawa, 1980; Oliveira-Filho et al., 1998) y concuerda con los resultados que se encontraron para *Jacaratia mexicana*.

Stephen Bullock (2002) reporta que en la década de los 80's los árboles de *J. mexicana* de la EBCH son de tamaños pequeños, pocos árboles son mayores a 60 cm de DAP y que la tasa de crecimiento es menor a 1 mm por año. Aproximadamente 25 años después nuestro trabajo encuentra que el 79% de los árboles muestreados (N=239) tiene diámetros mayores a 80 cm, esta diferencia en los tamaños sugiere que la tasa de crecimiento es mayor a lo reportado por Bullock (2002).

Si se considera las características antes mencionadas de *J. mexicana* y el tiempo en que fueron generados los fragmentos del bosque estudiados, que es menor de 50 años, se puede sugerir que los cambios en factores abióticos y bióticos generados por la fragmentación favorecen la colonización de *J. mexicana*, lo que se ve reflejado en un mayor porcentaje de los individuos dentro de las categorías de menor tamaño. Resultados similares se han reportado para otras especies dioicas en zonas de reciente colonización (Zhang et al., 2010; Sinclair et al., 2013), lo que sugiere que probablemente los fragmentos de bosque estudiados estén pasando por un proceso de deterioro que los lleva a tener características de estadios sucesionales tempranos (Santos et al. 2008).

Los análisis de tamaños (DAP) entre árboles masculinos y femeninos revelaron que no hay diferencias entre sexos. Este resultado corrobora lo planteado por Bullock (1992) donde sugiere que existe una baja correlación entre tamaño del tronco y la inversión en la reproducción ya que no hay diferencias en la concentración total de carbohidratos no estructurales dentro del tronco de los árboles masculinos y femeninos

de *Jacaratia mexicana*. Resultados similares se han reportado para otras especies dioicas como *Virola surinamensis*, *Virola koschnyi*, *Spondias purpurea*, *Aporosa symolocoides*, *Trichilia claussoni*, *Trichilia catigua* en donde tampoco hubo diferencias de tamaños entre árboles masculinos y femeninos (Bullock, 1992; Thomas y LaFrankie, 1993; Morellato, 2004; Riba-Hernández et al., 2014).

### **Proporciones sexuales**

Como se mencionó inicialmente hasta ahora no se ha encontrado un patrón general en las proporciones sexuales de árboles tropicales dioicos, aunque dentro de los estudios realizados se han reportado mayor número de especies con sesgo hacia plantas masculinas (véase Ackerly et al., 1990; Opler y Bawa, 1978; Queenborough et al. 2007). Las causas del sesgo en las proporciones sexuales de árboles se han atribuido a diferencias en las tasas de crecimiento, maduración, frecuencia reproductiva, sobrevivencia y mortalidad entre sexos (Lloyd, 1973,1977; Meagher y Antonovics, 1982; Jing y Coley, 1990; Obeso, 2002). Contrario a lo reportado por Aguirre et al. (2007), los resultados de *Jacaratia mexicana* revelaron que presenta un sesgo significativo hacia árboles masculinos dentro del bosque continuo en la Estación Biológica Chamela (1.7:1). Lo que difiere en los fragmentos de bosque donde no existe un sesgo en las proporciones sexuales (1.2:1), que sería lo esperado en zonas de reciente colonización (Melampy y Howe, 1977). Los resultados de *Jacaratia mexicana* coinciden con los reportados de la especie dioica *Fraxinus mandshurica* (Zhang et al., 2010), en donde se encontró el mismo patrón en las proporciones sexuales de un bosque secundario que no difieren de 1:1 y dentro del bosque continuo se observó un sesgo hacia árboles masculinos. La diferencia entre las proporciones sexuales de las poblaciones de *J. mexicana* dentro del bosque continuo reportados por Aguirre et al. (2007) y las poblaciones de bosque continuo de este estudio, probablemente se deba a las características geográficas que hay en el centro del país y que contrastan con las de la costa Oeste de Jalisco. Dichas características modifican los factores abióticos que pueden estar regulando la sobrevivencia de los árboles.

