



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA**

Diversidad de sistemas reproductivos en angiospermas; un estudio de la frecuencia y la adecuación femenina de machos fructíferos en poblaciones subdioicas de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae)

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

ELIZABETH LEZAMA ESTRADA

DIRECTOR: DR. LUIS FERNANDO ROSAS PACHECO

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

ABRIL DE 2018



Mineral de la Reforma, Hgo., a 13 de marzo de 2018.

Número de control: ICBI-D/237/2018

Asunto: Votos aprobatorios

M. en C. Julio César Leines Medécigo
 Director de Administración Escolar

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Diversidad de sistemas reproductivos en angiospermas; un estudio de la frecuencia y la adecuación femenina de machos fructíferos en poblaciones subdioicas de *Jacaratiá mexicana* A. DC (Caricaceae)”**, que presenta la alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **Biól. Elizabeth Lezama Estrada**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación, se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE	Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega	
SECRETARIO	Dr. Mauricio Quesada Avendaño	
VOCAL	Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco	
SUPLENTE	M. en C. Manuel González Ledesma	

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
 “Amor, Orden y Progreso”

 DR. OSCAR RODOLFO SUÁREZ GASNELLO
 DIRECTOR DEL ICBI



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5
 Colonia Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 2231, Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx





*Las flores en las
angiospermas son una*

obra de arte natural

Fotos de Spencer Barrett

Agradecimientos

Mi tesis de maestría es resultado de la participación de distintas personas que me apoyaron directa o indirectamente: opinando, corrigiendo, sugiriendo, ayudando, teniéndome paciencia, dándome ánimos y acompañándome en los momentos de crisis y felicidad. Mi sincera gratitud a mi SENSEI (Director de tesis), a mi honorable comité tutorial, a mis amigos y a mi familia.

Mi reconocimiento al Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco, por su atinada dirección en esta tesis de maestría. SENSEI, tú fuiste una pieza fundamental en mi formación como estudiante de posgrado. GRACIAS: por tu apoyo, paciencia, consejos, correcciones, sugerencias, explicaciones, regaños, enseñanzas y sobre todo por la oportunidad que me brindaste de trabajar bajo tu dirección.

A los miembros de mi comité tutorial por sus atinados comentarios y sugerencias que sin duda ayudaron a enriquecer mi trabajo de tesis. Es un HONOR para mí que personas tan ejemplares como ustedes me brindaran de su valioso tiempo para revisar mi manuscrito y para asistir a cada una de las reuniones tutorales. Reitero mi agradecimiento a la Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, al M. en C. Manuel González Ledesma y al Dr. Mauricio Quesada Avendaño.

A la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por la oportunidad que me brindaron para formarme como estudiante de posgrado.

Al CONACYT y CITNOVA, por la beca y los apoyos otorgados durante mi estancia en la maestría.

A mi MARAVILLOSA familia por estar presentes en cada una de las etapas de mi vida. Ustedes son las personas que más me han amado, han creído en mí y son mi fuerza e inspiración para seguir adelante con mis metas. Mi especial gratitud a mi madre, a mis abuelitos (Evita y Polin), a mis hermanas (Lilita y Meliza), a mi tío Mario, a mi tía Jeanine y a Jorge.

A todos mis amigos y compañeros que me apoyaron para realizar el arduo trabajo de campo. Ustedes compartieron conmigo el mismo entusiasmo y me motivaron cuando mi cansancio físico me ocasionada rendirme. Chicos, hicimos un EXCELENTE trabajo en equipo. GRACIAS: Mikel, Carlos de mi cora, Marisol, Jaimito, Iván, Manuel, Luis Alanis y Elena.

A mi amigo Dante Alfredo por ayudarme a realizar mi mapa y porque siempre me estabas dado ánimos en mis momentos de frustración y drama.

A las personas que se quedaron en laboratorio hasta tarde para ayudarme a terminar de lavar frutos y contar semillas. GRACIAS: Héctor (Cariño), Lila (madre), Marisol, Chawis (Sergio), Meliza (hermanita), Evita (abuelita) y mi pequeña Oly.

A mis pequeños del Servicio Social, porque me ayudaron a germinar semillas y a monitorear la sobrevivencia de mis plántulas. SIEMPRE, me hicieron mi día feliz. GRACIAS: Julio, Carlos, Miguel, Karen, mi querido Marco y mi científico Ismael.

A mis amigos por soportar mis dramas, por sus consejos, por darme ánimos, por quitarme el tiempo con largas pláticas y por los momentos divertidos llenos de risas. GRACIAS: Nancy, Marisol, Mikel, José Luis, Adri, Jesús Favela, Marito, Oly, Carlos de mi cora, Chepis y Armandis.

CONTENIDO

Resumen.....	1
Presentación.....	2

Capítulo I

Diversidad de los sistemas de reproducción sexual en angiospermas y evolución de la segregación de las funciones sexuales masculina y femenina

1. Introducción.....	4
2. Diversidad de plantas con flores.....	6
3. Sistemas de polinización y diversidad floral.....	7
4. Estrategias que promueven el entrecruzamiento y /o evitan la endogamia.....	9
5. La evolución de la autofecundación.....	12
6. Distribución de las funciones sexuales (femenina y masculina) y la diversidad de sistemas reproductivos.....	15
7. Segregación de las funciones sexuales y rutas evolutivas al dioicismo.....	20
8. Conclusiones.....	25
9. Bibliografía.....	26

Capítulo II

Evaluación de la adecuación femenina de machos fructíferos y su influencia en la transición subdioicismo-dioicismo en el árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México

1. Resumen.....	34
2. Introducción.....	35
3. Antecedentes.....	38
3.1. Frecuencia de dioicismo en las angiospermas.....	38
3.2. Correlaciones ecológicas del dioicismo.....	39
3.3. Rutas de evolución al dioicismo.....	42
3.4. Etapas tardías en la evolución al dioicismo.....	45
3.5. Estudios de la adecuación femenina.....	46
4. Objetivos.....	48
4.1 General.....	48
4.2. Particulares.....	49
5. Hipótesis.....	50
5.1. General.....	50
5.2. Particulares.....	51
6. Justificación.....	52
7. Especie de estudio.....	53
8. Área de estudio.....	57
9. Métodos.....	59

9.1. Distribución espacial, frecuencia y talla de los morfos sexuales.....	59
9.2. Cantidad y calidad de la progenie (frutos y semillas) de hembras y machos fructíferos.....	60
9.2.1. Registro de la producción de frutos en campo.....	61
9.2.2. Caracterización cuantitativa de los atributos de los frutos y semillas.....	62
9.2.3. Calidad o viabilidad de la progenie.....	63
9.2.4. Análisis estadísticos.....	64
9.3. Adecuación femenina y género funcional de machos fructíferos.....	65
10. Resultados.....	67
10.1. Distribución espacial, frecuencia y talla de los morfos sexuales.....	67
10.2. Cantidad y calidad de la progenie (frutos y semillas) de hembras y machos fructíferos.....	73
10.2.1. Registro de la producción de frutos en campo.....	73
10.2.2. Caracterización cuantitativa de los atributos de los frutos y semillas.....	75
10.2.3. Calidad o viabilidad de la progenie.....	82
10.3. Adecuación femenina y género funcional de machos fructíferos.....	86
11. Discusión.....	90
11.1. Distribución y frecuencia de machos fructíferos.....	90
11.2. Cantidad y calidad de la progenie de machos fructíferos.....	92
11.3. Adecuación femenina y género funcional de machos fructíferos.....	94
11.4. Evolución del dioicismo en poblaciones subdioicas.....	96
12. Conclusiones.....	99
13. Bibliografía.....	100
14. Glosario de definiciones.....	110

ÍNDICE DE FIGURAS

F1. Separación de las estructuras sexuales.....	11
F2. Sistemas de apareamiento.....	14
F3. Tipos de flores en angiospermas.....	16
F4. Diversidad de sistemas reproductivos.....	19
F5. Rutas de evolución al dioicismo.....	22
F6. Morfos sexuales de <i>Jacaratia mexicana</i>	55
F7. Especie de estudio.....	56
F8. Mapa del sitio estudio.....	58
F9. Proporción de los morfos sexuales.....	70
F10. Mapa de ubicación y distribución de los morfos sexuales.....	71
F11. Producción de frutos iniciados y maduros en hembras y machos fructíferos.....	74
F12. Frutos de hembras y machos fructíferos.....	76
F13. Peso (g) de los frutos de hembras y machos fructíferos.....	77
F14. Número de semillas/fruto producidas por hembras y machos fructíferos.....	78
F15. Peso (g) de las semillas.....	79
F16. Correlación del peso (g) de frutos en dos temporadas reproductivas.....	80
F17. Correlación del número de semillas/fruto en dos temporadas.....	81
F18. Proporción de semillas germinadas.....	83
F19. Surgimiento de las hojas cotiledóneas en las plántulas.....	84
F20. Proporción de la sobrevivencia de las plántulas.....	85

F21. Relación entre frecuencia y adecuación femenina de machos fructíferos.....	97
F22. Evolución del dioicismo vía ginodioicismo.....	98

ÍNDICE DE CUADROS

C1. Número y porcentaje de morfos sexuales.....	69
C2. Matriz de distancias (k) entre localidades.....	72
C3. Distancia (m) entre árboles de <i>Jacaratia mexicana</i> por localidad.....	72
C4. Adecuación femenina de hembras y machos fructíferos.....	88
C5. Adecuación femenina relativa y género funcional de machos fructíferos.....	89

Resumen

La separación de las funciones sexuales femenina y masculina en individuos unisexuales hembra y macho (dioicismo) a partir de una condición ancestral hermafrodita, es una de las transiciones fundamentales en la evolución de la diversidad de expresiones de sexualidad en las angiospermas. En este trabajo, se generará información sobre la especialización sexual y la comprensión de las etapas tardías (subdioicismo) en la transición evolutiva al dioicismo. Primero se proporciona al lector una revisión bibliográfica acerca de los elementos que dirigen la diversidad de sistemas reproductivos y las rutas para la evolución de la unisexualidad en angiospermas. En el capítulo (II) principal de esta tesis, se presenta un estudio de caso que utiliza como modelo seis poblaciones del árbol tropical *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) que se ha descrito como dioico, pero que en la Sierra de Huautla, Morelos, México, puede presentar tres morfos sexuales: hembras, machos y machos fructíferos (MF; producen frutos y semillas). En las poblaciones de estudio se exploró la frecuencia y adecuación femenina de los MF, para evaluar la magnitud de su contribución genética a través de esta vía sexual, y su mantenimiento en poblaciones subdioicas. En una población no se registraron MF, mientras que en las otras cinco poblaciones su frecuencia varió de 8 a 29%. En estas poblaciones, se encontró que los MF, en contraste con las hembras producen menos progenie (frutos y semillas) y de menor viabilidad (germinación y sobrevivencia). La nula o baja adecuación femenina de los MF, sugiere que estas plantas de sexualidad intermedia son funcionalmente machos en dos, o bien hermafroditas en tres poblaciones, respectivamente. Acorde a este resultado, las estimaciones de género funcional de los MF sugieren que dos de cinco poblaciones son funcionalmente dioicas, mientras que tres poblaciones en la misma región son subdioicas. En conjunto, la información generada en este estudio sugiere que el subdioicismo en las poblaciones de *Jacaratia mexicana*, constituye una etapa tardía de la evolución del dioicismo, y contribuye a esclarecer los mecanismos reproductivos de la especialización sexual y de la segregación de las funciones sexuales que caracterizan al dioicismo puro en las angiospermas.

Presentación

En este trabajo se presenta a manera de un marco teórico, una síntesis general acerca del conocimiento en la diversidad de expresiones de sexualidad y las etapas evolutivas de la transición al dioicismo en las angiospermas. En este contexto, se realizó un estudio donde se explora la frecuencia y funcionamiento reproductivo de individuos hermafroditas, para esclarecer los mecanismos involucrados en la especialización sexual que en teoría constituye un paso clave en la evolución del dioicismo a partir del subdioicismo. Este estudio de caso incorpora en el mismo escenario las consecuencias genéticas y ecológicas del sistema de apareamiento dirigido por polinizadores y atributos intrínsecos de las plantas, así como la segregación de las funciones sexuales como un caso ilustrativo de la diversificación de las expresiones de la sexualidad en las angiospermas.

Para una mejor comprensión y organización de los temas que se abordan en este trabajo, el contenido se encuentra estructurado en dos capítulos. El capítulo I, contiene una síntesis de los elementos que subyacen a la extraordinaria diversidad de sistemas florales y reproductivos en las angiospermas. Dichos elementos son la biología de la polinización y su relación con la diversidad de estructuras florales, los sistemas de apareamiento que definen la forma en que las plantas se aparean en las poblaciones (autofecundación y/o entrecruza), y la distribución de las estructuras sexuales femeninas y masculinas en flores, plantas y poblaciones. El capítulo I, incluye una revisión de las principales rutas de la transición evolutiva al dioicismo a partir de una condición ancestral hermafrodita. En esta sección se hace énfasis en la ocurrencia de individuos de sexualidad intermedia en poblaciones con plantas hembras y machos (ruta ginodioicismo-subdioicismo-dioicismo), debido a que su presencia constituye una etapa tardía de la especialización sexual y en la evolución de sistemas dioicos puros. Estos temas se abordan de manera explícita en el capítulo II, utilizando como modelo de estudio poblaciones del árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), constituidas por hembras, machos y machos fructíferos (MF; producen flores hermafroditas y frutos). La MF en las poblaciones de *Jacaratia mexicana*, representan un experimento natural para estudiar la evolución de la especialización sexual en las angiospermas, y los procesos aun no esclarecidos del establecimiento del dioicismo; que constituye una de las transiciones evolutivas más relevantes de las plantas con flores y su diversificación reproductiva.

CAPÍTULO I

Diversidad de los sistemas de reproducción sexual en angiospermas y evolución de la segregación de las funciones sexuales masculina y femenina

1. Introducción

Las angiospermas son el grupo de plantas más diverso y exitoso de los ecosistemas terrestres contemporáneos (Ainsworth, 2000). Un componente clave de su diversificación es la gran variedad de sistemas reproductivos. Por lo tanto, el estudio de los mecanismos que dirigen la evolución de la diversidad floral y de sistemas reproductivos en las angiospermas, es un tema clásico que ha atraído la atención de diversos investigadores (Darwin, 1877; Harder y Barrett, 2006). Los avances en el conocimiento de la diversidad floral y reproductiva de las angiospermas ha ocurrido principalmente en tres ámbitos: la biología de la polinización, la forma en la que ocurren los apareamientos y sus consecuencias sobre la adecuación, y la manera en que se distribuyen y combinan los órganos sexuales femenino (gineceo) y masculino (androceo) en flores, plantas y poblaciones. A pesar de la atención y los avances significativos en la comprensión del tema, aún no es del todo claro por qué este grupo de plantas ha evolucionado tan extraordinaria diversidad de estrategias con la finalidad de conseguir exitosamente la reproducción sexual. Por lo tanto, un desafío intelectual y atractivo para los biólogos es comprender los mecanismos responsables del origen y mantenimiento de la diversidad sexual que caracteriza a las plantas con flores. Un asunto particularmente relevante tiene que ver con la evolución de la segregación de las funciones sexuales femenina y masculina en individuos a partir de una condición hermafrodita. Esta transición clave en la evolución de las expresiones de sexualidad en las angiospermas, involucra diversos mecanismos y diferentes rutas evolutivas.

En este capítulo, se presenta un panorama general de los principales componentes de la diversidad reproductiva de angiospermas. El **objetivo** es proporcionar al lector un contexto que ilustre los procesos involucrados con la evolución de la extraordinaria diversidad de expresiones de sexualidad en las plantas con flores, donde la especialización sexual es un elemento clave. Se incluyen aspectos de polinización y su relación con la diversidad de atributos florales, la evolución de sistemas de apareamiento que incluyen la autofecundación y las estrategias reproductivas que promueven el entrecruzamiento, y finalmente una breve síntesis de las rutas de evolución del dioicismo a partir de una condición hermafrodita. Se hace énfasis en el último tema con la intención de señalar la relevancia evolutiva de plantas de sexualidad intermedia en poblaciones con individuos unisexuales, y sus implicaciones en la segregación de las funciones sexuales en las angiospermas. Este es el tema central de la tesis y se aborda explícitamente en el capítulo II, utilizando como modelo de estudio poblaciones subdioicas del árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) que se ha descrito como una especie dioica.

2. Diversidad de plantas con flores

Las plantas con flores o angiospermas surgieron desde principios del Cretácico, hace aproximadamente 140 millones de años, y desde entonces han experimentado una diversificación ecológica y taxonómica que supera la de cualquier otro grupo vegetal (Villaseñor y Ortiz, 2014). Producto de dicha diversificación la riqueza actual de angiospermas varía de 261 750 a 369 000 especies agrupadas en 450 o bien en 416 familias (según Renner 2014 y Willis et al., 2017, respectivamente). Dado que la estimación de Renner (2014), se desprende de una revisión bibliográfica de diversidad taxonómica y de sistemas reproductivo, en lo subsecuente se utiliza como referencia en este trabajo. La riqueza de especies en las angiospermas se puede clasificar en dos grandes clases taxonómicas: las monocotiledóneas (Liliopsida) y dicotiledóneas (Magnolipsida; Cronquist, 1981). Además, las plantas con flores se consideran como un grupo monofilético donde se han desarrollado una gran diversidad de formas e historias de vida que van desde especies arbóreas, lianas, arbustivas, hierbas, epífitas, parásitas y acuáticas, que les han permitido colonizar una gran diversidad de ambientes y dominar la mayoría de los ecosistemas terrestres contemporáneos (Márquez et al., 2013). Las regiones tropicales albergan la mayor diversidad de plantas con flores, y particularmente en el neotrópico se distribuyen más de 300 familias (~66 % del total), 5000 géneros y 80 000 especies (~32 % del total; Quesada et al., 2012). Los tres elementos principales que contribuyen de manera general a la diversidad floral y de los sistemas reproductivos, son: el sistema de polinización, la manera en que ocurren los apareamientos y la distribución de los órganos sexuales femeninos (pistilos) y masculinos (estambres) en flores, plantas y poblaciones.

Los atributos florales relacionados con la polinización son probablemente el elemento más evidente y vistoso de la diversidad sexual de las angiospermas.

3. Sistemas de polinización y diversidad floral

Debido a su hábito sésil las plantas requieren de vectores bióticos y/o abióticos para la dispersión de polen. Aproximadamente el 80 % de las plantas terrestres dependen de animales para la polinización y la reproducción sexual (Buchmann y Nabham, 1996), mientras que el porcentaje restante de plantas son polinizadas por viento, agua o bien presentan mecanismos de autopolinización automática. Esta dependencia reproductiva de las plantas por sus vectores de polen, indica que los polinizadores desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad taxonómica, de la variación genética y de la riqueza de grupos funcionales de plantas (Costanza et al., 1997; Fontaine et al., 2006). Por tanto, la evolución de la extraordinaria diversidad de plantas con flores se debe en parte a la relación entre polinizadores y la reproducción sexual de las angiospermas. El mantenimiento de esta interacción en el largo plazo es responsable de que tanto plantas como polinizadores hayan evolucionado características, en ocasiones muy elaboradas, relacionadas con la polinización (Bawa, 1990; Manchado et al., 2006).

Atributos como el aroma, color, tamaño, tipo, patrones fenológicos y variedad de recompensas son parte de la compleja y diversificada morfología floral que ha evolucionado bajo la influencia de la selección ejercida por el tipo de vector empleado para la dispersión del polen entre plantas. En estrecha reciprocidad diversos grupos de animales como abejas, mariposas, polillas, moscas, avispas, escarabajos, colibríes, murciélagos y otros, han evolucionado a la par de los atributos florales de las angiospermas.

Los atributos concurrentes de flores y polinizadores han dado lugar a estudios de adaptación y coevolución (Endress, 1994; Fenster et al., 2004). En este contexto se ha planteado que las combinaciones específicas de rasgos florales son ajustadas con la finalidad de atraer grupos específicos de animales y utilizarlos como polinizadores (Faegri y Van der Pijil, 1966). Este planteamiento se conoce como “síndromes de polinización”, cuyas implicaciones y restricciones han sido ampliamente discutidas. Sin embargo, resultados de un amplio análisis cuantitativo sobre el tema muestran que la evolución de atributos florales es fuertemente influenciada por la adaptación a un tipo particular de polinizadores efectivos, y que el poder predictivo de los síndromes de polinización es mayor para especies de plantas tropicales cuya reproducción sexual depende fuertemente de polinizadores (Rosas-Guerrero et al., 2011).

Además de la polinización, otros componentes estructurales y funcionales de las flores se relacionan con dos transiciones evolutivas principales: la evolución de la autofertilización a partir de fertilización cruzada y la evolución del dimorfismo sexual a partir del hermafroditismo (cosexualidad). El estudio de estas transiciones y de las fuerzas subyacentes ha permitido inferir mecanismos que explican su origen y mantenimiento, explorar la flexibilidad ecológica y evolutiva de los sistemas reproductivos, y analizar su influencia en la diversificación evolutiva de las angiospermas (Eguiarte et al., 2015).

4. Estrategias que promueven el entrecruzamiento y/o evitan la endogamia

Diversas aproximaciones al estudio de la diversidad sexual se han enfocado en la manera en la que ocurren los apareamientos en las poblaciones (sistemas de apareamiento) y en sus consecuencias. Muchas especies de plantas hermafroditas tienen mecanismos que previenen la autofecundación y/o que promueven el entrecruzamiento. Entre estos mecanismos destacan la separación espacial (heterostilia) o temporal (dicogamia) de las estructuras sexuales dentro de la flor, y los sistemas de auto-incompatibilidad (Darwin, 1877; Schultz y Ganders, 1996; Ainsworth, 2000; Barrett, 2002). Una de las principales fuerzas selectivas que favorecen el entrecruzamiento es la depresión por endogamia, que puede ser particularmente intensa en la progenie de autofecundación debido a la expresión de mutaciones recesivas deletéreas en genotipos homocigos (Lande y Schemske, 1985). En general las plantas heterostilicas se subdividen en dos sistemas que difieren entre sí en el número de morfos florales en la población: la distilia con dos morfos florales y la tristilia con tres morfos (Barrett, 1992). La posición de anteras y estigmas dentro de las flores difiere de tal forma que existe una correspondencia en la posición de los órganos florales entre los diferentes morfos (Figura 1). Esta correspondencia promueve el intercambio de polen entre los morfos florales. La relevancia funcional de la heterostilia se puede ilustrar si consideramos que ha evolucionado en al menos 150 géneros de 28 familias de angiospermas (Barrett, 2002). Con respecto a la dicogamia se reconocen dos formas diferentes: la protándria donde los estambres y el polen maduran antes que el estigma sea receptivo, y la protoginia donde el estigma es receptivo antes que las anteras liberen polen (Barrett, 2002). Además de reducir la probabilidad de autofecundación, esta separación temporal de las funciones sexuales también disminuye la interferencia entre las funciones sexuales (Lloyd y Webb, 1986).

Además, de la separación espacial y temporal de las funciones sexuales, aproximadamente un 50% de las angiospermas han desarrollado sistemas de incompatibilidad (SI), que impiden que plantas fértiles fecunden sus óvulos y produzcan semillas con polen propio. La reacción de incompatibilidad se debe al reconocimiento del genotipo haploide del grano de polen (SI gametofíticos), o bien del genotipo diploide (SI esporofíticos) de la cubierta (de origen materno) de los granos de polen que son depositados en el estigma. Los SI se interpretan como mecanismos que evitan la autofecundación y los costos relacionados con la endogamia, y con frecuencia se presentan en taxones donde también han evolucionado mecanismos que promueven el entrecruzamiento (Allen y Hiscock, 2008). Por ejemplo, el dimorfismo floral que caracteriza a la distilia, incluye un sistema de incompatibilidad esporofítico que impide la fecundación entre plantas del mismo morfo. Así que los SI son un componente fundamental de los sistemas de apareamiento y de la evolución de las expresiones de la sexualidad en las plantas (Charlesworth et al., 2005; Allen y Hiscock, 2008).