Actualmente existen muy pocos trabajos que evalúen los cambios en las proporciones sexuales que genera la fragmentación de los bosques. Somanathan y Borges (2000)

reportan cambios en las proporciones sexuales por causa de la fragmentación del bosque para *Dyospyros montana*. Contrario a lo observado en los árboles de *Jacaratia mexicana*, *D. montana* presentó un sesgo hacia árboles femeninos dentro de los fragmentos.

Si bien en este estudio no se determinaron las causas del sesgo hacia árboles masculinos dentro del bosque continuo, se puede suponer que este sesgo podría estar ligado a una menor longevidad o mayor mortalidad de los árboles femeninos. Esto podría deberse a que *J. mexicana* tiene características similares a las de especies pioneras y por lo tanto las condiciones del bosque continuo son poco favorables, lo que podría dar como resultado mayor mortalidad en árboles femeninos ya que es el sexo más costoso en términos reproductivos (Obeso, 2002). Esta especulación surge debido a que los árboles de *Jacaratia mexicana* no presentan sesgos en las proporciones sexuales en los fragmentos de bosque analizados, que son sitios de reciente colonización y que dentro del bosque continuo el porcentaje de árboles femeninos con DAP mayor a 100cm es casi 15% menor a los árboles masculinos. Sin embargo para poder corroborar esta idea es necesario llevar a cabo nuevos estudios que prueben estas relaciones

### **Distribución espacial de árboles.**

Los análisis de distribución espacial indican que dentro del bosque continuo la distancia entre individuos de sexos opuestos de *J. mexicana* es mayor que dentro de los fragmentos de bosque. La mayoría de los vecindarios de árboles del bosque continuo tienen distribución espacial aleatoria, mientras que dentro de los fragmentos de bosque predominaron los vecindarios de los árboles con distribución agregada. Se sabe que las aves son capaces de encontrar parches de recursos durante la temporada seca del BTS y que se refugian en ellos para alimentarse (Vega-Rivera et al., 2010). Además se ha reportado también que varias especies de aves frugívoras regurgitan las semillas cerca de los árboles de los cuales se alimentan y una vez que encuentran el recurso alimenticio permanecen cerca (Jordano, 2017; Wenny y Levey, 1998; Wheelrigh, 1991). Pegman et al. (2016) determinaron que las aves modifican su patrón de forrajeo cuando los árboles de los cuales se alimentan presentan una distribución más agregada,



haciendo que estas reduzcan las distancias medias de dispersión de semillas. También se sabe que los disturbios antropogénicos, como la fragmentación, reducen la remoción de semillas por frugívoros (Markl et al. 2012). Aunque en este trabajo no se evaluó a los dispersores de semillas, podemos suponer que la distribución de *J. mexicana* dentro de los fragmentos de bosque es el resultado de las características de crecimiento de la especie y de los dispersores de semillas, que en este caso son aves como *Melanerpes chrysogenis*, *Cacicus melanicterus* y *Calocitta formosa*, que consumen los frutos sobre la planta madre (J.M. Contreras-Sánchez, obs. per. Fig. 22), así como la posible reducción de los mamíferos como dispersores secundarios. Cada árbol femenino de *J. mexicana* puede llegar a producir más de 60 frutos carnosos que alcanzan la madurez de manera asincrónica durante la temporada seca y cada uno tiene un peso promedio de 600g. Por lo tanto, se puede inferir que después de los disturbios antropogénicos, los fragmentos de bosque en donde se encuentra *J. mexicana* son una buena fuente de recurso para las aves, las cuales permanecieron más tiempo dentro de los fragmentos de bosque que en la matriz alterada que los rodea. Como resultado de este patrón de forrajeo que se da durante la temporada de sequía, la dispersión de semillas se concentra en torno a los árboles con frutos y por lo tanto se esperaría un aumento en la densidad de conoespecíficos, a diferencia de los bosques continuos donde el recurso se encuentra distribuido de manera más homogénea en el paisaje y las aves cuentan con mayor disponibilidad de otros recursos.



Figura 22. Observaciones de aves comiendo y dispersando frutos dentro del bosque fragmentado.

## **Éxito reproductivo.**

La producción y peso de frutos no reflejaron diferencias significativas entre las dos condiciones de bosque. Sin embargo, el éxito reproductivo femenino y masculino en el bosque fragmentado fue mayor en términos de producción y peso de semillas y producción de polen. Esto difiere a lo que generalmente se ha reportado, en donde el proceso de fragmentación tiene efectos negativos en el éxito reproductivo en términos de producción de flores, frutos o semillas, como una consecuencia en la disminución de polinizadores y/o limitación de polen (Sork et al., 1999; Cunninghamt, 2000a; Cunninghamt, 2000b; Ricketts T., 2001; Cascante et al., 2002; Fuchs et al., 2003; Aguilar y Galetto, 2004; Ashworth et al., 2004; Vázquez y Aizen, 2004; Aguilar et al., 2006; Herrerías-Diego, 2008; Lauterbach et al., 2012).

Se ha reportado además que las proporciones sexuales, la densidad de conespecíficos, la variación en los periodos de floración entre sexos, la capacidad de la especie para atraer polinizadores, la especialización de los polinizadores y el comportamiento de forrajeo de los mismos son algunos factores que determinan el éxito reproductivo en las plantas (ver Loyd, 1974; Opler y Bawa, 1978; Bullock y Bawa, 1981; Bullock, 1982; Stacy et al., 1996; Somanathan y Borges, 2000; Ghazoul y Shaanker, 2004; Aguilar et al., 2008; Herrerías-Diego, 2008). Los resultados de este trabajo sobre el éxito reproductivo de *J. mexicana* probablemente deben estar ligados a las diferencias en la estructura de los vecindarios de apareamiento de árboles dentro de las condiciones del bosque (Continuo vs. Fragmentado) y concuerda con lo esperado ya que vecindarios con mayor densidad de conespecíficos, producen mayor número de semillas.

La sincronización y duración de la floración son factores importantes en el éxito reproductivo (Bullock y Bawa, 1981). Los árboles masculinos de *J. mexicana* producen flores diariamente durante casi toda la temporada de floración y unas 15 veces más flores que los árboles femeninos (J.M. Contreras-Sánchez obs. per.). El hecho de que los árboles del bosque fragmentado produzcan más semillas y de mayor peso podría deberse a que los árboles masculinos se encuentran más cerca de los árboles femeninos y que además producen mayor cantidad de polen que los árboles del bosque

continuo. Estas características incrementarían la probabilidad de polinización y de producción de semillas (Iglesias y Bell, 1989). Las flores femeninas de *J. mexicana* tienen generalmente antesis nocturna y son visitadas por esfíngidos y abejas nocturnas (Bullock 2002; Aguirre et al., 2007). Los patrones de movilidad de los polinizadores responden al recurso y son capaces de cambiarlos para buscarlo y minimizar riesgos (Ghazoul y Shaanker, 2004). En particular los esfíngidos pueden viajar grandes distancias (Cascante et al. 2002) y una vez dentro de los fragmentos podrían optimizar su forrajeo ya que los individuos se encuentran agregados.

Este es el primer estudio que evalúa el efecto de la fragmentación de hábitat sobre la distribución espacial de árboles dioicos y su adecuación masculina y femenina. En bosques tropicales secos existe poca información en la literatura sobre como la fragmentación de hábitat afecta a los árboles dioicos (ver Cristobal-Perez, 2015). Un estudio cuyos resultados son similares a los obtenidos en este trabajo, es el de *Carica papaya* (Caricaceae) en donde se evaluó el efecto de la fragmentación sobre la producción de semillas (ver Chavez-Pesqueira, 2010). En el estudio de *Carica papaya* (Caricaceae) los autores indican que, al igual que en este estudio, la mayor producción de semillas se observó en el bosque fragmentado (Chavez-Pesqueira, 2010). *Carica papaya* además de estar emparentada filogenéticamente con *J. mexicana*, comparte algunas características como su expresión sexual, la antesis nocturna de sus flores, que también son polinizadas por esfíngidos y produce frutos carnosos. Así mismo *Carica papaya* crece en bordes y claros del bosque. Resultados similares se han reportado en especies pioneras, donde la fragmentación no afecta el éxito reproductivo (Ashworth y Marti, 2011; Ashworth et al., 2015). La cantidad de polen producida en los fragmentos podría ser nuevamente un reflejo de las condiciones abióticas. Al ser una especie del dosel, *J. mexicana* se ve favorecida en zonas con mayor radiación solar y por lo tanto los árboles dentro de los fragmentos de bosque tienen la posibilidad de asignar más recursos, derivados de la fotosíntesis, a la producción de polen por flor. Finalmente, el efecto positivo de la fragmentación que se observó en la producción y calidad de semillas de *J. mexicana* podría repercutir de manera positiva en el establecimiento exitoso de las plántulas. Las densidades mayores de árboles dentro de