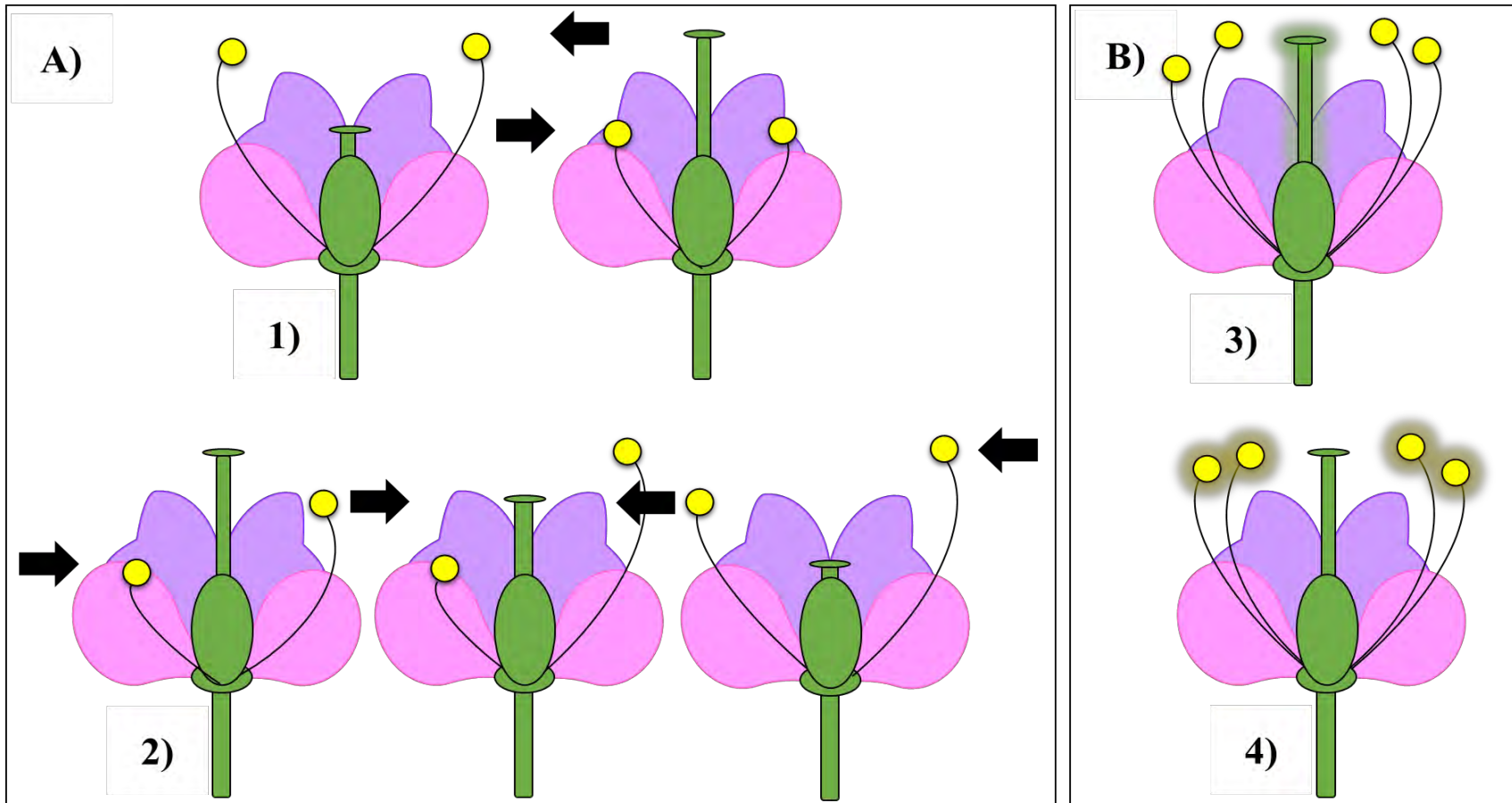


Figura 1. Separación de las estructuras sexuales que promueve el entrecruzamiento y/o previene la autofecundación en las angiospermas. A) Separación espacial (herkogamia): 1) Distilya y 2) Tristilya; Las flechas negras ilustran que el movimiento del polen es recíproco entre los morfos o plantas con anteras y pistilos que son de similar tamaño. B) Separación temporal (dicogamia): 3) Protoginia y 4) Protandria.

5. La evolución de la autofecundación

La condición ancestral y más frecuente en las angiospermas es el hermafroditismo, que está presente en aproximadamente 90% de las especies (Barrett, 2002; Ainsworth, 2000). Las plantas con flores tienen crecimiento modular y generalmente producen múltiples flores por planta. Esta condición tiene importantes consecuencias en la dinámica de apareamientos y en la adecuación de las plantas. La primera y más obvia es que la producción simultánea de gametos femeninos y masculinos en una planta permiten la autofecundación. La capacidad de autofecundación libera a los individuos de la necesidad de conseguir parejas para aparearse y de la dependencia de vectores para el transporte de polen, lo cual les facilita colonizar espacios desocupados con relativa facilidad (Pannell y Barrett, 1998). Sin embargo, este sistema de apareamiento también se asocia con diversos costos, incluyendo uniformidad genética de las poblaciones, descuento de polen y depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987). Para explicar la disyuntiva que implica la autofecundación y comprender por qué se origina con tanta frecuencia, modelos teóricos de los sistemas de apareamientos plantean la necesidad de considerar dos consecuencias genéticas primordiales y opuestas: la ventaja (50%) en la transmisión de alelos que provocan autofecundación en una población de plantas que se entrecruzan y que les permite diseminarse rápidamente, versus la reducción de la adecuación de la prole que resulta de endogamia (Lande y Schemske, 1985; Uyenoyama et al., 1993). Resultado de este conflicto se predicen dos alternativas evolutivamente estables: plantas autogamas versus plantas donde predomina el entrecruzamiento. Acorde a los planteamientos teóricos, evidencia empírica muestra que una característica común de familias de plantas principalmente herbáceas es la evolución de especies con flores pequeñas y que se autofecundan (~20 % de las especies).

Esta transición a la autofecundación ha ocurrido en múltiples ocasiones a partir de especies de entrecruza (Barrett et al., 1996; Kohn et al., 1996; Goodwillie, 1999).

El predominio de la autofecundación o bien del entrecruzamiento, se consideran estados alternativos estables de los sistemas de apareamiento en la mayoría de poblaciones de plantas. Sin embargo, esta idea se ha modificado con evidencia que muestra que el establecimiento de los sistemas de apareamientos depende de la historia de las poblaciones, y de la magnitud de los costos y beneficios tanto de la autofecundación como del entrecruzamiento. Estimaciones genéticas de tasas de entrecruzamiento de especies polinizadas por animales indican que además de plantas de autofecundación al menos un tercio de las especies analizadas tienen apareamientos mixtos (autofecundación y entrecruzamiento) y otro tanto que esencialmente se entrecruzan (Vogler y Kalisz, 2001), especialmente árboles tropicales (Charlesworth, 2002). En contraposición a las ventajas y evolución de sistemas reproductivos endogámicos, diversos estudios muestran que la progenie de autofecundación, es menos adecuada que la progenie de entrecruza. Esta consecuencia reproductiva se conoce como depresión por endogamia y es una de las principales fuerzas selectivas que dirigen las estrategias de apareamiento de las plantas (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Figura 2).

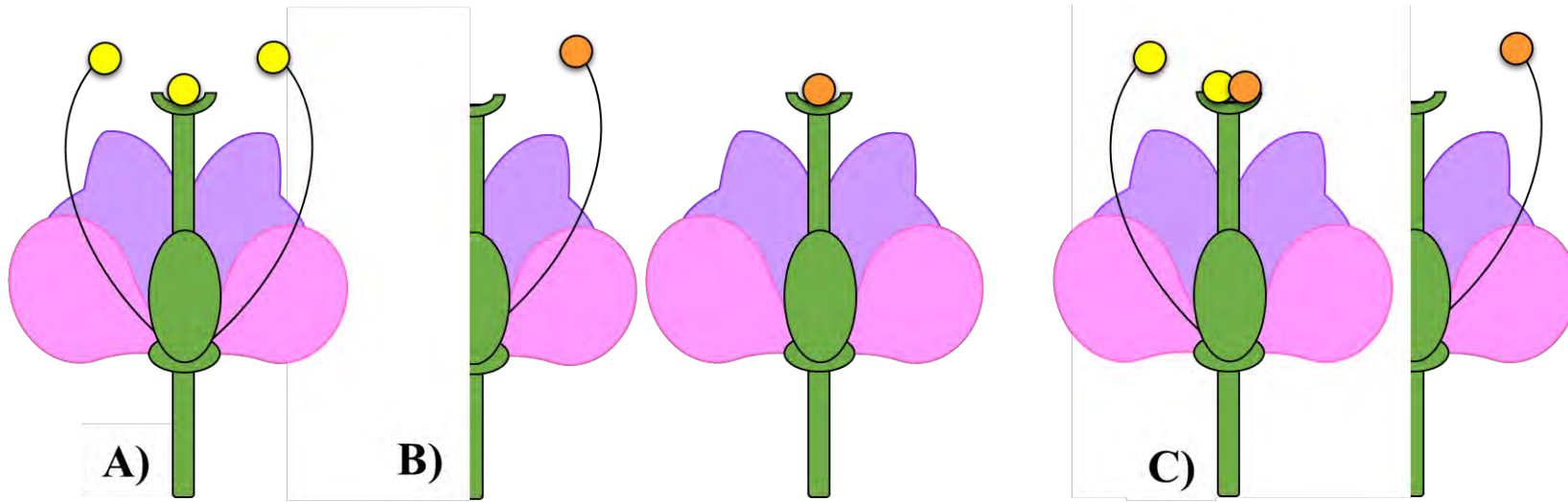


Figura 2. Sistemas de apareamiento en angiospermas. A) Autofecundación, B) Entrecruzamiento y C) Mixto.

6. Distribución de las funciones sexuales (femenina y masculina) y diversidad de sistemas reproductivos

Un atributo distintivo de las angiospermas es la gran diversidad de expresiones de la sexualidad que en general se conocen como sistemas reproductivos (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Ainsworth, 2000, Barrett, 2002). Para visualizar esta variedad es conveniente considerar que las flores se componen de estructuras sexuales femeninas (gineceo) y/o masculinas (androceo) encargados de la producción de óvulos y semillas y polen, respectivamente. Tres tipos diferentes de flores resultan de la distribución de dichos órganos. Las flores con órganos de ambas funciones sexuales se conocen como flores perfectas o hermafroditas, y las flores que presentan únicamente gineceo (femeninas) o androceo (masculinas) se conocen como pistiladas o estaminadas, respectivamente (Figura 3).

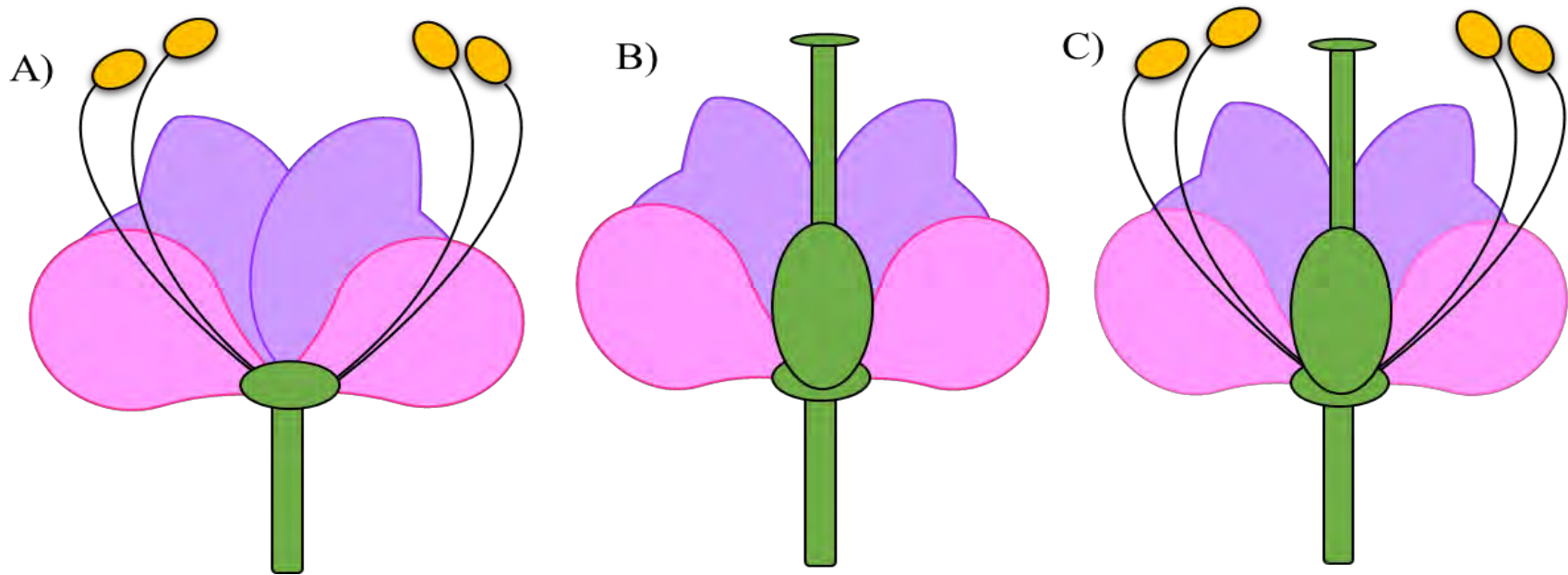


Figura 3. Tipos de flores en las angiospermas en relación a la distribución de las estructuras sexuales (androceo representado por los estambres y gineceo representado por el pistilo). A) Flor masculina o estaminada, B) flor femenina o pistilada y C) flor perfecta o hermafrodita.

La diversidad de maneras en que se pueden combinar estos tres tipos de flores determina la gran variedad de sistemas reproductivos. En un extremo de dichas expresiones de sexualidad tenemos plantas con flores hermafroditas, en el extremo opuesto plantas unisexuales y en medio una amplia gama de combinaciones de las funciones sexuales. A pesar de la aparente complejidad que esta diversidad involucra, se reconocen dos patrones distintos de la sexualidad de las plantas y prácticamente todas las especies pueden asignarse a una de dos categorías: sistemas reproductivos monomórficos o dimórficos. En las poblaciones monomórficas hay un solo tipo de plantas con uno o diferentes tipos de flores, y su contribución relativa como progenitores maternos o paternos varía de manera continua. El ejemplo clásico de esta condición son las plantas monoicas, que producen flores unisexuales macho y hembra en diversas proporciones y por tanto su contribución por cada vía sexual varía. En contraste, las poblaciones con dimorfismo de género o sexual se componen de dos morfos o tipos sexuales distintos que en general funcionan de manera relativamente más discreta como progenitores maternos o paternos (Ainsworth, 2000; Barrett, 2002). El ejemplo típico son las poblaciones dioicas con plantas unisexuales hembra y macho.

Con la finalidad de ilustrar la diversidad de sistemas reproductivos monomórficos y dimórficos se mencionan algunos casos y se acompañan de un esquema para ejemplificar la distribución de las estructuras sexuales femeninas y masculinas en plantas y poblaciones (Figura 4). Algunos sistemas monomórficos, además del monoicismo son: ginomonoicismo, que se caracteriza por la presencia plantas con flores pistiladas y hermafroditas, andromonoicismo, flores estaminadas y hermafroditas; y por último el trimonoicismo donde hay tres tipos de flores: pistiladas, estaminadas y hermafroditas en un mismo individuo.

En sistemas dimórficos las poblaciones están formadas por plantas que pueden ser estrictamente unisexuales (dioicismo), o un morfo es hermafrodita y el otro hembra (ginodioicismo), o bien macho (androdioicismo). Por último, algunas poblaciones pueden presentar sistemas tridioicos o subdioicos que se caracteriza por la presencia de tres tipos sexuales diferentes (hembras, macho y hermafroditas; Darwin, 1877; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Lloyd y Bawa, 1984; Ainsworth, 2000; Ehlers y Bataillon, 2007).

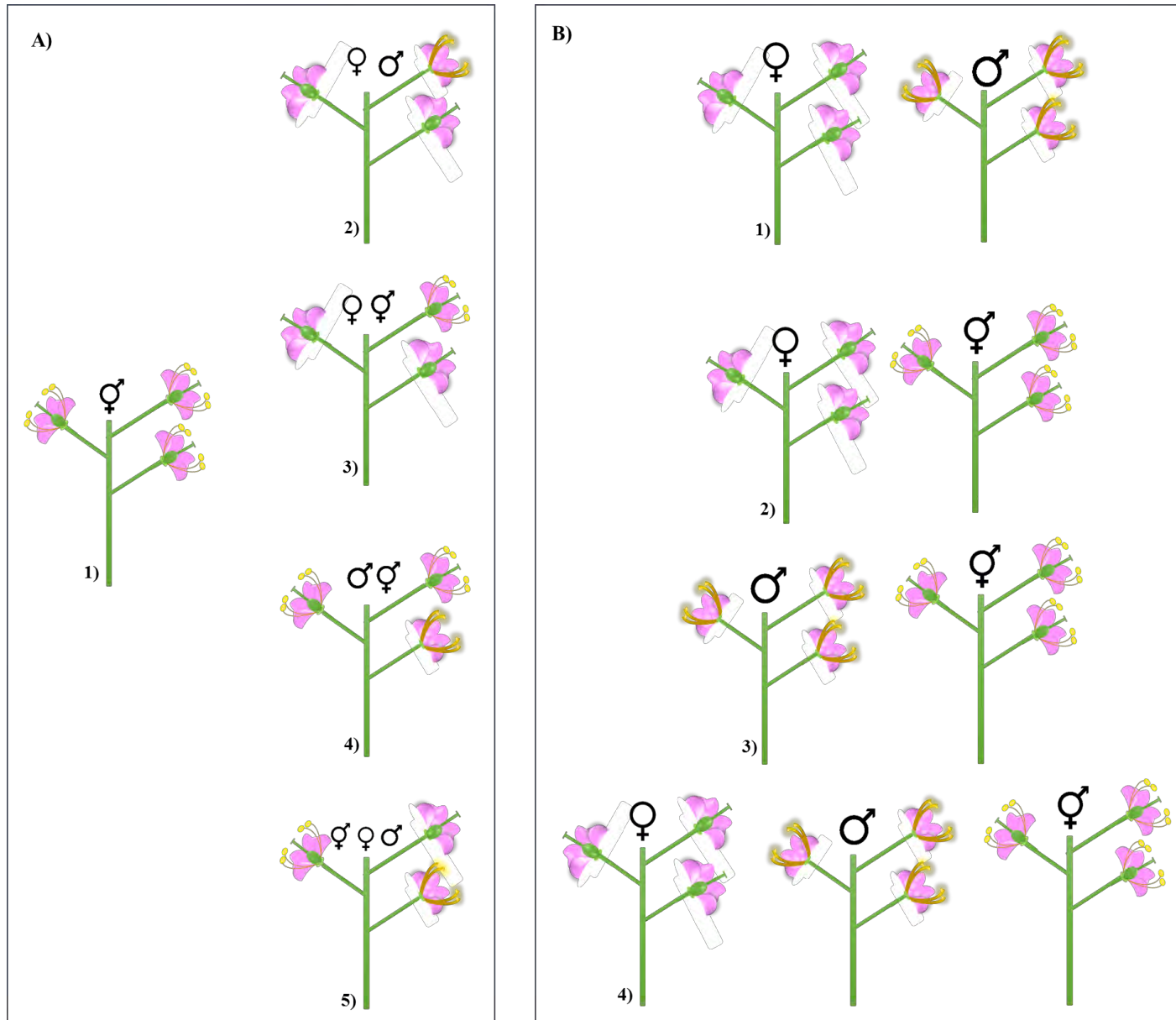


Figura 4. Diversidad de sistemas reproductivos en las angiospermas. A) Monomórficos: 1) Hermafrodita, 2) Monoico, 3) Ginomonoico, 4) Andromonoico y 5) Trimonoico; B) Dimórficos: 1) Dioico, 2) Ginodioico, 3) Androdioico y 4) Subdioico.

7. Segregación de las funciones sexuales y rutas evolutivas del dioicismo

Dado el carácter sustancialmente hermafrodita de las angiospermas, la segregación de las funciones sexuales masculina y femenina en plantas individuales (dioicismo) representa el extremo opuesto de la expresión sexual, de las estrategias reproductivas relacionadas con la promoción del entrecruzamiento y de la especialización funcional. El dioicismo es relativamente raro, pues ocurre aproximadamente en solo 6 % de las especies de angiospermas (Yampolsky y Yampolsky, 1992). Sin embargo, la presencia de plantas dioicas en 39% de las familias (~175) de angiospermas indica que a pesar de ser un sistema poco frecuente a nivel de especie, el dioicismo ha evolucionado independientemente y de manera reiterada en este grupo (Renner y Ricklefs, 1995; Heilbuth, 2000; Renner, 2014). Por lo tanto, la comprensión de los factores relacionados con el origen y evolución de sexos separados a partir de una condición hermafrodita, constituye un atractivo desafío intelectual para los biólogos interesados en la diversidad sexual de las angiospermas (Barrett y Hough, 2013; Quesada et al., 2011).

La presencia de flores unisexuales distribuidas en diferentes combinaciones en plantas y poblaciones, se ha utilizado como base para plantear las posibles rutas o vías de evolución del dioicismo a partir de una condición hermafrodita. Esto se debe a que el requisito básico indispensable para la evolución de la segregación de la sexualidad desde una condición hermafrodita, es la ocurrencia de mutaciones de esterilidad que den origen a flores unisexuales (Barrett, 2002). A pesar de que se proponen diferentes rutas evolutivas para la segregación de las estructuras sexuales (Bawa, 1980; Torices et al., 2011; Spigler y Ashman; 2012), se han distinguido dos vías principales del origen del dioicismo (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Charlesworth, 1999; Charlesworth y Guttman, 1999). Una primera ruta es por la vía del

monoicismo. Bajo este modelo la selección natural actúa de manera disruptiva sobre la variación en la proporción de flores unisexuales por individuo, y como resultado de especialización gradual en una función sexual eventualmente se originan plantas hembra y macho. La segunda ruta es la del ginodioicismo, donde plantas hembra (mutaciones de esterilidad masculina) invaden poblaciones de plantas hermafroditas. Posteriormente, la presencia de hembras debe favorecer la fertilidad masculina de las plantas hermafroditas remanentes en la población, dando origen a plantas unisexuales macho y hembra (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Charlesworth, 1999; Figura 5).

La evidencia de la ruta del monoicismo está basada principalmente en filogenias moleculares que indican que el dioicismo es un carácter derivado de linajes ancestrales monoicos (Renner y Won, 2001). En contraste, existe una cantidad considerable de evidencia de la relativa facilidad con la que mutantes de esterilidad masculina invaden poblaciones hermafroditas (ginodioicismo) y de los mecanismos involucrados en la transición al dioicismo (Barrett, 1992; Maurice et al., 1994; Schultz, 1994; Renner y Ricklefs, 1995; Kohn y Biardi, 1995; Schultz y Ganders, 1996; Sakai et al., 1997; Pannell, 1997; Wolfe y Shmida, 1997; Delph y Carroll, 2001; Sarkissian et al., 2001; Renner y Won, 2001).

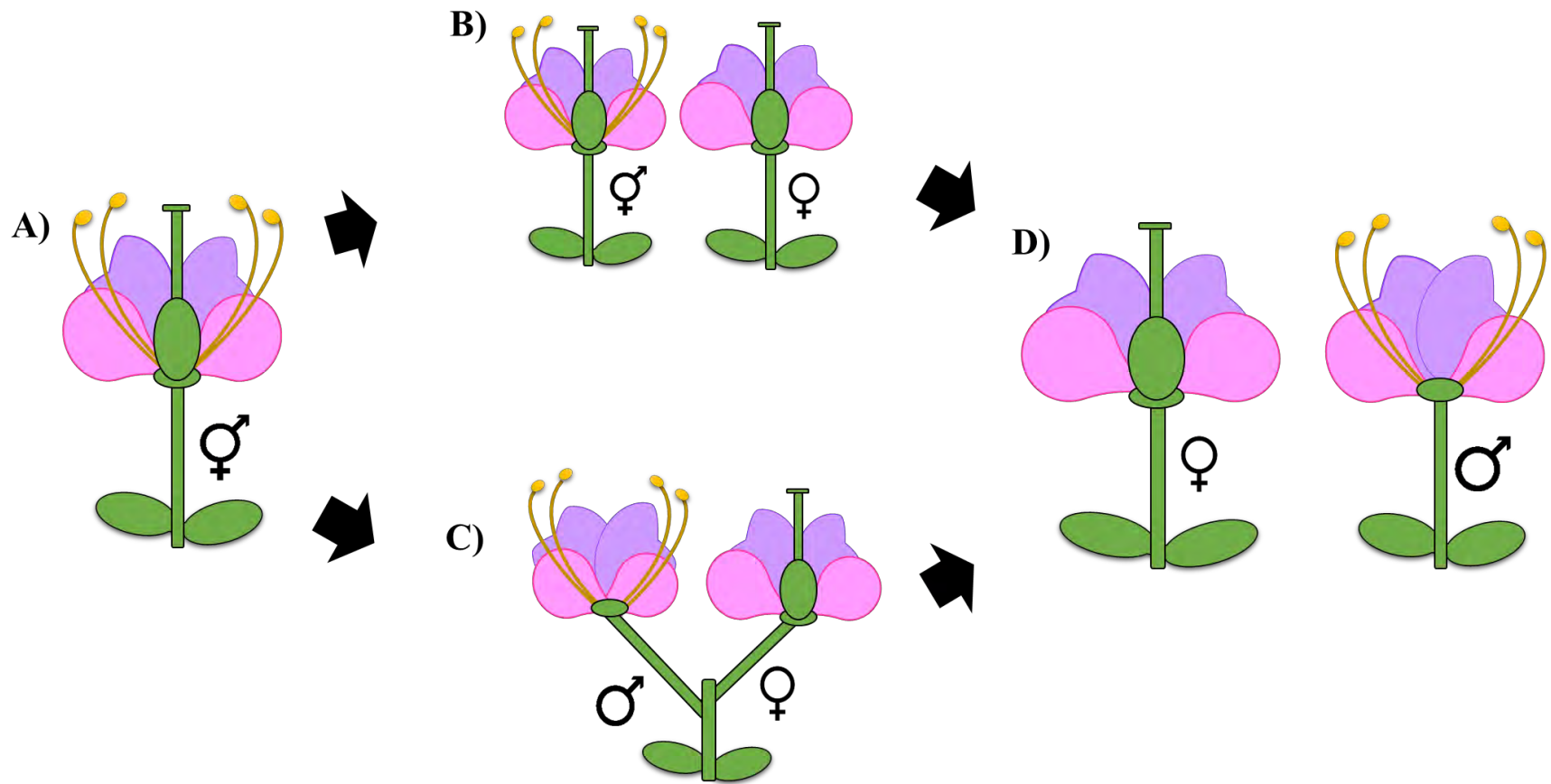


Figura 5. Rutas de evolución al dioicismo en angiospermas. A) Condición ancestral hermafrodita, B) vía del ginodioicismo, C) vía del monoicismo, D) separación de las estructuras femeninas y masculinas en individuos, dioicismo. (Esquema modificado de Barrett, 2002).

Modelos teóricos señalan que las plantas con esterilidad masculina (hembra) pueden proliferar en poblaciones cosexuales si el producto de la tasa de autofecundación (r) y la depresión por endogamia (δ) en las plantas hermafroditas es superior a 0.5 (Lewis, 1941; Ross 1982). En la práctica, las hembras puedan diseminarse en una población cosexual si producen el doble de semillas viables (número y/o calidad) que las hermafroditas. Esta ventaja reproductiva es clave para superar la pérdida de la función y adecuación masculina que se deriva de la esterilidad. Las hembras pueden producir más y/o mejores semillas que las hermafroditas si reasignan los recursos de la función masculina a la femenina, y si su progenie que es producto de entrecruza supera a la de las hermafroditas que puede experimentar depresión por endogamia, respectivamente (Renner y Ricklefs, 1995; Sarkissian et al., 2001; Renner y Won, 2001). Una revisión del tema muestra que las hembras de especies ginodioicas tienen ventaja en adecuación sobre las hermafroditas produciendo más y/o mejores semillas (ver revisión de Shykoff et al., 2003). En una segunda etapa se requiere la reducción gradual de la fertilidad femenina de hermafroditas especializados en la función masculina. Esta etapa puede incluir hermafroditas que pierden la función femenina (esterilidad femenina) y que se convierten en machos. En el último paso, las plantas hermafroditas remanentes se eliminan de las poblaciones subdioicas y el sistema deriva en uno dioico. En este escenario se predice el establecimiento de poblaciones con tres morfos sexuales: 1) plantas hembras con flores femeninas, 2) machos con flores masculinas y 3) hermafroditas con flores perfectas. Este sistema se conoce como subdioicismo, y se ha interpretado como una etapa tardía en la ruta evolutiva ginodioicismo-dioicismo (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Ehlers y Bataillon, 2007). Sin embargo, la fase final de esta ruta es poco comprendida en parte debido a la poca investigación de especies subdioicas (Spigler y Ashman, 2012). Los reportes de poblaciones o

especies subdioicas comúnmente indican la presencia de plantas con flores perfectas y con frecuencia de machos fructíferos, lo cual sugiere una transición que involucra la ruta del ginodioicismo (Ehlers y Bataillon, 2007).

Por lo tanto, los sistemas subdioicos representan escenarios ideales para investigar la evolución de sexos separados a partir de una condición cosexual y elucidar los mecanismos relacionados con el origen y mantenimiento de la especialización sexual en angiospermas. Un elemento clave en la evolución del dioicismo desde el subdioicismo, es la adecuación que las plantas hermafroditas obtienen a través de las funciones femenina y masculina en contraste con la adecuación de plantas hembra y macho respectivamente. En este proyecto de investigación se evalúan los componentes de la fecundidad femenina de machos fructíferos para explorar el papel de este componente de adecuación en el mantenimiento de poblaciones subdioicas en particular y en la evolución del dioicismo en general.

8. Conclusiones

La reproducción sexual de las angiospermas se caracteriza por una sorprendente diversidad de estructuras reproductivas y expresiones la de sexualidad. Entre los aspectos más relevantes de esta diversidad reproductiva esta la polinización biótica y la correspondencia morfológica y funcional entre flores y polinizadores, el sistema de apareamiento (autofecundación, entrecruzamiento y mixto) que define quien se aparea con quien en una población y tiene relevantes consecuencias genéticas, ecológicas y evolutivas, y por último la distribución y combinación de las estructuras sexuales femenina y masculina en flores, plantas e individuos. Una de las transiciones evolutivas de mayor interés biológico, es la segregación de las funciones sexuales, pues involucra en el proceso cambios en atributos florales que pueden resultar en dimorfismos sexuales, modificaciones sustanciales en la dinámica de apareamientos, y obviamente la especialización sexual de plantas individuales.

La evolución de la segregación de las estructuras sexuales en individuos a partir de una condición ancestral hermafrodita, se ha explicado por diferentes rutas o vías evolutivas. Sin embargo, aún es escaso el conocimiento de las etapas tardías de la segregación de la sexualidad en individuos. Por tanto la presencia de poblaciones con plantas de sexualidad intermedia representa un experimento natural para esclarecer dichas etapas y su relevancia en la transición al dioicismo. Estos temas se abordan en el Capítulo II, utilizando como modelo de estudio poblaciones subdioicas del árbol tropical *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) que es una especie que ha sido descrita como dioica.

9. Bibliografía

- Ainsworth, C., (2000). Boys and girls Come outtoplay: The molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany*, 86, 211-221.
- Allen, A. M., y S. J. Hiscock (2008). Evolution and Phylogeny of Self-Incompatibility Systems in Angiosperms. En: *Self-Incompatibility in Flowering Plants-Evolution, Diversity and Mechanims*. V. E., Franklin-Tong (Ed). University of Bristol, Bristol, UK, pp, 74-101.
- Barrett S. C. H., y J. Hough (2013). Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64,67-82.
- Barrett, S. C. H, (2002). The Evolution of Plants of Sexual Diversity. *Nature Review*, 3, 274-284.
- Barrett, S. C. H., (1992). Gender variation in *Wurmbea* (Liliaceae) and the evolution of dioecy. *Journal of Evolutionary Biology*, 5, 423-444.
- Barrett, S. C. H., L. D. Harder y A. C. Worley (1996). The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, London*, 351, 1271-1280.
- Bawa, K. S., (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 15-40.
- Bawa, K. S., (1990). Plant-pollinator interactions in the tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21,399-422.
- Buchmann, S. L., y G. P. Nabham (1996). *The forgote pollinators*. Washington, DC, Island Press.

- Charlesworth, B. y D. Charlesworth (1978). A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist*, 112, 975-997.
- Charlesworth, B., y D. S. Guttman (1999). The evolution of dioecy and plant sex chromosome systems. En: *Sex determination in plants*. Ainsworth, C.C., (Ed). Bios Scientific, Oxford, UK, pp, 25-49.
- Charlesworth, D., (1999). Theories on the evolution of dioecy. En: *Gender and sexual polymorphism in flowering plants*. Geber, M. A., T. E. Dawson y L. F. Delph. (Eds). Berlin, Germany, Springer-Verlag, pp, 33-60.
- Charlesworth, D., (2002). Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity*, 88, 94-101.
- Charlesworth, D., X. Vekemans, V. Castric y V. Glémins (2005). Plant self-incompatibility systems: A molecular evolutionary perspective. *New Phytologist*, 168, 61-69.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. Groot, R. S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, y M. VandenBelt (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 283-387.
- Cronquist, A., (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Darwin, C., (1877). *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, London.
- Delph, L. F., y S. B. Carroll (2001). Factors affecting the relative seed fitness and female frequency in a gynodioecious species, *Silene acaulis*. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 487-505.
- Eguiarte, L. E., J. Núñez-Farfan, V. Souza, C. Domínguez y C. Cordero (2015). La reproducción de las Angiospermas: Perspectivas Ecológicas y Evolutivas en el

- bicentenario de Darwin. En: *Evolución Biológica, Una revisión actualizada desde la revista Ciencias*. Morrone, J. J., y P. Magaña (Eds). Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, pp, 135-165.
- Ehlers, B. K., y T. Bataillon (2007). 'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. *New Phytologist*, 194-211.
- Endrees, P. K., (1994). *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K., y L. Van Der Pijl (1966). *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash y J. D. Thomas (2004). Polination syndromes and flora specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 375-403.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau (2006). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Plos Biology*. 4 (1), 0129-0135.
- Goodwillie, C., (1999). Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *Leptosiphon* (Polemoniaceae): phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. *Evolution*, 53, 1387-1395.
- Harder, L. D., y S. C. H. Barrett (2006). *Ecology and evolution of flowers*. Oxford, University Press, Oxford, UK.
- Heilbut J. C., (2000). Lower species richness in dioecious clades. *American Naturalist*, 156, 221-241.

- Kohn, J. R., S.W. Graham, B. Morton, J. J. Doyle y S. C. H. Barrett (1996). Reconstruction of the evolution of reproductive characters in Pontederiaceae using phylogenetic evidence from chloroplast DNA restriction-site variation. *Evolution*, 50, 1454-1469.
- Kohn, J. R., y J. E. Biardi (1995). Outcrossing rates and inferred levels of inbreeding depression in gynodioecious *Cucurbita foetidissima* (Cucurbitaceae). *Heredity*, 75, 77-83.
- Lande, R., y D.W. Schemske (1985). The evolution of self- fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39, 24-40.
- Lewis D., (1941). Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants: the equilibrium between females and hermaphrodites to be expected with different types of inheritance. *New Phytologist*, 40, 56-63.
- Lloyd, D. G., y C. J. Webb (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand journal of botany*, 24, 135-162.
- Lloyd, D. G., y K. S. Bawa (1984). Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, 17, 255-338.
- Manchado, I. C. A., A. V. Lópes y M. Sazima (2006). Plant Sexual Systems and a Review of the Breeding System Studies in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annual of Botany*, 97, 277-287.
- Márquez, J. G., M. Collazo, M. Martínez, A. Orezco y S. Vázquez (2013). *Biología de angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, pp, 3-15.
- Maurice, S., E. Belhassen, D. Couvet, y P. H. Gouyon (1994). Evolution of dioecy: can nuclear cytoplasmic interactions select for maleness? *Heredity*, 73, 346-354.

- Pannell, J. R., (1997). The maintenance of gynodioecy and androdioecy in a metapopulation. *Evolution*, 51, 10-20.
- Pannell, J. R., y S. C. H. Barrett (1998). Reproductive assurance in a metapopulation. *Evolution*, 53, 664-676.
- Quesada, M., F. Rosas, M. Lopezaraiza, R. Aguilar, L. Ashworth, V. Rosas-Guerrero, G. Sánchez-Montoya y S. Martén (2012). Ecología y Conservación Biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. En: *Ecología y Evolución de las interacciones bióticas*. Val, E. K., y K. Boege (coords). Fondo de Cultura Económica, México, DF, pp, 75-100.
- Quesada, M., F. Rosas, R. Aguilar, L. Ashworth, V. M. Rosas-Guerrero, R. Sayago, J. A. Lobo, Y. Herrerías-Diego y G. Sánchez-Montolla (2011). Human Impacts on Pollination, Reproduction, and Breeding Systems in Tropical Forests Plants. En: *Seasonally Dry Tropical Forests Ecology and Conservation*. Dirzo, R., H. S. Yung, H. A. Money y G. Ceballos (Eds). Island Press, Washington, USA, pp, 173-194.
- Renner, S. S., (2014). The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, Monoecy, Gynodioecy, and an updated online database. *American Journal Botany*, 101, 1588-1596.
- Renner, S. S., y H. Won (2001). Repeated evolution of monoecy in Siparunaceae (Laurales). *Systematic Biology*, 50, 700-712.
- Renner, S. S., y R. E. Ricklefs (1995). Dioecy and its correlates. *American Journal of Botany*, 82, 596-606.

- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada, W. S. Armbruster, R. Pérez-Barrales y S. D. Smith (2011). Influence of Pollination Specialization and Breeding System on Flora Intergration and Phenotypic Variation in *Ipomea*. *Evolution*, 65, 350-364.
- Ross, M. D., (1982). Five evolutionary pathways to dioecy. *The American Naturalist*, 119, 297-317.
- Sakai, A. K., S. G. Weller, M. L. Chen, S. Y. Chou y C. Tسانونت (1997). Evolution of gynodioecy and maintenance of females: the role of inbreeding depression, outcrossing rates and resource allocation in *Schiedea adamantis* (Caryophyllaceae). *Evolution*, 51, 724-736.
- Sarkissian, T. S., S. C. H. Barrett, y L. D. Harder (2001). Gender variation in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): is size all that matters? *Ecology*, 82, 360-373.
- Schultz, S. T., y F. R. Ganders (1996). Evolution of unisexuality in the Hawaiian flora: a test of microevolutionary theory. *Evolution*, 50, 842-855.
- Schultz, S., (1994). Nucleo-cytoplasmic male sterility and alternative routes to dioecy. *Evolution*, 48, 1933-1945.
- Shykoff, J. A., S. O. Kolokotronis, C. L. Collin y M. Lopez-Villavicencio (2003). Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia*, 135, 1-9.
- Spigler, R. B., T. L. Ashman (2012). Gynodioecy to dioecy: are we there yet?. *Annals of Botany*, 109, 531-543.
- Systems in Angiosperms. En: Self-incompatibility in flowering plants. Evolution, diversity, and mechanisms. Franklin-Tong, V., (Ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp, 73-101.

- Torices, R., M. Méndez, J. M. Gómez (2001). Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. *New Phytologist*, 190, 234-248.
- Uyenoyama, M. K., K. E. Holsinger y D. M. Waller (1993). Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 9, 327-381.
- Villaseñor, J. L. y E. Ortiz (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 134-142.
- Vogler, D. W., y S. Kalisz (2001). Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution*, 55, 202-204.
- Wolfe, L. M., y A. Shmida (1997). The ecology of sex expression in a gynodioecious Israeli desert shrub (*Ochradenus baccatus*). *Ecology*, 78, 101-110.
- Willis, K. J., (2011). *State of the World's Plants*. Royan Botanic Gardens Kew, p, 7.
- Yamplosky, C., y H. Yamplosky (1992). Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Biblioteca. Genética*, 3, 1-62.

CÁPITULO II

Evaluación de la adecuación femenina de machos fructíferos y su influencia en la transición subdioicismo-dioicismo en el árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México

1. Resumen

Una de las transiciones evolutivas más significativas en la diversificación de sistemas reproductivos y de apareamiento en las angiospermas, es la especialización sexual y el establecimiento de sistemas dioicos a partir de una condición hermafrodita. Pero se desconocen las consecuencias ecológicas y evolutivas de la presencia de fenotipos de sexualidad intermedia en etapas tardías de la transición evolutiva al dioicismo. En este trabajo se investiga la evolución de la especialización sexual utilizando como modelo de estudio *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), una especie dioica con plantas hembras (H) y machos (M), donde existen poblaciones subdioicas en las que además de plantas unisexuales hay individuos machos que producen flores hermafroditas y frutos (machos fructíferos, MF). Se documentó la distribución espacial y la frecuencia de H, M y MF en seis poblaciones en la región de Huautla, Morelos, México. En cinco poblaciones se estimó la adecuación femenina de H y MF, cuantificando la cantidad y viabilidad de su progenie. Finalmente, se calculó la adecuación femenina relativa (C) y el género funcional de los MF (G_{MF}), para averiguar la contribución de la adecuación femenina en su mantenimiento, y en la persistencia de poblaciones funcionalmente subdioicas. La frecuencia de MF varía de 0 a 29 %, y la proporción de H: M + MF no difiere en general de 1:1 como se predice en poblaciones dioicas ($\chi^2_{(gl)} = 9.91_{(5)}$, $P = 0.08$). Las H producen significativamente más frutos maduros que pesan más y tienen más semillas/fruto. Además las semillas son más pesadas y de mayor calidad o viabilidad que las de MF. La adecuación femenina de MF varía de 0.005 a 0.065 y el G_{MF} de 0 a 4 %. Suponiendo que la adecuación masculina de los MF es igual a la de machos puros, las estimaciones de $G_{MF} > 0$, indican que se podría favorecer su mantenimiento en poblaciones funcionalmente subdioicas. En las poblaciones de *Jacaratia mexicana*, tres son funcionalmente dioicas y en tres los MF son relativamente más exitosos, subdioicas. Sin embargo, para precisar sobre la especialización reproductiva de los machos fructíferos y su papel en la evolución de sistemas dioicos puros en *Jacaratia mexicana*, es indispensable evaluar la magnitud de su adecuación relativa masculina.

2. Introducción

La separación de las funciones sexuales en plantas individuales se conoce como dioicismo. Estudios del tema plantean que el dioicismo evoluciona por la diseminación de mutaciones de esterilidad en poblaciones hermafroditas que eliminan la función masculina o femenina en diferentes individuos (Lewis, 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Ross, 1982; Charlesworth, 1999; Charlesworth y Guttman, 1999; Ainsworth, 2000; Barrett, 2002). Sin embargo, en ocasiones la segregación de los sexos en individuos no es completa y algunas plantas pueden producir flores del sexo opuesto (Ehlers y Bataillon, 2007). Esta inconsistencia de la expresión sexual ocurre generalmente en machos que producen flores estaminadas y flores perfectas. Si estas plantas macho con órganos sexuales femeninos son capaces de producir frutos, se les llama machos fructíferos, y su presencia en poblaciones de hembras y machos se conoce generalmente como subdioicismo (Darwin, 1877; Ross, 1982; Aguirre et al., 2007).

Las poblaciones de plantas subdioicas representan un experimento natural donde es posible cuantificar y comparar la fecundidad relativa de los diferentes tipos sexuales de plantas, y con base en esta información explorar las consecuencias ecológicas y evolutivas de la presencia de MF. Estas consecuencias dependen básicamente de la cantidad y calidad de las semillas que producen los machos MF con respecto a las hembras (WF_{MF}/WF_H) (Lloyd, 1974a; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Ross, 1982). Es decir, de la adecuación relativa que los MF obtienen a través de la función femenina.

Con la finalidad de explorar el funcionamiento de plantas de sexualidad intermedia, Lloyd (1974b) propuso el concepto de género funcional (G), que se define como la contribución de genes vía óvulos en relación a la contribución vía polen. El método propuesto por Lloyd (1976) utiliza información de la frecuencia de los diferentes tipos sexuales y de su adecuación femenina relativa. La evaluación del género funcional de MF (G_{MF}) en poblaciones naturales permite establecer si los MF tienen una contribución significativa de genes a través de óvulos y semillas ($G_{MF} > 0$), y estamos frente a un sistema funcionalmente subdioico, o bien si los MF contribuyen genes a la siguiente generación exclusivamente vía polen ($G_{MF} = 0$) y el sistema es funcionalmente dioico.

Asimismo, una estimación de la adecuación femenina de MF y hembras que considere tanto la cantidad como la calidad la progenie, puede brindar información de la estabilidad evolutiva del subdioicismo. Teóricamente y asumiendo determinación nuclear de la sexualidad, las hembras pueden diseminarse y mantenerse en una población cosexual, siempre y cuando produzcan el doble de semillas viables (número y/o calidad) que las hermafroditas. Esta ventaja reproductiva es clave para superar la pérdida de la función y adecuación masculina que se deriva de la esterilidad (Lewis, 1941; Ross, 1982).

En poblaciones de especies subdioicas, el éxito reproductivo femenino de plantas hembra puede ser mayor al de MF por diversas razones. Las plantas hembra conseguirían producir más y/o mejores frutos y semillas que los MF por dos razones principales: a) pueden producir más semillas, si hay reasignación de recursos que no son utilizados para la producción de polen y flores estaminadas (Darwin, 1877), y b) pueden producir semillas de mayor calidad, dado que evitan la autofecundación y los costos asociados a la depresión por endogamia (Shykoff, 1992; Wang et al., 2015). Por su parte, la principal ventaja de los MF

frente a las hembras es que tienen la capacidad de producir semillas por autofecundación, lo cual puede ser un seguro reproductivo que las plantas unisexuales no tienen.

En este trabajo se exploran las consecuencias ecológicas y evolutivas de la presencia de MF en poblaciones compuestas por hembras y machos de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), un árbol tropical que previamente se ha descrito como una especie dioica (Pennington y Sarukhán, 1988 y 2012).