los fragmentos apoyarían esta idea. Sin embargo, el comportamiento de los dispersores de semillas favorecería el reclutamiento de individuos emparentados dentro del fragmento y el comportamiento de forrajeo de los polinizadores favorecería el movimiento de polen dentro del fragmento. Estos dos procesos resultado de la fragmentación del hábitat, podrían afectar negativamente la diversidad genética de *J. mexicana* luego de 3 o 4 generaciones.

## **Conclusión.**

Las proporciones sexuales de *Jacaratia mexicana* dentro del bosque continuo difieren, siendo mayor el número de árboles masculinos. La fragmentación del bosque tropical caducifolio ha modificado las proporciones sexuales de los árboles igualando las proporciones entre ambos sexos. La densidad de árboles es menor dentro del bosque continuo que en los fragmentos de bosque. La fragmentación ha modificado la distribución espacial de *Jacaratia mexicana* generando vecindarios con distribución agregada.

La fragmentación del bosque no ha modificado la producción de frutos de *J. mexicana*, sin embargo incrementa el número y peso de las semillas producidas. Los árboles masculinos que se encuentran dentro de los fragmentos de bosque producen más granos de polen por flor que los árboles del bosque continuo. Las semillas producidas dentro de los fragmentos de bosque tienen mayor porcentaje de germinación que las semillas del bosque continuo.

La fragmentación favoreció el establecimiento y la producción de polen de *Jacaratia mexicana* probablemente porque esta especie se ve favorecida en condiciones de mayor radiación solar y mayor temperatura, lo que es similar en especies pioneras. La fragmentación equilibró las proporciones sexuales y disminuyó las distancias entre los árboles que forman vecindarios y probablemente cambió los patrones de forrajeo de polinizadores y dispersores de semillas, por lo tanto aumentó la probabilidad de polinización y el número de semillas que produce *Jacaratia mexicana*.

## LITERATURA CITADA.

- ACKERLY, D. D., RANKINDEMERONA, J. M. & RODRIGUES, W. A. 1990. Tree densities and sex-ratios in breeding populations of dioecious central-amazonian-myristicaceae. *Journal of Tropical Ecology*, **6**, 239-248.
- AGUILAR, R., ASHWORTH, L., GALETTO, L. & AIZEN, M. A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, **9**, 968-980.
- AGUILAR, R. & GALETTO, L. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia*, **138**, 513-520.
- AGUILAR, R., QUESADA, M., ASHWORTH, L., HERRERIAS-DIEGO, Y. & LOBO, J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, **17**, 5177-5188.
- AGUIRRE, A., VALLEJO-MARIN, M., PIEDRA-MALAGON, E. M., CRUZ-ORTEGA, R. & DIRZO, R. 2009. Morphological variation in the flowers of *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), a subdioecious tree. *Plant Biology*, **11**, 417-424.
- AGUIRRE, A., VALLEJO-MARIN, M., SALAZAR-GOROZTIETA, L., ARIAS, D. M. & DIRZO, R. 2007. Variation in sexual expression in *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) in southern Mexico: Frequency and relative seed performance of fruit-producing males. *Biotropica*, **39**, 79-86.
- AINSWORTH, C. 2000. Boys and girls come out to play: The molecular biology dioecious plants. *Annals of Botany*, **86**, 211-221.
- AIZEN, M. A., ASHWORTH, L. & GALETTO, L. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science*, **13**, 885-892.
- ASHWORTH, L., AGUILAR, R., GALETTO, L. & AIZEN, M. A. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*, **92**, 717-719.
- ASHWORTH, L., CALVIÑO A., MARTIN M.L., AGUILAR, R. 2015. Offspring performance and recruitment of the pioneer tree *Acacia caven* (Fabaceae) in a fragmented subtropicaldry forest. *Austral Ecology*. **40**, 634-641.
- ASHWORTH L. & MARTÍ L. 2011. Forest fragmentation and seed germination of native species from the Chaco Serrano Forest. *Biotropica* **43**, 496-503.
- AUSTERLITZ, F., GLEISER, G., TEIXEIRA, S. & BERNASCONI, G. 2012. The effects of inbreeding, genetic dissimilarity and phenotype on male reproductive success in a