3. Antecedentes

3.1. Frecuencia de dioicismo en las angiospermas

La diversidad de angiospermas o plantas con flores se estima en 261,750 especies, 14 559 géneros y 450 familias (Renner, 2014). En este grupo de plantas el sistema reproductivo predominante es el hermafroditismo que lo presenta aproximadamente un 90% del total de especies (Barrett, 2002). A partir de esta condición ancestral, la unisexualidad ha evolucionado en diversos grupos por la segregación de las funciones sexuales femenina y masculina en plantas individuales, lo cual se conoce como dioicismo. Aunque la información y las estimaciones de frecuencia y distribución del dioicismo han mejorado en años recientes, aún existe incertidumbre sobre el número preciso de especies dioicas. En esta sección se presenta información disponible que muestra que independientemente del número y la proporción de plantas dioicas en diferentes floras, el dioicismo no se distribuye de manera homogénea entre regiones geográficas, formas de vida y familias de angiospermas.

El dioicismo, es una condición relativamente rara que está presente en 15 600 especies y 987 géneros, lo que corresponde respectivamente a 6 y 7 % del total (Renner y Ricklefs, 1995; Renner, 2014). A pesar de que a nivel de especie el dioicismo es relativamente raro, este sistema reproductivo ocurre en el 39 % de las familias (~175 familias) de angiospermas, lo que indica evolución independientemente y reiterada en diferentes linajes (Renner, 2014). Estimaciones de la incidencia de dioicismo a nivel de género indican que de 987 géneros con plantas dioicas, 116 son géneros estrictamente dioicos, lo que implicaría que el dioicismo se ha originado independientemente en al menos 871 géneros (Heilbulth, 2000). Del total de

especies dioicas reportadas, 6 650 pertenecen a 34 familias que son completamente dioicas y las 8 950 especies restantes están en familias donde hay especies dioicas y otros sistemas reproductivos, particularmente sistemas monoicos y ginodioicos (Renner, 2014).

3.2. Correlaciones ecológicas del dioicismo

La información de la literatura señala que el dioicismo en general se asocia con distribuciones tropicales, con formas de vida de crecimiento leñoso particularmente árboles, con polinización por viento o bien por polinizadores pequeños y generalistas, y con frutos carnosos y semillas que son dispersadas por animales (Bawa, 1980; Lloyd, 1982; Sakai et al., 1995; Sakai et al., 1997; Sakai y Weller, 1999; Renner y Ricklesfs, 1995, Vamosi et al., 2003, Vamosi y Vamosi, 2004).

En regiones templadas las especies dioicas constituyen menos del 4% del total de especies, mientras que en regiones tropicales dicha proporción puede ser mayor a 8% del total de especies (Bawa 1980). Este sesgo geográfico en la incidencia de dioicismo se ha explicado en relación con diferentes correlatos. En los bosques templados el dioicismo se correlaciona con polinización y dispersión por viento, mientras que en bosques tropicales se correlaciona con polinización por insectos, y dispersión por animales (Bawa, 1980; Fox, 1985; Vamosi y Otto, 2002, Heilbuth et al., 2001, Vamosi et al., 2003; Vamosi y Vamosi, 2004). Dado que las floras tropicales tienen alta diversidad y proporción de especies leñosas, se plantea que la alta incidencia de dioicismo en los trópicos puede deberse en parte a la asociación entre dioicismo y tamaño de las plantas.

La evolución de dioicismo ha ocurrido principalmente en plantas con crecimiento leñoso, con mayor biomasa y con ciclos de vida largos, como árboles y arbustos (Darwin, 1877, Bawa, 1980; Fox, 1985). Bawa (1980), encontró que dentro de diferentes floras un aumento en la frecuencia de dioicismo y se correlaciona con un incremento en el tamaño de las plantas. Los árboles en contraste con las hierbas, tienen una alta incidencia de dioicismo. Para explicar la correlación entre dioicismo y forma de vida se invoca al entrecruzamiento como una de las principales presiones selectivas. Este planteamiento supone que la posibilidad de fecundación de óvulos con polen propio aumenta con el tamaño de la planta. En los árboles, con grandes copas y un gran número de flores se incrementa la probabilidad de autofecundación por geitonogamia, lo cual puede derivar en depresión por endogamia y favorecer la evolución de la unisexualidad (y entrecruzamiento obligado; Thomson et al., 1989; Webb, 1999).

El dioicismo no se distribuye de manera homogénea entre diferentes grupos taxonómicos de plantas. Algunas familias como Caricaceae y Myristicaceae están formadas casi exclusivamente por especies dioicas, en contraste familias como Bombacaceae y Dipterocarpaceae no tienen especies dioicas. Otras familias (Anacardiaceae, Euphorbiaceae, Moraceae y Urticaceae), tienen una mezcla relativamente equitativa de taxa dioicos y monoicos, y hay familias como Meliaceae con taxones dioicos, monoicos y hermafroditas (Bawa, 1980). Además, estudios filogenéticos indican que el dioicismo se encuentra tanto en familias basales como en familias recientes o derivadas (Renner y Ricklefs, 1995; Vamosi et al., 2003; Renner, 2014). Algunas estimaciones del tipo de polinización en especies dioicas (4,935 especies) sugieren que el 68.4 % son polinizadas por animales y 31.6 % restante dispersan su polen por vectores como el viento y agua (Renner, 2014).

En contraste con plantas dioicas de regiones templadas que son principalmente polinizadas por viento, la mayoría de las plantas dioicas tropicales son polinizadas por animales donde se incluyen aves, murciélagos, polillas y otros insectos. Estudios de ecología en los trópicos revelan algunas asociaciones entre el dioicismo y el modo de polinización y dispersión de semillas. En general se ha documentado una correlación entre dioicismo y polinización por abejas. Las plantas dioicas de los trópicos tienen inflorescencias y/o flores relativamente pequeñas, de color blanco, amarillo o verde pálido (Bawa y Opler, 1975; Bawa, 1980; Vamosi et al., 2003). Estas flores son polinizadas principalmente por abejas generalistas, pequeñas y medianas de lengua corta de las familias Halictidae, Megachilidae y Meliponini (Bawa, 1980). Algunos grupos de plantas ilustran la asociación entre dioicismo y tipo de polinización. En el género *Fuchsia* con aproximadamente 90 especies, 78 son hermafroditas y polinizadas principalmente por aves, mientras el resto son polinizadas sobre todo por abejas y en su mayoría son plantas ginodioicas, subdioicas y dioicas (Berry et al., 2004).

Otro atributo relacionado con el dioicismo es la dispersión por animales. Muchas especies dioicas tienen frutos carnosos con semillas que son dispersadas por animales. La asociación entre dioicismo y modo de dispersión se presenta en diferentes comunidades y en diversos grupos taxonómicos. En general, la dispersión por aves es más común en las comunidades tropicales que en las templadas. En árboles y arbustos dioicos tropicales, los frutos tienen una o pocas semillas que con frecuencia son dispersadas por las aves. Diversos autores coinciden en señalar que la incidencia de dioicismo en bosques tropicales puede deberse en parte a la dispersión por animales, particularmente por aves (Bawa y Opler, 1975; Bawa, 1980; Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992; Sakai y Weller, 1999; Vamosi y Vamosi, 2004).

3.3. Rutas de evolución al dioicismo

Las presiones selectivas que dirigen la evolución del dioicismo y la naturaleza de las posibles rutas evolutivas involucradas en dicha transición, son dos cuestiones fundamentales relacionadas con la presencia de dioicismo en las plantas con flores. Un señalamiento general relacionado con las presiones selectivas, es que la evolución del dioicismo está relacionada con: a) la evasión de la autofecundación y la depresión por endogamia, b) con una ventaja derivada de la especialización sexual, o c) una combinación de ambas (Lloyd, 1975; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Barrett, 2002). En relación a las vías evolutivas del dioicismo a partir de una condición hermafrodita, se han planteado al menos cinco rutas alternativas (Webb, 1999). Una vía (1) directa sin estados intermedios, y 4 rutas donde diferentes sistemas reproductivos constituirían una fase intermedia de la transición: 2) vía la heterostilia, 3) ruta del monoicismo, y 4) vía ginodioicismo o 5) androdioicismo (Torices et al., 2011). La ruta directa, plantea la aparición simultánea y el establecimiento de dos mutaciones independientes; una de esterilidad masculina y otra de esterilidad femenina en poblaciones hermafroditas. Charlesworth y Charlesworth (1978), sugieren que una transición directa es poco probable, debido a que las mutaciones de esterilidad masculina y femenina deben surgir y mantenerse simultáneamente en especies hermafroditas. No obstante, la hipótesis de la vía directa es relevante por hacer patente la ocurrencia de mutaciones de esterilidad, que es un elemento clave para el establecimiento de sistemas dioicos.

El dioicismo también ha evolucionado a partir de ancestros cosexuales dimórficos, como es el caso de la distilia (Darwin, 1877, Lloyd, 1979, Ross, 1982). El planteamiento es que la pérdida de polinizadores eficientes resulta en transferencia asimétrica de polen entre los morfos florales, lo cual favorecería la especialización masculina del morfo más eficaz para donar polen (por lo general, thrum) y la especialización femenina del morfo más efectivo recibiendo polen (generalmente pin). La especialización sexual es posible gracias a la reciprocidad reproductiva y a la autoincompatibilidad entre morfos florales. Estudios comparativos sugieren que el dioicismo pudo evolucionar a través de esta ruta en tres familias de angiospermas: Boraginaceae, Menyanthaceae y Rubiaceae (Pailler et al., 1998, Barrett, 2002).

En especies monoicas las plantas tienen una mezcla de flores unisexuales femeninas y masculinas en diferentes proporciones. En esta ruta evolutiva del dioicismo se requiere que la selección actué de manera disruptiva sobre la variación (genética) en la proporción de flores de uno y otro sexo, e incrementa gradualmente la especialización sexual de plantas individuales dando lugar al establecimiento de plantas femeninas y masculinas. La evidencia que apoya esta hipótesis evolutiva se basa principalmente en estudios filogenéticos que muestran la ocurrencia de grupos con taxa monoicos y dioicos (Renner, 2014; Dufay et al., 2014).

En la ruta del ginodioicismo, plantas unisexuales femeninas invaden poblaciones de individuos hermafroditas por la propagación de mutaciones de esterilidad masculina. Posteriormente y debido a la presencia de hembras, la selección favorece a las plantas hermafroditas que se especializan en la función masculina y el proceso concluye con la transición al dioicismo. Esta ruta evolutiva que involucra esterilidad masculina es por mucho la más común entre las angiospermas (543 especies, 178 géneros y 50 familias) se concibe con una transición clave en la evolución del dioicismo y existe evidencia empírica robusta que la apoya (Jacobs y Wade, 2003; Dufay et al., 2014).

La ruta del androdioicismo sigue la misma lógica del ginodioicismo pero involucra la invasión inicial de plantas con esterilidad femenina. Sin embargo, la incidencia de plantas androdioicas es extremadamente rara y no existe evidencia empírica sólida que permita validar esta hipótesis.

De las hipótesis que tratan de explicar la evolución del dioicismo, las rutas del monoicimo y el ginodioicimo (Rutas evolutivas que se abordaron en el Capítulo I) han recibido más atención. Dufay y colaboradores (2014) y Renner (2014), proporcionan evidencia filogénica que muestran una correlación del dioicismo con sistemas sexuales ginodioicos y monoicos. Las estimaciones sugieren que para un total de 14 559 géneros en las angiospermas, alrededor de 59 géneros (0.4 %) contienen tanto especies ginodioicas con dioicas y aproximadamente 210 (1.4 %) géneros con especies dioicas también contienen especies monoicas.

La vía del ginodioicismo se ha investigado más a fondo mediante modelos teóricos. Además es uno de los pocos sistemas reproductivos en los que la determinación genética del sexo es bien conocida. Se sabe que mutaciones nucleares o elementos citoplasmáticos son responsables de la esterilidad masculina; ambas pueden ser contrarrestadas por genes nucleares que pueden restaurar la función masculina (Ehlers y Bataillon, 2007; Spigler et al., 2011). A diferencia del ginodioicismo, la genética subyacente de la vía del monoicismo apenas comienza a entenderse (Boualem et al., 2008; Martin et al., 2009). Sin embargo, los modelos fenotípicos han demostrado que los individuos unisexuales pueden invadir una población monoica, si su adecuación en una función sexual (usualmente la masculina) se incrementa (Charnov, 1982).

3.4. Etapas tardías en la transición al dioicismo

En la transición evolutiva al dioicismo en angiospermas, se ha reportado la ocurrencia de individuos hermafroditas o de sexualidad intermedia junto a plantas hembra y macho que constituyen un sistema que se conoce como subdioicismo (Lewis, 1941). Diversos autores plantean que el subdioicismo, es una etapa tardía en el proceso evolutivo del hermafroditismo al dioicismo, o bien podría ser la ruptura de un sistema dioico ya establecido (Darwin, 1877; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Ehlers y Bataillon, 2007). No obstante estas etapas tardías de la evolución del dioicismo han sido escasamente estudiadas, y en consecuencia la comprensión de los mecanismos que dirigen el establecimiento de plantas unisexuales y de sistemas dioicos puros es aún muy pobre (Spigler y Ashman, 2012).

Evidencia empírica indica que al menos en 32 especies dioicas de 21 familias diferentes se han reportado poblaciones donde la frecuencia de plantas hermafroditas es igual o mayor a 5% y pueden considerarse subdioicas. La información disponible señala también que en la mayoría de estas especies (78%), las plantas de sexualidad intermedia son machos que producen flores perfectas y frutos. Asimismo, en las familias con taxa subdioicos hay significativamente más miembros con flores perfectas, lo cual se relacionaría con evolución principalmente por la vía del ginodioicismo (Ehlers y Bataillon, 2007). Sin embargo, el escenario completo de la ruta ginodioicismo-dioicismo aún no es del todo clara, en parte debido a que la poca investigación con especies subdioicas es insuficiente para comprender plenamente los pormenores de las últimas etapas de esta ruta evolutiva de la segregación de las funciones sexuales en angiospermas (Spigler y Ashman, 2012).

3.5. Estudios de la adecuación femenina

Acorde a predicciones teóricas, diversos estudios muestran que las hembras de especies ginodioicas tienen ventaja en adecuación sobre las hermafroditas produciendo más y/o mejores semillas (ver revisión de Shykoff et al., 2003). Sin embargo, relativamente pocos estudios han cuantificado el éxito reproductivo femenino de fenotipos de sexualidad intermedia en especies subdioicas (Atsatt y Rundel, 1982; Delph, 1990; Aguirre et al., 2007). Modelos teóricos recientes exploran el papel de la autofecundación y del aseguramiento reproductivo en la adecuación femenina de MF, así como las condiciones que favorecen su mantenimiento en poblaciones subdioicas (Ehlers y Bataillon, 2007).

La capacidad de autofecundación permite a las plantas hermafroditas producir semillas aun cuando los apareamientos o polinizadores sean escasos, constituyendo un seguro reproductivo que las plantas hembra no tienen. Por el contrario, la producción de frutos y semillas por autofecundación puede involucrar costos relacionados con el efecto negativo de la endogamia, lo cual representaría una desventaja frente a hembras que solo producen semillas por entrecruzamiento. Sin embargo, estos modelos aún no se han puesto a prueba debido esencialmente a la falta de estimaciones robustas de la adecuación de estas plantas de sexualidad intermedia. Por lo tanto, en este proyecto se plantea estimar el éxito reproductivo femenino de MF en relación al de hembras en población del árbol *Jacaratia mexicana*, para explorar las condiciones que favorecerían la permanencia de MF en poblaciones con plantas unisexuales macho y hembra.

4. Objetivos

4.1. General

Estimar y contrastar la fecundidad femenina de hembras y machos fructíferos con la finalidad de evaluar la contribución de la adecuación femenina de los machos fructíferos a su mantenimiento en poblaciones subdioicas, y analizar las implicaciones de su presencia en la evolución de dioicismo puro en poblaciones del árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

4.2. Particulares

Caracterizar la distribución espacial, frecuencia y talla de hembras, machos y machos fructíferos en seis poblaciones de *Jacaratia mexicana* para explorar la existencia de correlaciones entre dichas variables ecológicas y la expresión de la sexualidad.

Cuantificar y comparar la producción de frutos y semillas (cantidad), así como la calidad de la progenie (la tasa de germinación y sobrevivencia) de hembras y machos fructíferos en las poblaciones de estudio, con la finalidad de obtener estimadores robustos de la fecundidad relativa de machos fructíferos.

Con base en las estimaciones de la adecuación femenina de machos fructíferos y hembras, explorar las condiciones que favorecen la permanencia de machos fructíferos y el establecimiento de poblaciones funcionalmente subdioicas o bien las circunstancias que resultarían en el establecimiento de poblaciones funcionalmente dioicas.

5. Hipótesis

5.1. General

La capacidad de los machos fructíferos de producir semillas puede ser una ventaja reproductiva sobre plantas unisexuales macho y hembra, por lo que su mantenimiento en poblaciones subdioicas dependerá de que su adecuación femenina sea suficiente para considerarlas funcionalmente hermafroditas, superando la adecuación que las hembras obtienen exclusivamente por la vía femenina y los machos exclusivamente por la vía masculina.

5.2. Particulares

La expresión de la sexualidad tiene un determinante genético y por tanto la presencia y frecuencia de MF en las poblaciones estará principalmente influenciada por su adecuación relativa, y no por el tamaño de los individuos ni por la influencia del ambiente en la reproducción.

Si no existe una disyuntiva entre las funciones sexuales masculina y femenina, los MF no tendrán restricciones para producir una cantidad equiparable de frutos y semillas que las hembras. En contraste con las hembras, los machos fructíferos tienen flores hermafroditas que pueden producir semillas por autofecundación, por lo que de haber costos de la endogamia, se expresarán como una menor viabilidad de las progenies de los MF.

Si se asume que la adecuación masculina de los machos fructíferos es igual o equivalente a la de machos puros, cualquier contribución a la adecuación por la vía femenina favorecerá el mantenimiento de MF y poblaciones funcionalmente subdioicas.

6. Justificación

La presencia de individuos de sexualidad intermedia (MF) en poblaciones subdioicas del árbol *Jacaratia mexicana*, constituye un experimento natural y una excelente oportunidad para explorar el papel de mecanismos evolutivos involucrados con el establecimiento del dioicismo. Particularmente esta condición permite evaluar el potencial de la ventaja de la fecundidad femenina de las plantas hembra sobre los MF, e indagar sobre la magnitud de los costos asociados con la endogamia que afectará la adecuación de la progenie de MF, y en consecuencia su mantenimiento en poblaciones subdioicas. La información obtenida permitirá evidenciar los mecanismos que dirigen la especialización sexual y resolver una ruta aún no esclarecida de la evolución del dioicismo en las angiospermas. Los resultados del estudio permitirán mejorar la comprensión de la dinámica evolutiva del dioicismo en especies de árboles tropicales, donde la segregación de las funciones sexuales ha evolucionado con mayor frecuencia. Esto último es particularmente relevante en las plantas de la familia Caricaceae, donde predomina el dioicismo y el grupo constituye un importante recurso genético.

7. Especie de estudio

Caricaceae es una pequeña familia de plantas tropicales que se compone de seis géneros y 35 especies de hierbas y árboles dioicos (Leal, 1999). Quizá el miembro más conocido de esta familia es *Carica papaya*, que ha sido domesticada y se cultiva en prácticamente todo el trópico por sus frutos que son muy apreciados (Evans y Ballen, 2012). En contraste con la familia Caricaceae donde todos los miembros son dioicos (Carvalho y Renner, 2012 y 2014), este sistema sexual es relativamente raro, pues está presente en aproximadamente un 6% de las especies de angiospermas (Renner y Ricklefs, 1995; Heilbut, 2000; Charlesworth, 2002; Barrett y Hough, 2013). Este dato resalta la relevancia biológica de las Caricaceae como un modelo de estudio para comprender la evolución del dioicismo y de la diversidad de expresiones de la sexualidad en las plantas con flores. El género *Jacaratia* se compone de seis especies de árboles dioicos que se localizan desde los bosques estacionales secos de México hasta el Norte de Argentina (Badillo, 1971; Olson, 2000). *Jacaratia mexicana* es una especie que en diversos trabajos ha sido descrita como dioica, con árboles unisexuales hembras con flores femeninas o pistiladas y árboles machos con flores masculinas o estaminadas (Pennington y Sarukhán, 1988 y 2012). Sin embargo, Aguirre y colaboradores (2007), documentaron cuatro poblaciones naturales de *Jacaratia mexicana* en la “Sierra de Huautla” en el estado de Morelos, México y reportan la presencia de tres morfos sexuales en un sistema funcionalmente subdioico (Figura 6). Asimismo, se ha mostrado que las flores pistiladas de los MF son morfológicamente similares pero más pequeñas que las flores que se observan en árboles hembra.

Las flores masculinas presentan un pistilo rudimentario que no es funcional y son las únicas que producen néctar. Por último, las flores hermafroditas producen óvulos y polen, pero tienen ovarios más pequeños que las flores pistiladas y menos anteras que las flores masculinas (Aguirre et al., 2007).

Jacaratia Mexicana A. DC. (Caricaceae), comúnmente llamado “Cuaguayote ó Bonete”. Es un árbol nativo de los bosques tropicales estacionales secos de México, que alcanza hasta 15m de altura y un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 1m (Pennington y Sarukhán, 2012). La época de floración de *Jacaratia mexicana* ocurre durante la estación seca, cuando los árboles han perdido todo su follaje (Bullock, 1992). En el sur de México la floración tiene lugar entre noviembre y febrero. La polinización se lleva a cabo durante la noche, y los principales visitantes son polillas o esfingidos (Sphingidae) (Bullock, 2002) y abejas nocturnas (*Megalopta* spp, Halictidae) (Aguirre et al., 2007). Las Jacaratias, producen frutos carnosos que crecen en los meses de enero a abril, son de color verde cuando maduran y contienen entre 47 y 676 semillas por fruto (Bullock, 1992; Pennington y Sarukhán, 2012; Figura 7).

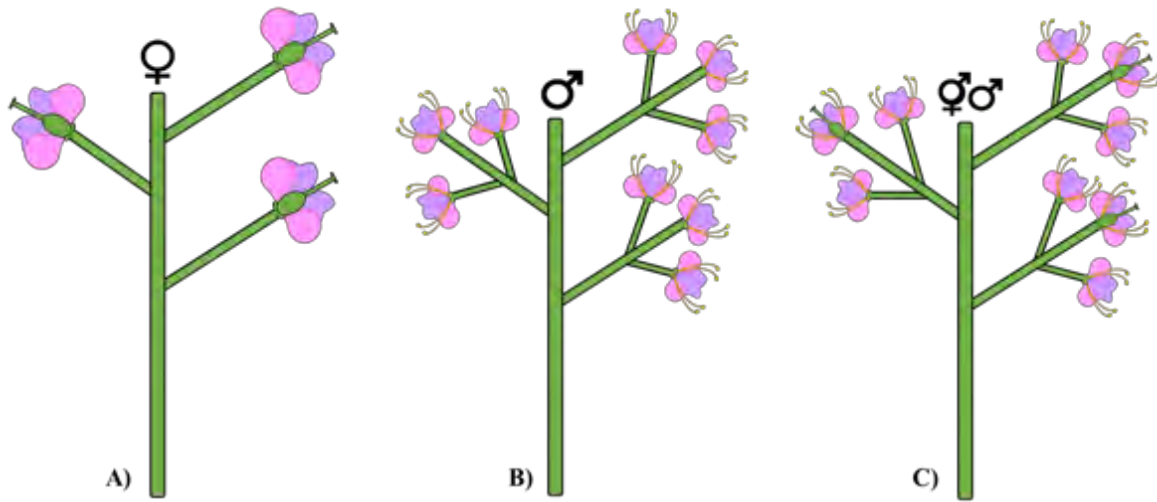


Figura 6. Esquema de los morfos sexuales del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae). A) Hembra con flores pistiladas, B) Macho con flores estaminadas y C) Macho fructífero con flores estaminadas y hermafroditas (Esquema modificado de Aguirre et al., 2009).

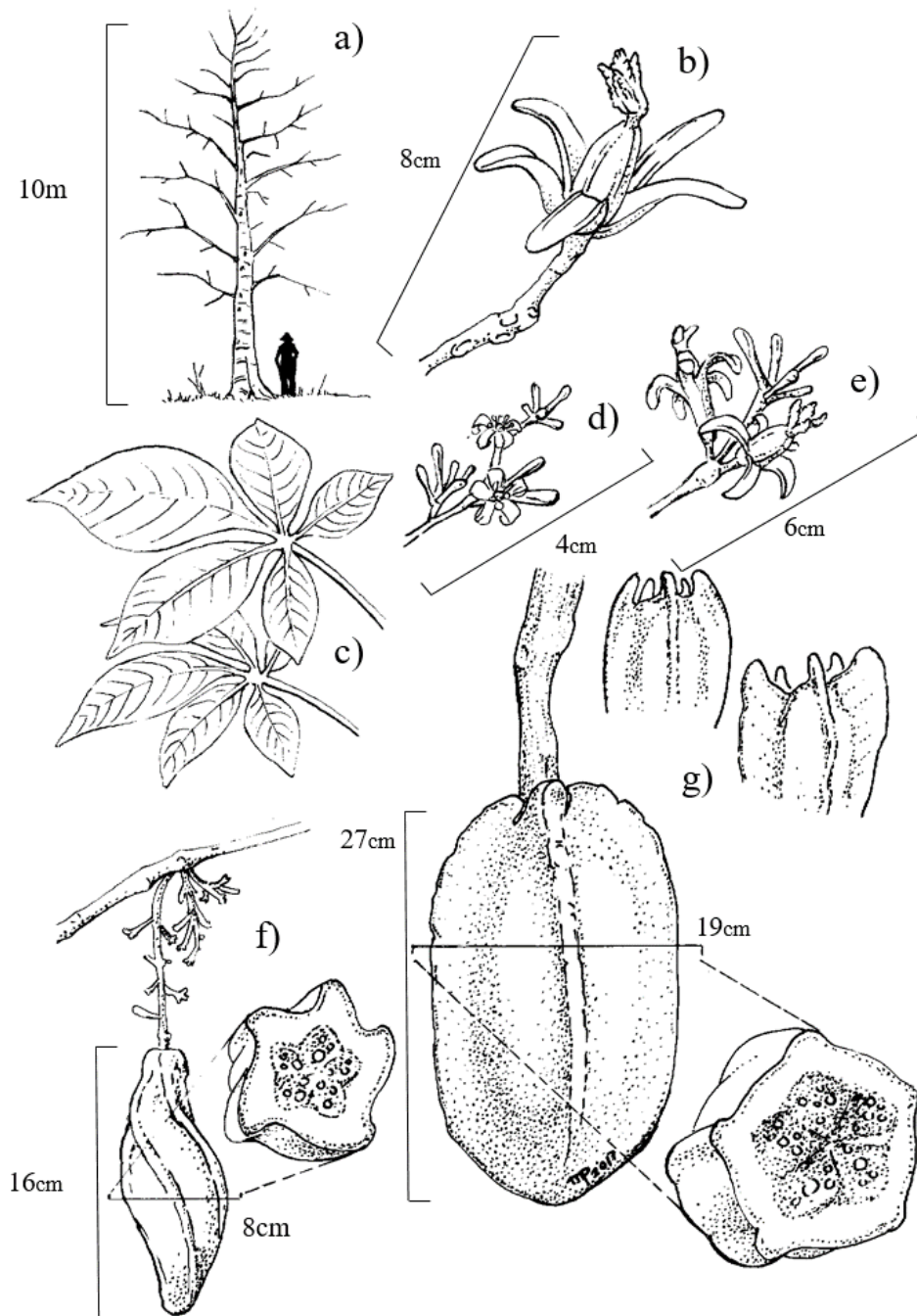


Figura 7. Esquema de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) y estructuras reproductivas característica de poblaciones subdioicas: a) árbol adulto; b) flor femenina o pistilada, c) rama con hojas d) flor masculina o estaminada, e) flor hermafrodita, f) corte trasversal de fruto de macho fructífero, g) corte trasversal de fruto de hembra (Esquema de Marco Pineda).

8. Área de estudio

Las poblaciones del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), se localizan dentro y en el vecindario de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH), en el estado de Morelos, en el centro sur de México, entre 18 ° 20 ' y 19 ° 07' N, y 98 ° 37 'y 99 ° 30' O (Figura 8). La REBIOSH cubre una superficie total de 59, 030 hectáreas donde predomina el bosques tropicales estacionales seco (BTES; Janzen, 1988; CONANP, 2005). Sin embargo, también se pueden localizar pequeños manchones de otros tipos de ecosistemas tales como, selva mediana subcaducifolia y bosque templado de pino-encino. La REBIOSH al ubicarse dentro de la Cuenca del Río Balsas, constituye un reservorio de biodiversidad de gran relevancia para la conservación del trópico seco en México (Arias y Maldonado, 2002; CONAP, 2005). La REBIOSH, posee una topografía esencialmente accidentada con formación de valles y cañadas, cuyas altitudes varían de los 700 a los 2,400 msnm. El BTES en la REBIOSH, se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad climática, una temporada de secas y una de lluvias. La precipitación media anual varía entre los 800 y 1000 mm y ocurre entre el mes de junio y principios de octubre. Dicha estacionalidad origina que la mayor parte de las especies vegetales pierdan sus hojas por períodos de cinco a siete meses, en la época seca del año (noviembre a mayo). Además, la estacionalidad climática obliga a que diversas especies de fauna realicen movimientos migratorios tanto a escala local como a distancias considerables, favoreciendo que la biodiversidad sea compartida con otros tipos de vegetación. El clima del BTES es cálido subhúmedo, con una temperatura media anual que oscila entre los 22-26°C, siendo mayo el mes donde se presenta la máxima temperatura (García, 1988).

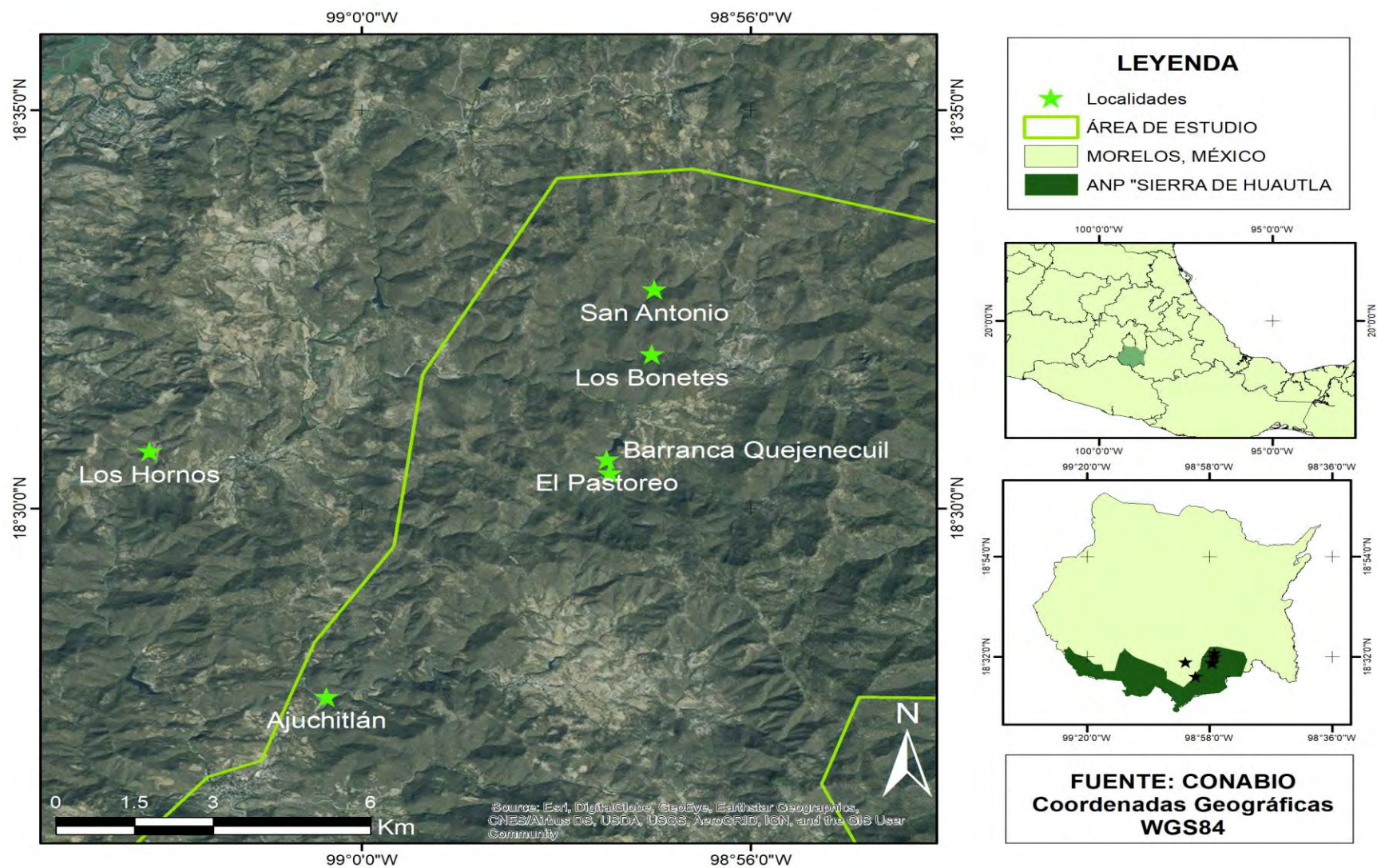


Figura 8. Ubicación geográfica del estudio y localidades con poblaciones del árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) dentro y en el vecindario de la Reserva de Biosfera de la Sierra de Huautla, Morelos, México.

9. Métodos

9.1. Distribución espacial, frecuencia y talla de los morfos sexuales

El trabajo de campo que se realizó en esta sección, incluye la localización previa de los sitios con poblaciones naturales del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* dentro y en el vecindario de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México. Los sitios localizados en el área de estudios fueron los siguientes: Los Bonetes, El pastoreo, Barranca el Quejenecuil, San Antonio, Los Hornos y Ajuchlitlán.

En el mes de febrero de 2016, se registró el número de individuos de *Jacaratia mexicana* por sitio y se marcaron las coordenadas geográficas (Gps) para cada uno de los árboles marcados. Además, se identificó la sexualidad de los árboles mediante la observación directa del tipo de flores que presentaban y se registró la presencia de frutos para clasificar los morfos sexuales en hembras (H), machos (M) y machos fructíferos (MF). En las seis localidades muestreadas, se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de 109 árboles para estimar la talla promedio de los árboles por morfo sexual (hembras, machos y machos fructíferos) y por población. Los datos del DAP se utilizaron para explorar si la talla está relacionada con el morfo sexual (ANOVA). En una segunda salida a campo realizada en la temporada reproductiva de 2017 (febrero), se verificó la expresión sexual de los árboles marcados e identificados en 2016, con la finalidad de explorar si la sexualidad de los árboles variaba entre años.

Con base en la información recopilada en campo, se elaboraron mapas de la distribución espacial de los árboles y se estimaron las distancias entre árboles/sitio y entre localidades. Asimismo, se estimó la frecuencia de H, M y MF en cada sitio y se exploró si las poblaciones de *Jacaratia mexicana* presentaban una proporción 1:1 (considerando H: M + MF) como se reporta en poblaciones dioicas, o bien si existen desvíos de dicha proporción y en qué sentido.

9.2. Cantidad y calidad de la progenie (frutos y semillas) de hembras y machos fructíferos

Este apartado incluye la cuantificación y la comparación de la fecundidad femenina de *Jacaratia mexiacana*. El éxito reproductivo femenino de hembras y machos fructíferos, se calculó considerando componentes de la “cantidad” y de la “calidad o viabilidad” de la progenie (frutos y semilla).

9.2.1. Registro de la producción de frutos en campo

En la temporada reproductiva que corresponde a febrero-mayo de 2016, se realizó el seguimiento y registro de la producción de frutos de árboles H y MF de cinco poblaciones de *Jacaratia mexicana*. Con base en observaciones directas, se registró y cuantificó el número de frutos iniciados, abortados y maduros para 32 H y 31 MF. Finalmente, durante la temporada reproductiva de febrero-mayo de 2017, se llevó a cabo el mismo registro descrito realizado en 2016, pero únicamente se incluyeron en dicho registro 16 H y 15 MF. Con base en esta información se obtuvo y analizó la repetitividad de la producción y atributos de los frutos.

9.2.2. Caracterización cuantitativa de atributos de frutos y semillas

En el periodo de fructificación de mayo de 2016, se seleccionaron al azar cinco árboles H y cinco MF de cada una de cinco poblaciones de *Jacaratia mexicana*. De cada árbol madre, se colectaron entre tres y cinco frutos maduros (según la disponibilidad), para los cuales se registró: 1) peso del fruto (g), 2) número de semillas/fruto y 3) el peso (g) de las semillas. Se pesaron en total 222 frutos, 135 de H y 87 de MF. Para registrar el número de semillas/fruto, se contaron las semillas de 102 frutos de H y 59 de MF, para un total de 161 frutos. En ambos casos los frutos pertenecen a 35 H y 23 MF. Por último, se pesaron 1460 semillas de una muestra al azar de diez semillas de cada uno de 82 y 64 frutos procedentes de 15 H y 15 MF, respectivamente.

En mayo de 2017, se colectaron frutos maduros de 11 H y 7 MF de los cuales se tiene registro de los atributos de la progenie producida en 2016 para las cinco poblaciones. La información registrada en las dos temporadas reproductivas sucesivas se utilizó para explorar el grado de repetitividad del peso (g) de los frutos y del número de semillas/fruto de los árboles mencionados entre años de fructificación.

9.2.3. Calidad o viabilidad de la progenie

Con la finalidad de evaluar la calidad de la progenie y obtener un estimador robusto de la fecundidad, se realizó un experimento de germinación de las semillas de H y MF de cinco poblaciones. En el ensayo de germinación, se incluyeron seis árboles (3 MF y 3 H) de cada una de 5 poblaciones y 15 semillas de 3 frutos por árbol, para un total de 1350 semillas de 90 frutos y 30 árboles. Antes de ponerse a germinar, las semillas se hidrataron con agua destilada durante un periodo de 24 horas. Posteriormente, las semillas se sumergieron en una solución de hipoclorito al 1 % para evitar la proliferación de hongos y después de cinco minutos se enjuagaron con agua destilada. Las semillas se colocaron en cajas Petri con papel filtro humedecido con agua destilada y se pusieron en una cámara de crecimiento de plantas (Lumistell, ICP-55). Para simular las condiciones ambientales del sitio de estudio y promover la germinación, la cámara se programó con periodos de 12 horas de luz y 12 horas de obscuridad, 50 % de humedad relativa y 22 °C de temperatura constante, Las semillas y posteriormente las plántulas, se monitorearon por un periodo de 18 y 14 semanas, respectivamente. Durante estos periodos y cada tercer día se registró el número de semillas germinadas y la sobrevivencia de las plántulas.

9.2.4. Análisis estadísticos

El número de frutos iniciados y maduros en hembras y MF se analizó mediante pruebas de ANOVA (en un diseño anidado; para probar el efecto del morfo [H vs MF] anidado en sitio [5 localidades] y del sitio mismo sobre la variable de respuesta, JMP, 2011). Los atributos de la progenie, como el peso de los frutos y de las semilla de hembras y MF, así como la tasa de germinación y la sobrevivencia de las plántulas se analizaron con pruebas de t de student (H vs MF), o bien con sus homólogos no paramétricos. En cada caso se verificó que las variables de respuesta cumplieran con los supuestos de las pruebas paramétricas. Cuando fue necesario se realizaron las transformaciones pertinentes para satisfacer el criterio de normalidad (Hammer, 2006).

9.3. Adecuación femenina y género funcional de machos fructíferos

Para resolver el último objetivo de este trabajo como primer paso se obtuvo un estimador compuesto de la adecuación femenina de machos fructíferos (WF_{MF}) y de hembras (WF_H) de cinco poblaciones. Este cálculo brinda un estimador de la adecuación promedio por morfo en cada población y se puede representar de la siguiente manera:

$$WF = (fm * ns * g) * (s)$$

Donde WF es el estimador de la adecuación femenina, fm = número frutos maduros/árbol, ns = número semillas/fruto, g = proporción de semillas germinadas, y s = sobrevivencia de las plántulas (únicamente en los casos donde el valor de “ s ” fue diferente de cero).

Posteriormente para cada población se calculó la adecuación femenina relativa de los MF (C) como el cociente entre WF_{MF} y WF_H :

$$C = \frac{WF_{MF}}{WF_H}$$

Donde C representa la adecuación femenina relativa de MF por población. Los valores que toma esta variable van de 0 a 1. Cuando $C = 0$ los machos fructíferos no tienen una contribución a su adecuación por la vía femenina y cuando $C \approx 1$ los MF tienen adecuación femenina equivalente a la de hembras.

Por último, se calculó el género funcional de los machos fructíferos (G_{MF}), utilizando el estimador propuesto por Lloyd (1976). Dicho cálculo integra la información de la adecuación femenina relativa y la frecuencia de los morfos sexuales en cada población, para estimar la proporción de genes transmitidos por la vía femenina (óvulos).

$$G_{MF} = \frac{C}{(Cr+p)*r/(r+q)},$$

Donde G_{MF} representa el género funcional de los machos fructíferos, C la adecuación femenina relativa de MF, y p , q , y r la frecuencia de H, M y MF, respectivamente ($p + q + r = 1$). El modelo supone que los apareamientos ocurren de forma aleatoria y tanto los machos puros como los machos fructíferos, contribuyen de igual manera como donadores de polen. Cuando $G_{MF} = 0$ se considera que los machos fructíferos son funcionalmente machos, y cuando $G_{MF} > 0$ los machos fructíferos son funcionalmente hermafroditas y obtienen una contribución a su adecuación por la vía femenina.

10. Resultados

10.1. Distribución espacial, frecuencia y talla de los morfos sexuales

En el área de estudio se ubicaron seis localidades con poblaciones naturales del árbol *Jacaratia mexicana*. De estas poblaciones, en cinco se registraron MF cuya frecuencia varía de 8 a 29 %. Dada la presencia de MF, dichas poblaciones se podrían considerar morfológicamente subdioicas (Los Bonetes, El Pastoreo, Barranca el Quejenecuil, Los Hornos y Ajuchliltlán), mientras que la localidad de San Antonio, se puede considerar como dioica porque solo se registraron hembras y machos. En general la frecuencia de morfos sexuales es de 54.2 % hembras, 28.4 % machos y 17.3 % machos fructíferos, mientras que la proporción de MF entre las diferentes localidades varía de 0 a 29 % (Cuadro 1). El análisis de la proporción de morfos sexuales (H : M+MF), mostró que no existe una desviación significativa de una proporción 1:1, como se espera teóricamente en poblaciones dioicas ($\chi^2_{(5)} = 9.91$, $P = 0.08$, Figura 9).

Durante la temporada reproductiva de febrero de 2016, se identificaron y marcaron en total 302 árboles de *Jacaratia mexicana*, de los cuales 147 son hembras, 77 machos, 47 machos fructíferos y 31 juveniles. En la temporada reproductiva de 2017, se registró que todas las hembra (147/147) y 39 de 47 (82%) MF mantuvieron su expresión sexual produciendo frutos en ambas temporadas.

En relación a la talla de los árboles se registró que el diámetro a la altura del pecho (DAP) de hembras, machos y machos fructíferos fue de 33.2 cm (\pm DE=13), 30.9 (\pm DE=13.5) y 33 cm (\pm DE=11.8), respectivamente. El análisis mostró que los árboles de los tres morfos sexuales no difieren en talla ($F_{(2,108)} = 0.6074$, $P = 0.5466$).

Las localidades donde se distribuye *Jacaratia mexicana* en la Sierra de Huautla van de los 1093 a los 1276 msnm y en general se localizan en un ecosistema dominado por bosque tropical estacional seco. Se observó que los árboles de *Jacaratia mexicana* tienen una distribución discreta formando parches asociados principalmente a cañadas y cauces de arroyos estacionales (Figura 10). La distancia entre las localidades varía considerablemente entre 0.3 y 10 kilómetros. El Pastoreo y Barranca el Quejenecuil son los sitios más cercanos entre sí (Cuadro 2). Dentro de las poblaciones los árboles de los tres morfos sexuales se mezclan y distribuyen al azar, y la distancia entre árboles por localidad es de 4.5 a 21.8 m, lo cual indica que la densidad de árboles en cada sitio varía considerablemente (Cuadro 3).