- dioecious plant. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **279**, 91-100.
- BAWA, K. S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D smith) woodson (Caricaceae). *Evolution*, **34**, 467-474.
- BIERZYCHUDEK, P. & ECKHART, V. 1988. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *American Naturalist*, **132**, 34-43.
- BREED, M. F., MARKLUND, M. H. K., OTTEWELL, K. M., GARDNER, M. G., HARRIS, J. B. C. & LOWE, A. J. 2012. Pollen diversity matters: revealing the neglected effect of pollen diversity on fitness in fragmented landscapes. *Molecular Ecology*, **21**, 5955-5968.
- BRIANT, G., GOND, V. & LAURANCE, S. G. W. 2010. Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biological Conservation*, **143**, 2763-2769.
- BRUNA, E. M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, **132**, 235-243.
- BULLOCK, S. H. 1982. Population-structure and reproduction in the neotropical dioecious tree *Compsonera sprucei*. *Oecologia*, **55**, 238-242.
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of chamela, jalisco, and trends in the south coastal region of mexico. *Archives for Meteorology Geophysics and Bioclimatology Series B-Theoretical and Applied Climatology*, **36**, 297-316.
- BULLOCK, S. H. 1992. Seasonal differences in nonstructural carbohydrates in 2 dioecious monsoon-climate trees. *Biotropica*, **24**, 140-145.
- BULLOCK, S. H. 2002. *Jacaratia mexicana* A. DC (Caricaceae). Bonete. In F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete, and M. Quesada (Eds.). *Historia natural de Chamela*, pp. 155–157. Instituto de Biología, UNAM, Mexico D.F.
- BULLOCK, S. H. & BAWA, K. S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (d-smith) woodson (caricaceae) in a costa rican rain-forest. *Ecology*, **62**, 1494-1504.
- CARVALHO, F. A. & RENNER, S. S. 2012. A dated phylogeny of the papaya family (Caricaceae) reveals the crop's closest relatives and the family's biogeographic history. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **65**, 46-53.
- CASCANTE, A., QUESADA, M., LOBO, J. J. & FUCHS, E. A. (2002) Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, **16**, 137-147.

- CHARLESWORTH, B. & CHARLESWORTH, D. 1978A. Model for evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist*, **112**, 975-997.
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. 1978B. Population-genetics of partial male-sterility and evolution of monoecy and dioecy. *Heredity*, **41**, 137-153.
- CHARNOV, E. L. 1982. The theory of sex allocation. *The theory of sex allocation. Princeton Monographs in Population Biology*, 1-355.
- CHAVEZ-PESQUEIRA, M., SUAREZ-MONTES, P., CASTILLO, G. & NUNEZ-FARFAN, J. 2014. Habitat fragmentation threatens wild populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in a lowland rainforest. *American Journal of Botany*, **101**, 1092-1101.
- CORTÉS-FLORES, J., G. CORNEJO-TENORIO, E. SÁNCHEZ-CORONADO, A. OROZCO-SEGOVIA Y G. IBARRA-MANRÍQUEZ. 2017. Germinative response and seedling functional types in a tropical dry forest: relationship of phylogeny and life history traits. Enpresa.
- CUNNINGHAM, S. A. 2000a. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **267**, 1149-1152.
- CUNNINGHAM, S. A. 2000b Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. *Conservation Biology*, **14**, 758-768.
- DE JONG, T. J. & KLINKHAMER, P. G. L. 2002. Sex ratios in dioecious plants. *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*, 349-364.
- DURAND, B. & DURAND, R. 1991. Sex determination and reproductive organ differentiation in *mercurialis*. *Plant Science*, **80**, 49-65.
- ECKERT, C. G., OZIMEC, B., HERLIHY, C. R., GRIFFIN, C. A. & ROUTLEY, M. B. 2009. Floral morphology mediates temporal variation in the mating system of a self-compatible plant. *Ecology*, **90**, 1540-1548.
- EHLERS, B. K. & BATAILLON, T. 2007. 'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. *New Phytologist*, **174**, 194-211.
- ELLSTRAND, N. C. & ELAM, D. R. 1993. Population genetic consequences of small population-size - implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 217-242.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 487-515.
- FLACH, M. 1966. Diffuse centromeres in a dicotyledonous plant. *Nature*, **209**, 1369-&.



- FORERO-MONTANA, J., ZIMMERMAN, J. K. & THOMPSON, J. 2010. Population structure, growth rates and spatial distribution of two dioecious tree species in a wet forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, **26**, 433-443.
- FREEMAN, D. C., DOUST, J. L., ELKEBLAWY, A., MIGLIA, K. J. & MCARTHUR, E. D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *Botanical Review*, **63**, 65-92.
- FREEMAN, D. C., WACHOCKI, B. A., STENDER, M. J., GOLDSCHLAG, D. E. & MICHAELS, H. J. 1994. Seed size and sex ratio in spinach: Application of the Trivers-Willard hypothesis to plants. *Ecoscience*, **1**, 54-63.
- FUCHS, E. J., LOBO, J. A. & QUESADA, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, **17**, 149-157.
- GONZÁLEZ-DI PIERRO, J. BENÍTEZ-MALVIDO A. M., M. MÉNDEZ-TORIBIO, I. ZERMEÑO, V. ARROYO-RODRÍGUEZ, K. E. STONER, & A. ESTRADA. 2011. Effects of the Physical Environment and Primate Gut Passage on the Early Establishment of an Old-Growth Forest Tree Species (*Ampelocera hottlei* Standley) in Tropical Rainforest Fragments. *Biotropica*. **43**: 459–466.
- GHAZOUL, J. & SHAANKER, R. U. 2004. Sex in space: Pollination among spatially isolated plants. *Biotropica*, **36**, 128-130.
- HARPER, K. A., MACDONALD, S. E., BURTON, P. J., CHEN, J. Q., BROSOFSKE, K. D., SAUNDERS, S. C., EUSKIRCHEN, E. S., ROBERTS, D., JAITEH, M. S. & ESSEEN, P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, **19**, 768-782.
- HERRERIAS-DIEGO, Y., QUESADA, M., STONER, K. E., LOBO, J. A., HERNANDEZ-FLORES, Y. & MONTOYA, G. S. 2008. Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation*, **141**, 241-248.
- IGLESIAS, M. C. & BELL, G. 1989. The small-scale spatial-distribution of male and female plants. *Oecologia*, **80**, 229-235.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**, 501-511.
- JANZEN, D. H. 1988. Tropical dry forests. The most endangered major tropical ecosystem. *Biodiversity*, 130-137.