Cuadro 1. Número y porcentaje (%) de hembras (H), machos (M) y machos fructíferos (MF) por localidad y total del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

Localidad	Morfos sexuales			Total
	H	M	MF	
El pastoreo	30 (44.8)	23 (34.3)	14 (20.9)	67
Los Bonetes	20 (46.5)	18 (41.9)	5 (11.6)	43
Barranca el Quejenecuil	30 (63.8)	7 (14.9)	10 (21.3)	47
San Antonio	24 (72.7)	9 (27.3)	0	33
Los Hornos	14 (56)	9 (36)	2 (8)	25
Ajuchitlán	29 (51.8)	11 (19.6)	16 (28.6)	56
Total	147 (54.2)	77 (28.4)	47 (17.3)	271

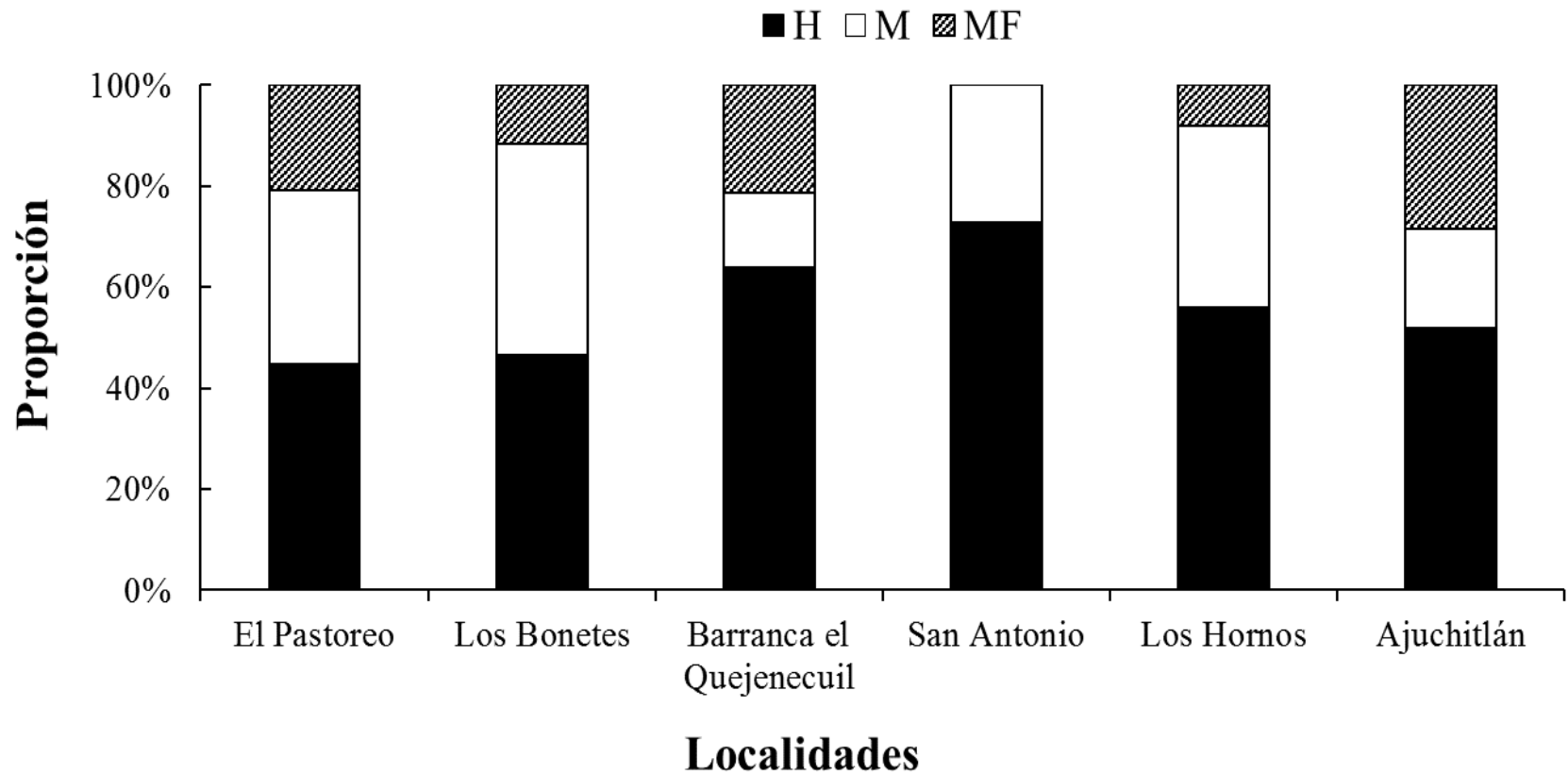


Figura 9. Proporción de hembras (H), machos (M) y machos fructiferitos (MF) por localidad en el árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caracaceae), en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

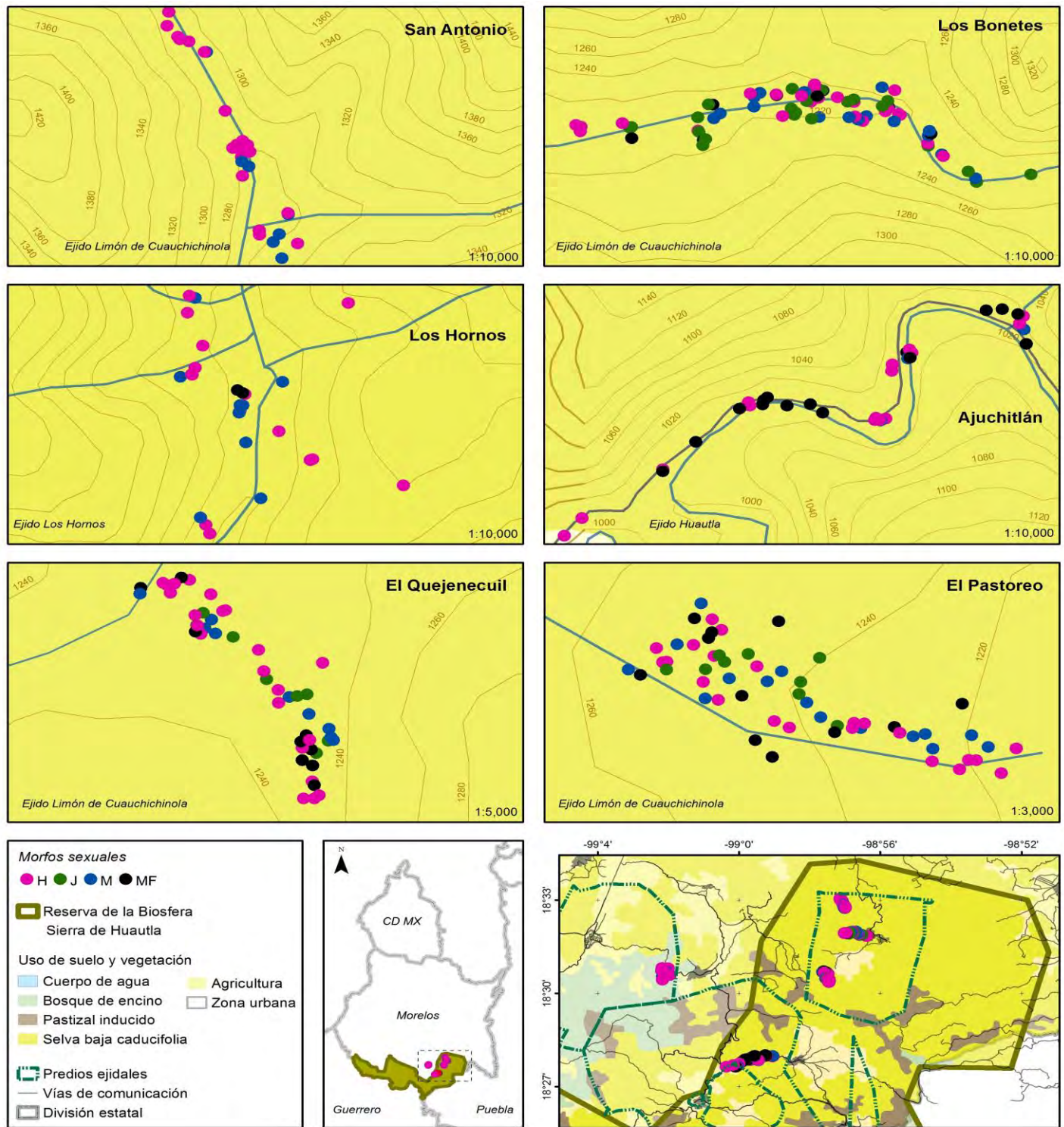


Figura 10. Ubicación y distribución de árboles hembras (H), machos (M), machos fructíferos (MF) y juveniles (J) de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en seis localidades de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Para la delimitación del polígono se utilizó el conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación, serie V (INEGI, 2013).

Cuadro 2. Matriz de distancias (km) entre las diferentes localidades con poblaciones de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México. El pastoreo (EP), Los Bonetes (LB), Barranca el Quejenecuil (BQ), San Antonio (SA), Los Hornos (LH) y Ajuchitlán (AJ).

	EP	LB	BQ	SA	LH	AJ
EP						
LB	3					
BQ	0.3	3				
SA	4	2	5			
LH	8	10	8	9		
AJ	6	9	5	10	7	

Cuadro 3. Distancia (m) promedio (\pm DE) entre árboles en cada localidad con poblaciones *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

Localidad	Distancia entre árboles
El Pastoreo	7.8 (4.7)
Barranca el Quejenecuil	5.5 (3.6)
Los Bonetes	13 (9.2)
San Antonio	6.9 (4.8)
Los Hornos	4.5 (2.2)
Ajuchitlán	21.8 (13.1)

10.2. Cantidad y calidad de la progenie (frutos y semillas) de hembras y machos fructíferos

10.2.1. Registro de la producción de frutos en campo

En la temporada reproductiva de mayo, 2016 en promedio (\pm D.E.) las hembras y los machos fructíferos produjeron 20.8 (± 17) y 12.94 (± 20) frutos iniciados, y 19.4 y 9.2 frutos maduros respectivamente (Figura 11). Los análisis estadísticos indican que la producción de frutos iniciados ($F_{(9,62)} = 5.4$, $P < 0.001$) y maduros ($F_{(9,62)} = 7.1$, $P < 0.001$) difiere entre morfos. Específicamente el número de frutos iniciados ($F_{(1)} = 22$, $P < 0.001$) y maduros ($F_{(1)} = 37$, $P < 0.001$) es significativamente mayor en hembras que en MF. Esta diferencia es consistente en dirección pero difiere en magnitud entre las localidades (sitio [morfo]) tanto para frutos iniciados ($F_{(8)} = 4.2$, $P < 0.001$) como para frutos maduros ($F_{(8)} = 4.5$, $P < 0.001$). Estos resultados en conjunto indican que las hembras producen consistentemente más frutos que los MF, y que la tasa de aborción de frutos [$1 - (\# \text{ frutos maduros} / \# \text{ frutos iniciados por individuo})$] es 5 veces mayor en los machos fructíferos (0.22 ± 0.24) en comparación con las hembras (0.044 ± 0.083). Con base en el seguimiento de la producción de frutos en dos temporadas de fructificación (Febrero-mayo, 2016 y 2017), se registró que el grado de repetitividad en la producción de frutos maduros tanto para H ($R^2 = 0.97$, $P < 0.05$) como para MF ($R^2 = 0.51$, $P = 0.05$), es consistente entre años.

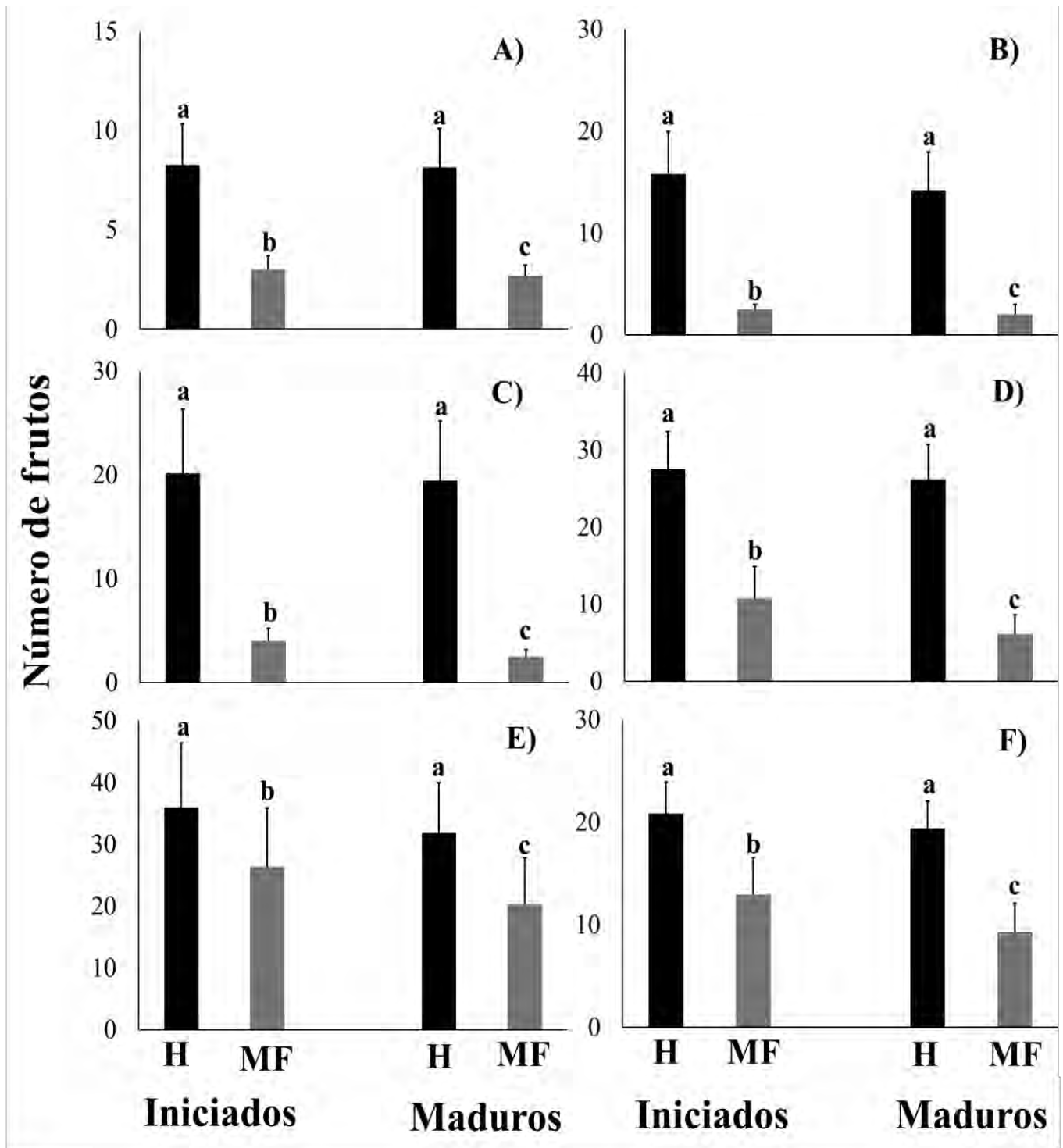


Figura 11. Número de frutos iniciados y maduros producidos por hembras (H) y machos fructíferos (MF) por localidad [A) El pastoreo, (B) Los Hornos, (C) Los Bonetes, (D) Barranca el Quejencuil, (E) Ajuchitlán] y en general para el conjunto de localidades (F). Se muestra el Promedio, (\pm EE). *Notar que la escala del eje Y, varía entre poblaciones.*

10.2.2. Caracterización cuantitativa de los atributos de frutos y semillas

La caracterización cuantitativa de los atributos de frutos y semillas, mostró que el morfo de la planta materna influye significativamente en el peso (g) de los frutos, el número de semillas/fruto y el peso (g) de las semillas (Figura 12). En general, las hembras producen frutos que son 3.5 veces más pesados [640.7g (\pm 188) vs 184.6g (\pm 70.3)] (Mann-Whitney, $U = 5$, $P < 0.05$), tienen 3 veces más semillas/fruto [551.5 (\pm 151.8) vs 176.8 (\pm 111.1)] ($U = 107.5$, $P < 0.05$) y las semillas pesan 1.75 veces más [0.07 (\pm 0.005) vs 0.04 (\pm 0.011)] ($t_{(1, 1458)} = 87.5$, $P < 0.001$) en contraste con los frutos y semillas de machos fructíferos. Además, se observó que el peso de los frutos y el número de semillas por fruto, pero no el peso de las semillas, varían considerablemente entre las localidades (Figuras 13, 14 y 15).

El análisis de correlación mostró que el peso de los frutos ($R^2 = 0.76$ y 0.95) y el número de semillas/fruto ($R^2 = 0.70$ y 0.66), de H y MF respectivamente (en todos los casos, $P < 0.05$), se mantienen relativamente constantes entre temporadas reproductivas (2016-2017) (Figuras 16 y 17).

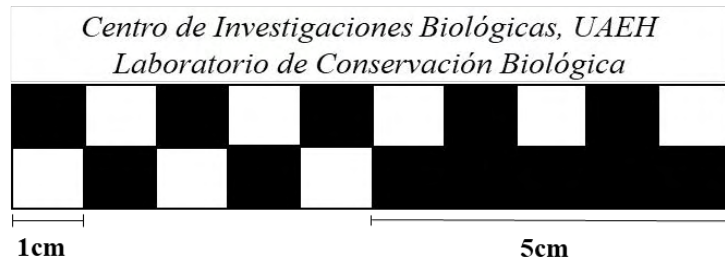
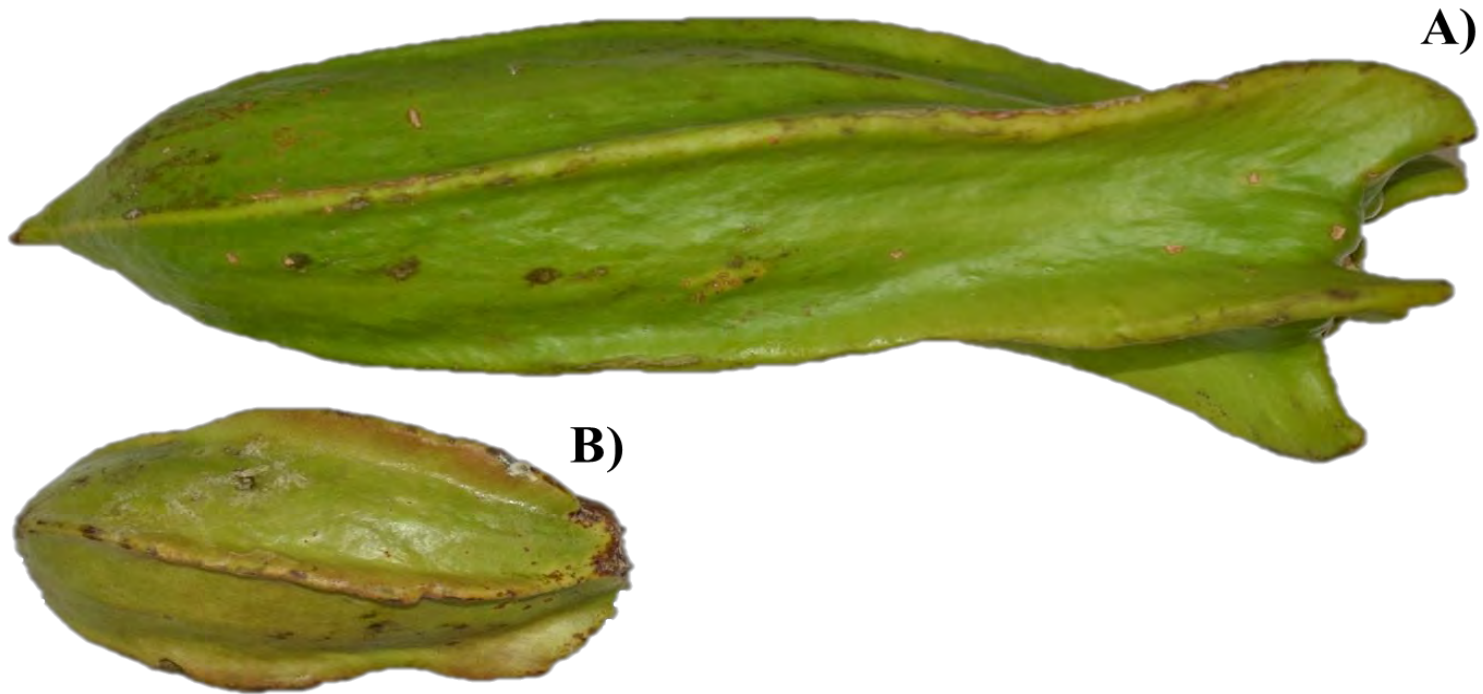


Figura 12. Frutos de hembra (A) y macho fructífero (B) de árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae).

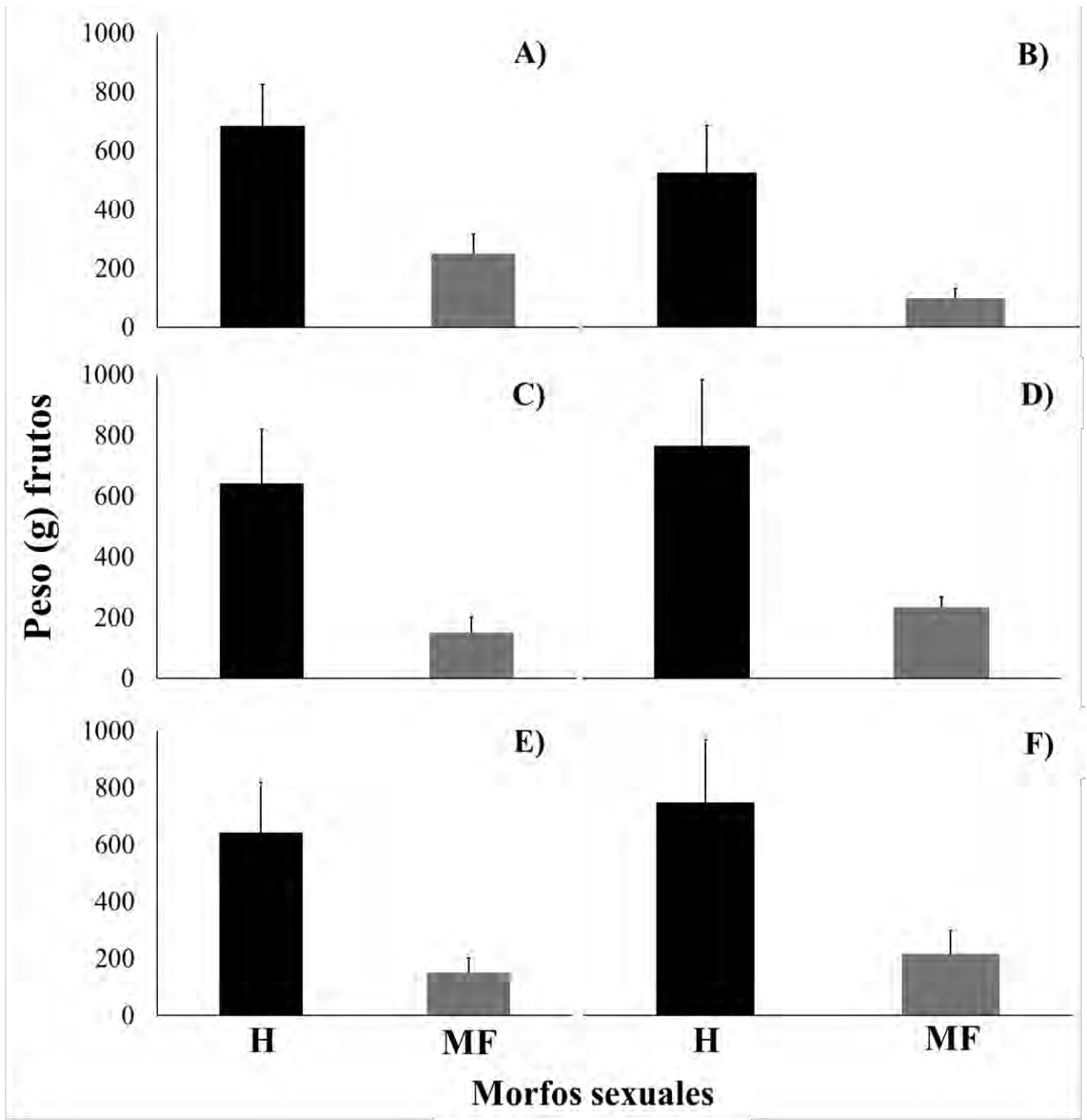


Figura 13. Peso (g) de los frutos producidos por hembras (H) y machos fructiferitos (MF) por localidad [(A) El pastoreo, (B) Los Hornos, (C) Los Bonetes, (D) Barranca el Quejenecuil, (E) Ajuchlitlán] y en general para el conjunto de localidades (F). Se muestra el promedio (\pm DE).