- JING, S. W. & COLEY, P. D. 1990. Dioecy and herbivory the effect of growth-rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, **58**, 369-377.
- JONG T. & KLINKHAMER P. 2002. Sex ratios in dioecious plants. In: Wilson, K. & Hardy, I. C. W. *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*, 349-364.
- JORDANO, P. 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology*, **105**: 75-84
- KNIGHT, M. E., MARTIN, A. P., BISHOP, S., OSBORNE, J. L., HALE, R. J., SANDERSON, A. & GOULSON, D. 2005. An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*, **14**, 1811-1820.
- LANDER, T. A., BEBBER, D. P., CHOY, C. T. L., HARRIS, S. A. & BOSHIER, D. H. 2011. The Circe Principle Explains How Resource-Rich Land Can Waylay Pollinators in Fragmented Landscapes. *Current Biology*, **21**, 1302-1307.
- LAURANCE, W.F., NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, S.G., ANDRADE, A.C., FEARNSTIDE, F., RIBEIRO, J.E.L.S. & CAPRETZ, R.L., 2006a. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, **87**, 469–482.
- LAURANCE, W.F., NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, S.G., ANDRADE, A., RIBEIRO, J.E.L.S., GIRALDO, G.P., LOVEJOY, T.E., CONDIT, R., CHAVE, J., HARMS, K.E. & D'ANGELO, S. 2006b. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 19010–19014.
- LAUTERBACH, D., RISTOW, M. & GEMEINHOLZER, B. 2012. Population genetics and fitness in fragmented populations of the dioecious and endangered *Silene otites* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **298**, 155-164.
- LEDIG, F. T. 1988. The conservation of diversity in forest trees - why and how should genes be conserved. *Bioscience*, **38**, 471-479.
- LEDIG, F. T. 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos*, **63**, 87-108.
- LLOYD, D. G. 1973. Sexual dimorphism in *Cotula* (Compositae). *Genetics*, **74**, S161-S161.
- LLOYD, D. G. 1974. Female-predominant sex-ratios in angiosperms. *Heredity*, **32**, 35-44.
- LLOYD, D. G. (1975) Maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica*, **45**, 325-339.
- LLOYD, D. G. & WEBB, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Botanical Review*, **43**, 177-216.
- LOTT, E. J., BULLOCK, S. H. & SOLIS-MAGALLANES, J. A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica*, **19**, 228-235.

- MACHADO, I. C. & LOPES, A. V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, **94**, 365-376.
- MARKL, J. S., SCHLEUNING, M., FORGET, P. M., JORDANO, P., LAMBERT, J. E., TRAVESET, A. & BÖHNING-GAESE, K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation biology*, **26(6)**, 1072-1081.
- MAYNARD SMITH, J., BELLIG, R. & STEVENS, G. 1988. The evolution of sex. *The Evolution of Sex. Nobel Conference 23.*, 3-20.
- MCGARIGAL, K. & CUSHMAN, S. A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, **12**, 335-345.
- MEAGHER, T. R. & ANTONOVICS, J. 1982. The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family life-history studies. *Ecology*, **63**, 1690-1700.
- MELAMPY, M. N. & HOWE, H. F. 1977. Sex-Ratio in Tropical Tree *Triplaris americana* (Polygonaceae). *Evolution*, **31**, 867-872.
- MORELLATO, L. P. C. 2004. Phenology, sex ratio, and spatial distribution among dioecious species of *Trichilia* (Meliaceae). *Plant Biology*, **6**, 491-497.
- MURPHY, P. G. & LUGO, A. E. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 67-88.
- OBESO, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, **155**, 321-348.
- OLIVEIRA, M.A., GRILLO, A.S., TABARELLI, M., 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx*, **38**, 389-394.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., CURI, N., VILELA, E. A. & CARVALHO, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica*, **30**, 362-375.
- OPLER, P. A. & BAWA, K. S. 1978. Sex-Ratios in Tropical Forest Trees. *Evolution*, **32**, 812-821.
- PORTILLO-QUINTERO, C. A. & SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, **143**, 144-155.
- QUEENBOROUGH, S. A., BURSLEM, D. F. R. P., GARWOOD, N. C. & VALENCIA, R. 2007. Determinants of biased sex ratios and inter-sex costs of reproduction in dioecious tropical forest trees. *American Journal of Botany*, **94**, 67-78.