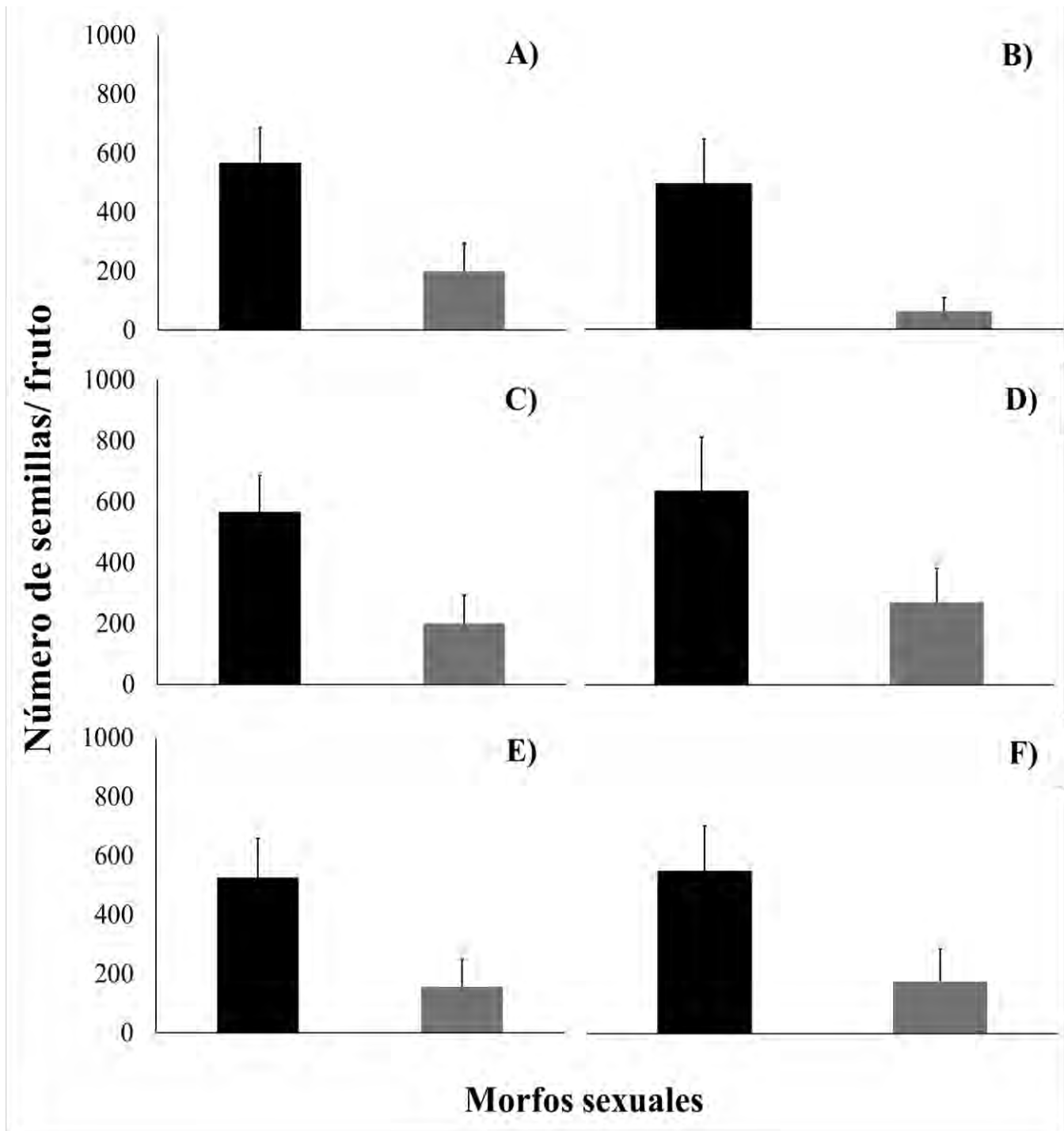


Figura 14. Número de semillas/fruto producidas por hembras (H) y machos fructiferitos (MF) por localidad [(A) El pastoreo, (B) Los Hornos, (C) Los Bonetes, (D) Barranca el Quejenecuil, (E) Ajuchitlán] y en general para el conjunto de localidades (F). Se muestra el Promedio, (\pm DE).

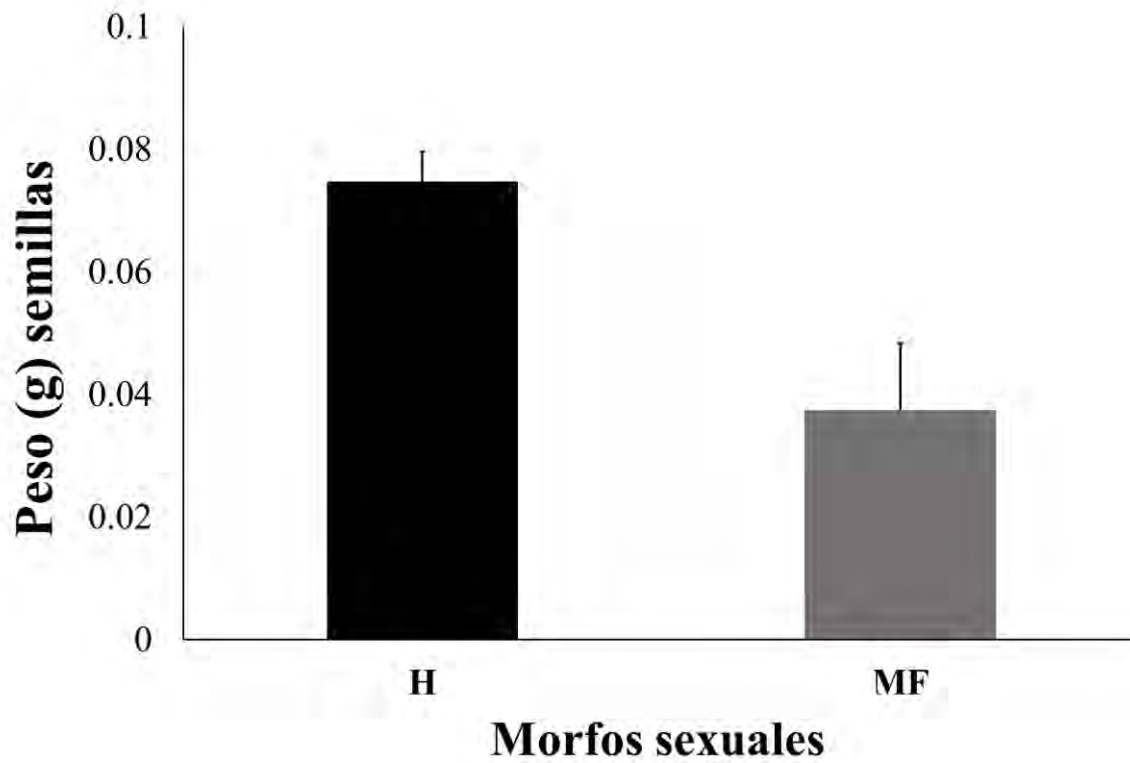


Figura 15. Peso (g) de las semillas producidas por hembras (H) y machos fructiferitos (MF) del árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

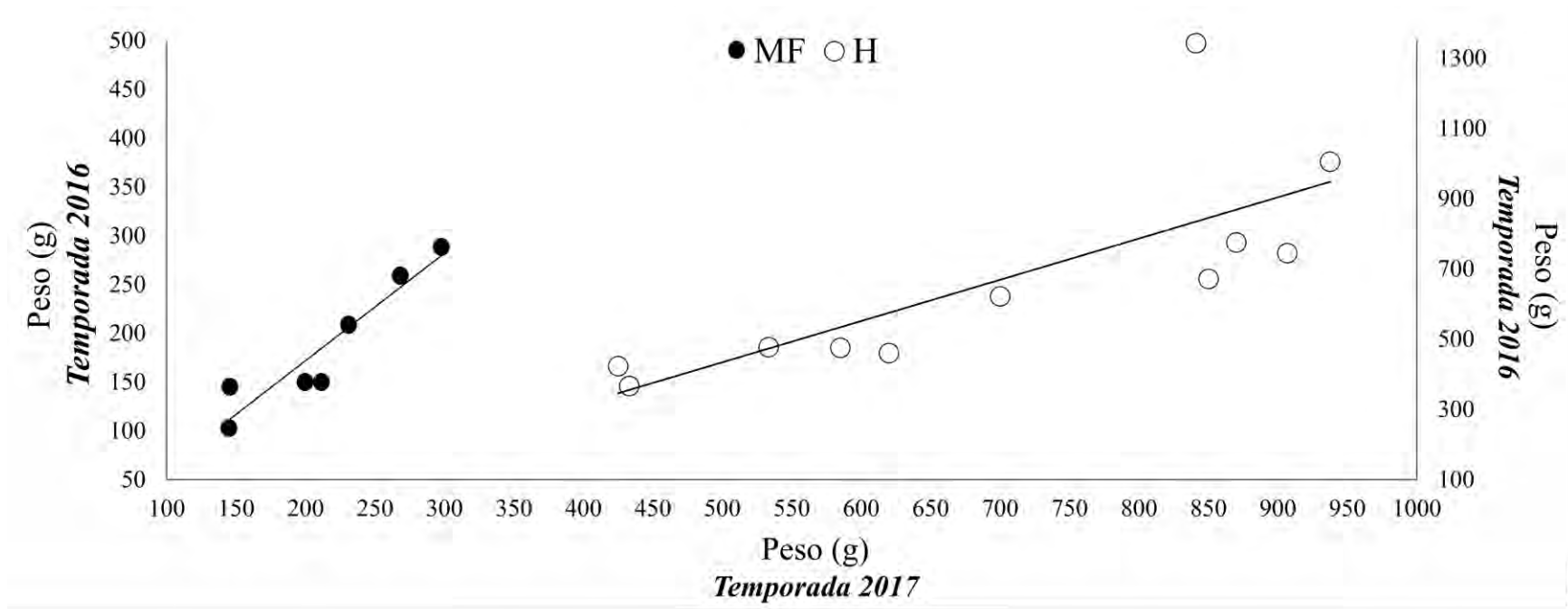


Figura 16. Correlación entre el peso (g) de los frutos producidos por hembras (H) y machos fructíferos (MF) en dos temporadas de fructificación del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), en la Sierra de Huautla, Morelos, México. ($R^2 = 0.76$ (H) y 0.95 (MF), $P < 0.05$).

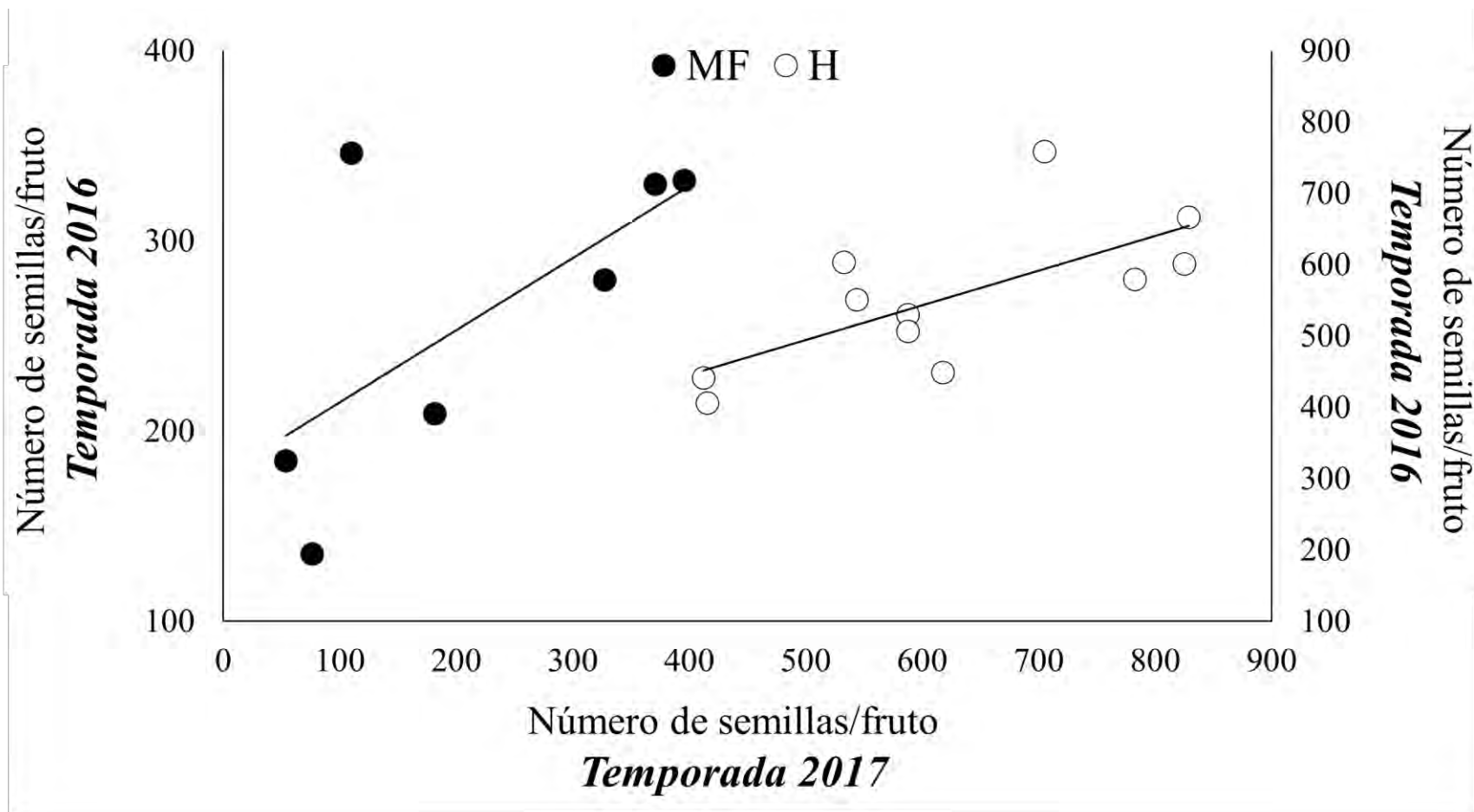


Figura 17. Correlación entre el número de semillas/fruto producidas por hembras (H) y machos fructíferos (MF) en dos temporadas de fructificación (2016 y 2017) del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), en la Sierra de Huautla, Morelos, México. ($R^2 = 0.70$ (H) y 0.66 (MF), $P < 0.05$).

10.2.3. Calidad o viabilidad de la progenie

Con respecto a la evaluación de la viabilidad de la progenie, los ensayos de viabilidad indicaron que las semillas y plántulas de las hembras tienen mayor probabilidad de germinación y sobrevivencia respectivamente, que las de los machos fructíferos. El monitoreo constantes de la progenie en un periodo de 18 semanas reveló que el surgimiento de la radícula ocurre entre las tres y cinco semanas después de la siembra y estas se convierten en plántulas entre las seis y ocho semanas.

Al final de las 18 semanas, la proporción de semillas que germinaron las H fue en promedio de 0.17 y de 0.07 para los MF. Es decir, las semillas de las H tienen una probabilidad de germinación que es 2.43 veces mayor en contraste con la de los MF ($U= 425$, $P < 0.001$; Figura 18). Además, las pocas semillas de machos fructíferos que germinaron en general tienen una baja capacidad de desarrollarse como plántulas. En la progenie de machos fructíferos, se observó con frecuencia que las hojas cotiledonarias son incapaces de romper la testa. Esto impide su expansión, el desarrollo posterior del meristemo apical y el surgimiento de las primeras hojas verdaderas, que finalmente resultan en la muerte de las plántulas (Figura 19).

Con base, en el monitoreo de las plántulas en un periodo de 13 semanas, se encontró que la probabilidad de sobrevivencia de la progenie de MF es de 0.07 y de 0.57 para las H. Es decir, la progenie de hembras tiene una probabilidad de sobrevivencia que es 7.1 veces mayor a la de los MF ($U= 39$, $P < 0.001$; Figura 20).

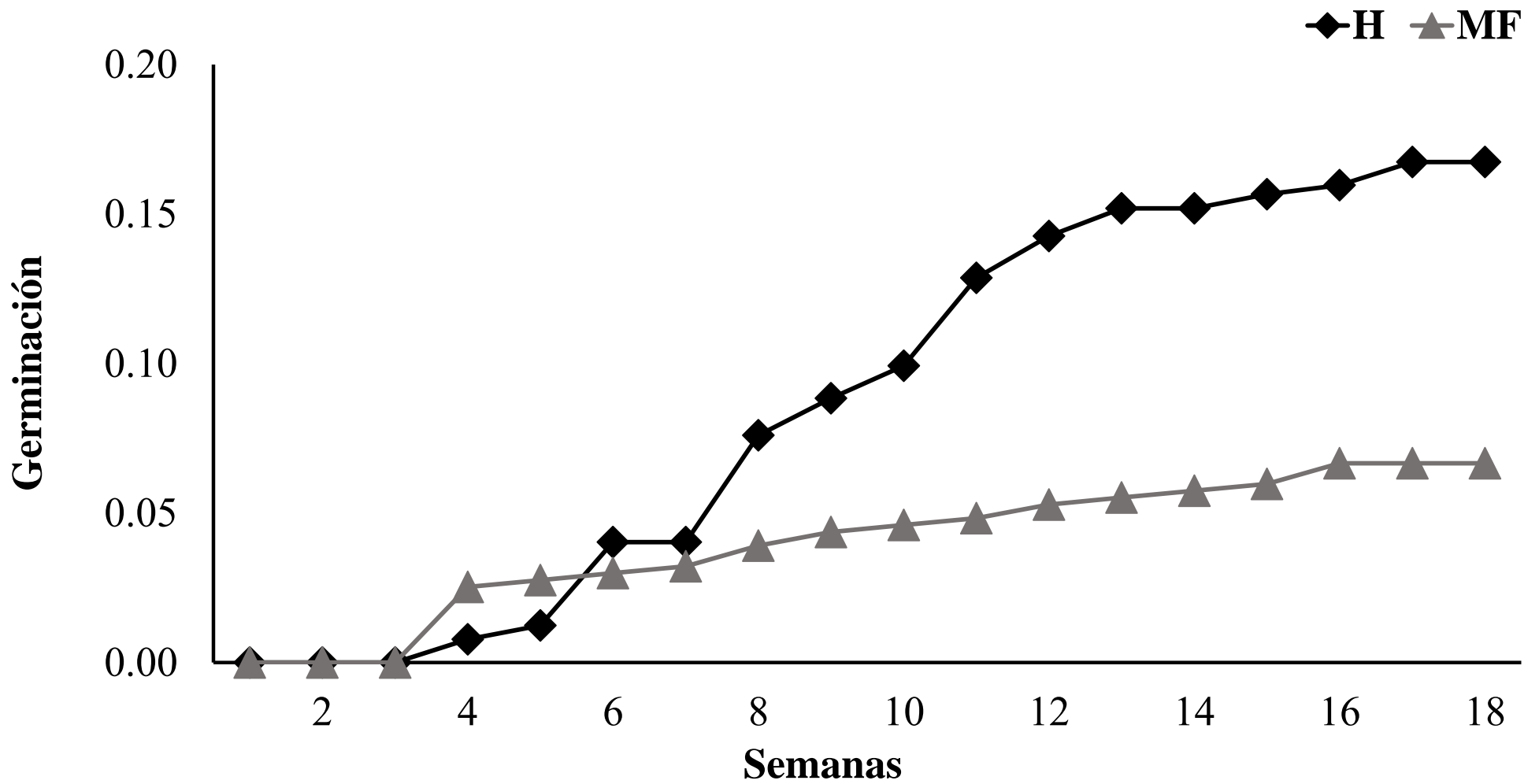


Figura 18. Proporción de semillas germinadas en un periodo de 18 semanas para hembras (H) y machos fructíferos (MF) del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), en la Sierra de Huautla, Morelos , México.



Figura 19. Expansión normal de las hojas cotiledonarias de una plántula de hembra (A) y mantenimiento de la testa que impide la extensión de las hojas cotiledonarias de una plántula de macho fructífero (B) del árbol *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae).

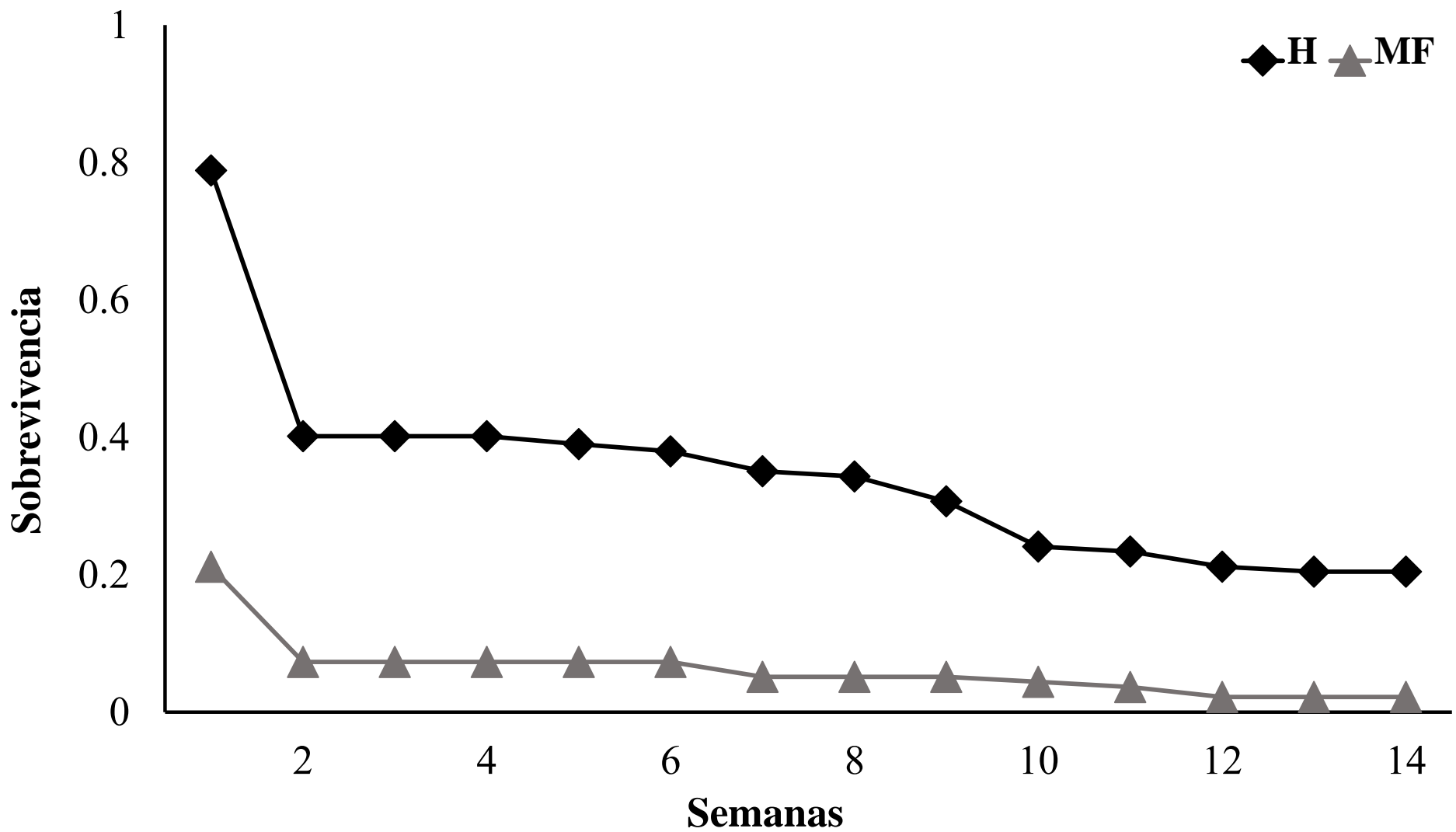


Figura 20. Proporción de la sobrevivencia de plántulas para hembras (H) y machos fructíferos (MF) del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), en la Sierra de Huautla, Morelos , México.

10.3. Adecuación femenina y género funcional de machos fructíferos

La adecuación femenina de los MF representa solo una fracción de la adecuación femenina de las hembras. En general, para las cinco poblaciones incluidas en este análisis, la fecundidad de las hembras fue de 3590 mientras que la de los machos fructíferos fue de 43. Lo cual muestra que la fecundidad de los MF es únicamente 1.2 % con respecto a la de las H. Sin embargo, existe amplia variación en este componente de la adecuación entre poblaciones. Esta variación va de 0 a 173 en los MF y de 1641 a 4955 en las H (Cuadro 4).