- QUESADA, M., SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A., ALVAREZ-ANORVE, M., STONER, K. E., AVILA-CABADILLA, L., CALVO-ALVARADO, J., CASTILLO, A., ESPIRITO-SANTO, M. M., FAGUNDES, M., FERNANDES, G. W., GAMON, J., LOPEZARAIZA-MIKEL, M., LAWRENCE, D., CERDEIRAMORELLATO, L. P., POWERS, J. S., NEVES, F. D. S., ROSAS-GUERRERO, V., SAYAGO, R. & SANCHEZ-MONTOYA, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1014-1024.
- QUESADA, M., STONER, K. E., LOBO, J. A., HERRERIAS-DIEGO, Y., PALACIOS-GUEVARA, C., MUNGUIA-ROSAS, M. A., SALAZAR, K. A. O. & ROSAS-GUERRERO, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity Renner S.S. and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica*, **36**, 131-138.
- RENNER, S. S. & RICKLEFS, R. E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal Of Botany*, **82**, 596-606.
- RIBA-HERNANDEZ, P., LOBO SEGURA, J., FUCHS, E. J. & MOREIRA, J. 2014. Population and genetic structure of two dioecious timber species *Virola surinamensis* and *Virola koschnyi* (Myristicaceae) in southwestern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, **323**, 168-176.
- RICKETTS, T. H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, **158**, 87-99.
- ROY, S. B. 2011. Mesoscale moisture transport effects on forest edges in a fragmented landscape in Amazonia. *Climatic Change*, **108**, 609-617.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México.
- RZEDOWSKI, J. 1990. Vegetación Potencial. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV.8.2. Vol II. Mapa escala: 1:4 000 000. Instituto de Geografía. UNAM . México.
- SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A., QUESADA, M., RODRIGUEZ, J. P., NASSAR, J. M., STONER, K. E., CASTILLO, A., GARVIN, T., ZENT, E. L., CALVO-ALVARADO, J. C., KALACSKA, M. E. R., FAJARDO, L., GAMON, J. A. & CUEVAS-REYES, P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*, **37**, 477-485.
- SANTOS B. A., PERES C. A., OLIVEIRA M. A., GRILLO A., ALVES-COSTAC. P. & TABARELLI M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*. **141**, 249-60.
- SINCLAIR, J. P., KORTE, J. L. & FREEMAN, D. C. 2013. The pattern of dioecy in terrestrial, temperate plant succession. *Evolutionary Ecology Research*, **15**, 545-556.

- SOMANATHAN, H. AND BORGES, R. M. 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.
- SORK, V. L., NASON, J., CAMPBELL, D. R. & FERNANDEZ, J. F. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 219-224.
- STACY, E. A., HAMRICK, J. L., NASON, J. D., HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B. & CONDIT, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *American Naturalist*, **148**, 275-298.
- STEFFAN-DEWENTER, I., MUNZENBERG, U., BURGER, C., THIES, C. & TSCHARNTKE, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, **83**, 1421-1432.
- STEFFAN-DEWENTER, I., MUNZENBERG, U. & TSCHARNTKE, T. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **268**, 1685-1690.
- THOMAS, S. C. & LAFRANKIE, J. V. 1993. Sex, Size, And Interyear Variation In Flowering Among Dioecious Trees Of The Malayan Rain-Forest. *Ecology*, **74**, 1529-1537.
- TREJO IRMA 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano. Pp. 41–51, en: Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México (G. Ceballos, A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo, eds). CONABIO – UNAM, México D. F.
- TREJO, I. & DIRZO, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, **94**, 133-142.
- VAZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. 2004. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, **85**, 1251-1257.
- VERDU, M. & GARCIA-FAYOS, P. 1998. Female biased sex ratios in *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Plant Ecology*, **135**, 95-101.
- VRANCKX, G., JACQUEMYN, H., MUYS, B. & HONNAY, O. 2012. Meta-Analysis of Susceptibility of Woody Plants to Loss of Genetic Diversity through Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, **26**, 228-237.
- WCMC-WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE. 2000. Statistical Analysis of Forests and Protection. (V3.1, July 2000), Global Forests Statistical. Disponible en [www.unep-wcmc.org/](http://www.unep-wcmc.org/)

- WENNY, D.G. & LEVEY, D.J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **95**: 6204–6207.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed?. *Biotropica*, 29-40.
- WHEELWRIGHT, N. T. & BRUNEAU, A. 1992. Population Sex-Ratios And Spatial-Distribution Of *Ocotea tenera* (LAURACEAE) Trees In A Tropical Forest. *Journal Of Ecology*, **80**, 425-432.
- WILCOCK, C. & NEILAND, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science*, **7**, 270-277.
- WINFREE, R., R. A GUILAR, D.P. V ÁZQUEZ, G. LEBUHN, AND M. A. A IZEN , 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90: 2068–2076.
- ZHANG, C., ZHAO, X., GAO, L. & VON GADOW, K. 2010. Gender-related distributions of *Fraxinus mandshurica* in secondary and old-growth forests. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **36**, 55-62.