Es importante señalar que la estimación de la adecuación femenina de hembras (WF_H) y machos fructíferos (WF_{MF}), se modifica en relación a los componentes de fecundidad que se consideran. Si se incluyen únicamente los componentes de adecuación hasta la germinación de las semillas (*ver métodos*), entonces la fecundidad general es de 7001 y 277 para H y MF, respectivamente. Es decir, la fecundidad de MF es aproximadamente 4% en relación a la de hembras. La adecuación femenina de las hembras varía entre poblaciones de 2897 a 13336, y para MF varía de 19 a 866 (Cuadro 4). A pesar de esta variación relacionada con los componentes de adecuación incluidos, los análisis muestran de manera consistentemente que la fecundidad de los MF es considerablemente escasa, pero varía entre localidades. En lo sucesivo se describen únicamente los resultados de las estimaciones de adecuación femenina relativa y género funcional que incluyen la sobrevivencia de la progenie. La adecuación femenina relativa (C) de los MF, en general es 0.011 y varía entre poblaciones desde 0 a 0.044. La variación y diferencias en adecuación femenina entre hembras y MF, debe básicamente a que las progenies de los MF tienen baja tasa de germinación y nula o baja capacidad de sobrevivir (Cuadro 5).

Con base en el cálculo del género funcional de los MF (G_{MF}), se encontró que en general el aporte de los machos fructíferos a través de la vía femenina es del 1%. Además, la variación del G_{MF} entre poblaciones fue de 0 a 4 %. En dos de cinco poblaciones donde se registraron MF se obtuvieron valores de G_{MF} iguales a cero (Cuadro 5). Dado que los valores del $G_{MF} = 0$, indican que la contribución que los MF obtienen a través de la función femenina es nula, entonces los MF de dos localidades se considerarían funcionalmente machos y esas poblaciones dioicas.

Cuadro 4. Adecuación femenina de hembras (WF_H) y machos fructíferos (WF_{MF}). Se incluyen estimaciones que incorporan la fecundidad hasta la germinación e incorporando la sobrevivencia de las plántulas, por localidad para el árbol subdioico *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

Localidad	Germinación		Sobrevivencia	
	WF_H	WF_{MF}	WF_H	WF_{MF}
Ajuchitlán	13336	866	3912	173
Barranca el Quejenecuil	7955	339	4932	34
El Pastoreo	2897	101	1641	10
Los Bonetes	6757	61	4955	0
Los Hornos	4061	19	2508	0
Promedio general	7001	277	3590	43

Cuadro 5. Adecuación femenina relativa (*C*, %) y género funcional de machos fructíferos (*G_{MF}*, %), por localidad y total. Las estimaciones incluyen por un lado solo el componente de la germinación (*G*) de las semillas y por el otro lado la estimación incorpora la supervivencia (*S*) de las plántulas del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

Sitio	<i>C</i> (%)		<i>G_{MF}</i> (%)	
	<i>G</i>	<i>S</i>	<i>G</i>	<i>S</i>
Ajuchitlán	0.065 (6.5)	0.044 (4.4)	0.057 (5.7)	0.040 (4)
Barranca el Quejenecuil	0.043 (4.3)	0.007 (0.67)	0.024 (2.4)	0.004 (0.4)
El Pastoreo	0.035 (3.5)	0.006 (0.61)	0.041 (4.1)	0.008 (0.8)
Los Bonetes	0.009 (0.9)	0	0.010 (1.0)	0
Los Hornos	0.005 (0.5)	0	0.004 (0.4)	0
Promedio general	0.031 (3.1)	0.011 (1.1)	0.027 (2.7)	0.010 (1)

11. Discusión

11.1. Distribución y frecuencia de machos fructíferos

Jacaratia mexicana (Caricaceae), es un árbol que a la largo de su rango de distribución geográfica se ha descrito como una especie dioica (Pennington y Sarukhán, 2012), con plantas unisexuales hembra y macho. Sin embargo, Aguirre y colaboradores (2007), reportaron poblaciones naturales de *Jacaratia mexicana* en la Sierra de Huautla, Morelos, México, con plantas de sexualidad intermedia o machos fructíferos (MF), que producen flores hermafroditas capaces de desarrollar frutos y semillas viables. En las seis poblaciones de *Jacaratia mexicana* que se evaluaron en el presente estudio, la presencia de MF varía de 0 a 29 %. Puntualmente, en una de las seis localidades únicamente se observaron hembras y machos (dioica), mientras que en cinco poblaciones los MF ocurren en una frecuencia mayor a 8%. Ehlers y Bataillon (2007), realizaron una revisión del tema y reportan 32 especies subdioicas de 21 familias diferentes, donde la incidencia de plantas hermafroditas fue igual o mayor al 5% en al menos una población. Acorde a lo anterior, las poblaciones de *Jacaratia mexicana* que se estudiaron en una región relativamente pequeña de la Sierra de Huautla, pueden considerarse desde dioicas hasta morfológicamente subdioicas, con amplia variación en la frecuencia de MF entre localidades.

Las poblaciones de *Jacaratia mexicana* en la sierra de Huautla ocurren en parches relativamente discretos y se distribuyen principalmente asociadas a cañadas y lechos de arroyos temporales. Dentro de las poblaciones los MF al igual que hembras y machos se distribuyen de manera aleatoria, y la talla (Dap) de los árboles reproductivos no difiere entre morfos sexuales, ni entre poblaciones. Es decir, no hay evidencia de que los árboles de diferente expresión sexual se agrupen u ocurran en sitios con características microclimáticas

particulares, ni de que la expresión de la sexualidad sea influenciada por el tamaño de los individuos.

El seguimiento y registro de los árboles en dos temporadas reproductivas (febrero-mayo, 2016 y 2017), mostró que la expresión de la sexualidad de hembras, machos y machos fructíferos es constante. Lo anterior sugiere que la presencia de MF en poblaciones subdioicas de *Jacaratia mexicana* debe tener un determinante genético; que es heredable y potencialmente sujeto de presiones selectivas impuestas por el ambiente. A pesar de que no se cuenta con evidencia directa de los elementos genéticos que definen la sexualidad en *Jacaratia mexicana*, diversos estudios proveen información que apunta a la existencia dichos elementos. *Jacaratia mexicana*, es una especie que pertenece a la familia Caricaceae y el género *Jacaratia* se caracteriza por presentar seis especies hierbas y árboles dioicos (Olson, 2000). Además, en *Carica papaya* (Caricaceae), que quizá es la especie más estudiada de la familia, se conocen las bases genéticas que determinan la sexualidad (Ming et al., 2008, 2012 y 2014; Tripathi et al., 2014; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2014 y 2017). *Carica papaya* puede presentar tres morfos sexuales; hembras, machos y hermafroditas, que están determinados por cromosomas sexuales incipientes (XX, hembra, XY, macho y XYh, hermafrodita; Aryal y Ming, 2014). Además se han identificado genes que determinan los diferentes tipos sexuales en regiones que diferencian machos (MSY) de hermafroditas (HSY; Ueno et al., 2015). En conjunto, esta información muestra la existencia de mecanismos genéticos que determinan no solo la segregación de las funciones sexuales en plantas individuales en linajes completos de angiospermas, sino la presencia de plantas hermafroditas en poblaciones subdioicas. Sin embargo, es necesario el desarrollo de estudios que investiguen y corroboren la existencia y naturaleza de las bases genéticas de la expresión sexual en *Jacaratia mexicana*.

11.2. Cantidad y calidad de la progenie de machos fructíferos

Los resultados de este estudio muestran que la progenie producida por las hembras del árbol de *Jacaratia mexicana* supera considerablemente en cantidad y calidad a la de los machos fructíferos. Esto se debe a que las hembras en contraste con los MF producen: 1) más frutos maduros, 2) frutos más pesados, 3) más semillas por fruto, 4) semillas más pesadas y 5) que germinan y sobreviven en mayor proporción. Estos resultados son consistentes con predicciones teóricas (Lewis, 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978) y evidencia empírica relacionada con la transición al dioicismo en la ruta ginodioicismo/subdioicismo (Ehlers y Bataillon, 2007; Spigler y Ashman, 2012; Wang et al., 2015). La baja adecuación femenina de los machos fructíferos en poblaciones subdioicas, podría estar relacionada una disyuntiva en la asignación de recursos a las funciones masculina y femenina. En contraste con las hembras que asignan recursos para la reproducción exclusivamente por la vía femenina, los MF tienen que invertir recursos tanto en la función femenina (producción de flores pistiladas, óvulos y semillas) como en la masculina (flores estaminadas y polen; Darwin, 1877). Además, los MF producen una mayor cantidad de flores en comparación con las hembras que producen pocas flores solitarias (Aguirre et al., 2007). Entonces, los recursos que los MF asignan para la producción de más flores estaminadas y perfectas, no pueden ser asignados al ejercicio de la función femenina. Esta disyuntiva en la asignación de recurso entre funciones sexuales, podría restringir los recursos necesarios para para la maduración de frutos y semillas, reduciendo el número y/o el tamaño de las semillas (Charlesworth y Charlesworth, 1978) de los MF.

Por otra parte, los machos fructíferos pueden producir semillas tanto por entrecruzamiento como por apareamientos endogámicos (autofecundación y geitonogamia), en contraste con las hembras que producen semillas exclusivamente por entrecruza (Darwin,

1877; Lewis 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978). Esta asimetría en la dinámica de apareamientos entre machos fructíferos y hembras puede tener consecuencias ecológicas y genéticas cuyos efectos pueden reflejarse en la calidad de su progenie. La mayor concentración de recursos florales en los MF, puede incrementar el número de flores que los polinizadores visitan en el mismo árbol. Dada la posibilidad de que las flores hermafroditas sean fecundadas con polen propio, el movimiento limitado de polinizadores entre flores del mismo árbol puede incrementar la polinización por geitonogamia. Este proceso no ocurre en las hembras, pues sus flores pistiladas tienen que ser fecundadas con polen de entrecruza, de machos y/o de machos fructíferos. Producto de la endogamia se espera un aumento de homocigocis, y si existen genes recesivos deletéreos en la población, la expresión de sus efectos negativos en sus portadores. Los efectos negativos de la endogamia son particularmente evidentes en especies de plantas con sistemas de apareamiento por entrecruza, como en árboles dioicos (Barrett, 1998; Barrett, 2002). La depresión por endogamia, afecta los componentes de la adecuación en las plantas, como la tasa de germinación, el crecimiento y tamaño de las plántulas (Charlesworth y Charlesworth, 1987). Si la progenie de los MF en *Jacaratia mexicana* es producto de endogamia, entonces probablemente su baja viabilidad (germinación y sobrevivencia) puede deberse a la depresión por endogamia. En contraste, la progenie de las hembras no experimentará los costos de adecuación relacionados con la endogamia. En este escenario, parece poco probable que la capacidad de autofecundación de los MF represente invariablemente un seguro reproductivo que les confiera una ventaja reproductiva frente a plantas unisexuales macho y hembra (Herlihy y Eckert, 2002). La hipótesis de los costos derivados de la depresión por endogamia en las progenies de los MF requiere ser confirmada. Particularmente, es necesario implementar análisis genéticos que

permitan calcular y contrastar, las tasas de entrecruzamiento y los coeficientes de endogamia de progenies de MF y de hembras.

11.3. Adecuación femenina y género funcional de machos fructíferos

Las estimaciones de la adecuación femenina relativa y del género funcional de los machos fructíferos fueron en general de 1 % y su variación entre poblaciones de 0 a 4%. El estimador del G_{MF} , incluye la frecuencia de MF registrados en cada población, mientras que la adecuación relativa no. Sin embargo, ambos estimadores brindan valores muy semejantes. ¿Cómo se puede explicar este resultado? Con base en un análisis posterior se mostró que la frecuencia de los MF en las poblaciones se correlaciona de manera positiva y significativa con su adecuación relativa (Spearman, $R^2 = 0.9783$, $P < 0.05$; Figura 21). Esta relación ayuda a explicar porque las estimaciones de la adecuación femenina relativa y el género funcional de MF en las poblaciones varían en el mismo sentido.

Además y biológicamente más relevante, la relación de la Figura 21 indica que la ocurrencia y frecuencia de machos fructíferos en poblaciones de *Jacaratia mexicana*, está fuertemente influenciada o determinada por su éxito reproductivo como hembras. En el contexto de las estimaciones del G_{MF} , los resultados señalan que en dos de cinco poblaciones los individuos que son fenotípicamente MF, no tiene una contribución a su adecuación a través de la función femenina, por lo que pueden considerarse funcionalmente machos ($G_{MF} = 0$). Por otro lado, en tres de cinco poblaciones los machos fructíferos obtienen una pequeña fracción de su adecuación total por la vía femenina ($G_{MF} > 0$). Lo cual sugiere, que estos árboles de sexualidad intermedia son funcionalmente hermafroditas.

La ocurrencia de MF y su capacidad para producir frutos en poblaciones subdioicas, se ha interpretado como estrategia adaptativa relacionada con el medio abiótico, en particular con el uso de recursos disponibles y su asignación a la reproducción (Webb, 1999; Case y Barrett, 2001; Ramsey y Vaughton, 2001). Delph y Wolf (2005), exploraron el significado adaptativo de la expresión sexual en especies dioicas en el contexto de la variación en la disponibilidad de recursos. Dichos autores, reportan que los individuos de sexualidad intermedia, son más propensos a producir flores hermafroditas, frutos y semillas en ambientes con mayor humedad y temperatura. En contraste, en sitios donde los recursos son escasos se predice que los individuos de sexualidad intermedia no serán exitosos produciendo frutos y semillas; y por lo tanto funcionarán más eficientemente como machos puros. Una conclusión general de los estudios teóricos sobre el tema, es que la especialización sexual puede ser favorecida en ambientes pobres en recursos.

Es probable que la presencia de MF que funcionalmente podrían considerarse como hermafroditas, se deba a que en las localidades donde se encuentran las condiciones ambientales sean más favorables y les permitan la producción de frutos y semillas. Sin embargo, este estudio no se tiene evidencia de la influencia ambiental sobre la especialización reproductiva de los MF en las poblaciones evaluadas, por lo tanto este es un aspecto que merece ser abordado en futuras investigaciones.

11.4. Evolución del dioicismo en poblaciones subdioicas

La presencia de una población sin MF y de poblaciones donde estas plantas son funcionalmente machos, apoya los planteamientos teóricos de la especialización sexual en las angiospermas (Charlesworth y Charlesworth, 1978). Asimismo, esta evidencia sugiere que el subdioicismo en *Jacaratia mexicana*, representa una de las últimas etapas en la evolución del dioicismo desde una condición hermafrodita. Esta interpretación concuerda con planteamientos teóricos sobre las etapas finales de la evolución del dioicismo a partir de la ruta del ginodioicismo (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Ross, 1978 y 1982; Barrett, 1992; Charlesworth y Guttman, 1999; Figura 22). En las poblaciones subdioicas el paso clave para la evolución del dioicismo es la reducción de la adecuación femenina en las plantas de sexualidad intermedia y su posterior especialización reproductiva como machos puros (Lewis, 1941; Ross, 1978; Lloyd, 1974a; Lloyd, 1976).

La evidencia empírica que este trabajo aporta acerca del funcionamiento sexual de los individuos de sexualidad intermedia en las poblaciones de *Jacaratia mexicana*, mejora nuestra comprensión de los factores y mecanismos que caracterizan a las etapas finales de la evolución al dioicismo. Particularmente, esta evidencia es relevante en el estudio de la segregación de las funciones sexuales en las Caricaceae; un linaje de plantas tropicales que comparte, ancestros comunes, forma de vida, historia evolutiva y donde el dioicismo es el sistema reproductivo predominante (Carvalho y Renner, 2012 y 2014). Dadas estas similitudes funcionales y relaciones filogenéticas, es probable que la evolución del dioicismo en el grupo de las Caricaceae, haya seguido una ruta evolutiva donde las fases finales del establecimiento de plantas unisexuales sean semejantes a la especialización sexual que se ha documentado en este trabajo.

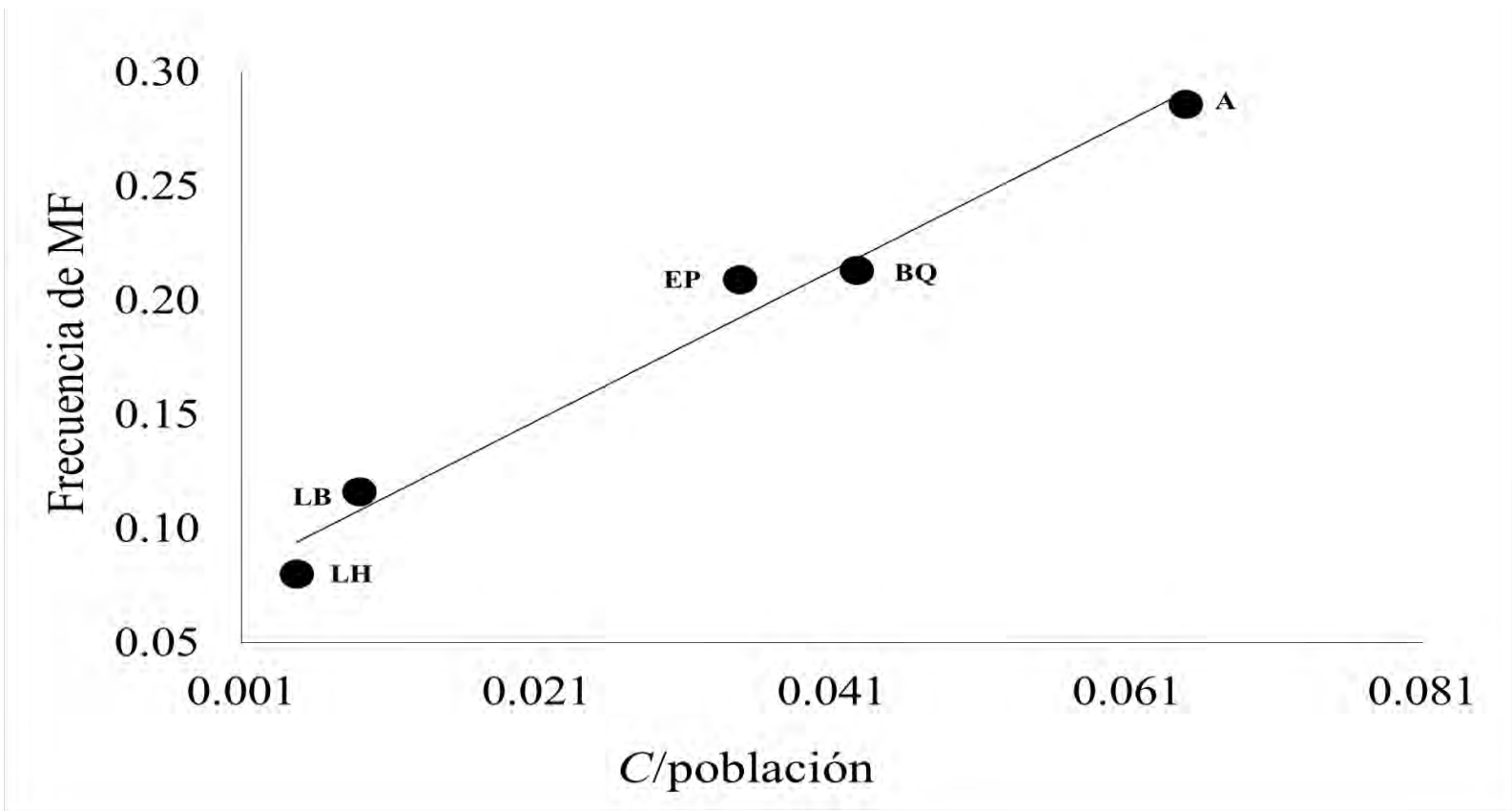


Figura 21. Correlación de la adecuación femenina relativa (C) y frecuencia de los machos fructíferos (MF) en cinco población del árbol subdioico *Jacaratia mexicana* (Caricaceae). LH: Los Hornos, LB: Los Bonetes, EP: El Pastoreo, BQ: Barranca el Quejenecuil, A: Ajuchitlán.

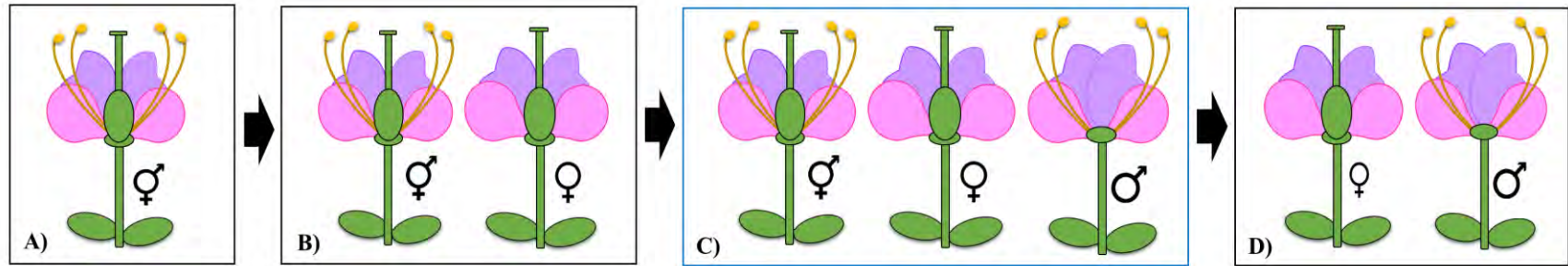


Figura 22. Esquema de la transición evolutiva de la segregación de las funciones sexuales (femenina y masculina) en individuos a través de la ruta del ginodioicismo, e incluyendo el subdioicismo como una etapa tardía. A) Condición ancestral hermafrodita, B) Ginodioicismo (plantas hembras y hermafroditas), C) Subdioicismo (plantas hembras, macho y hermafroditas) y D) Dioicismo (plantas hembras y machos).

12. Conclusiones

En cinco de seis poblaciones de *Jacaratia mexicana* en la Sierra de Huautla se registró la ocurrencia de machos fructíferos, con una frecuencia relativa general de 17 % y variación entre poblaciones de 0 a 29 %.

Los machos fructíferos en contraste con las hembras producen menos progenie (frutos y semillas) y de menor viabilidad (germinación y sobrevivencia). La baja o nula adecuación femenina observada en la progenie de los machos fructíferos, sugiere que se trata de individuos funcionalmente hermafroditas o machos, respectivamente. Esto implicaría que dos de cinco poblaciones con machos fructíferos son funcionalmente dioicas y mientras que tres poblaciones en la misma región son subdioicas.

En conjunto, los resultados de este estudio indican que el subdioicismo presente en las poblaciones de *Jacaratia mexicana*, representa una etapa tardía en la evolución al dioicismo. Sin embargo, aún resta evaluar la función de adecuación masculina relativa de los machos fructíferos (en relación a los machos puros), para definir con mayor precisión su papel reproductivo y su relevancia en la evolución de la especialización sexual y la segregación de las funciones sexuales.

13. Bibliografía

- Aguirre, A., M. Vallejo-Marín, E. M. Piedra-Malagón, R. Cruz-Ortega y R. Dirzo (2009). Morphological variation in the flowers of *Jacaratia Mexicana* A. DC. (Caricaceae), a subdioecious tree. *Plant Biology*, 11, 417-424.
- Aguirre, A., M. Vallejo-Marín, L. Salazar-Gorozieta, D. M. Arias y R. Dirzo (2007). Variation in sexual expression in *Jacaratia mexicana* (Cariaceae) in Southern Mexico: frequency and relative seed performance of fruit-producing males. *Biotropica*, 39, 79-86.
- Ainsworth, C., (2000). Boys and girls Come outtoplay: The molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany*, 86, 211-221.
- Arias, D., O. Dorado y B. Maldonado (2002). Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. CONABIO. *Biodiversitas*, 45, 7-12.
- Aryal, R., y R. Ming (2014). Sex determination in flowering plants: papaya as a model system. *Plant Science*, 217, 56-62.
- Atsatt, P. R., P. W. Rundel (1982). Pollinator maintenance vs fruit production: partitioned reproductive effort in subdioecious *Fuchsia lycioides*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69, 199-208.
- Badillo, V. M., (1971). Monografía de la familia Caricaceae. Asociación de Profesores, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela, p, 207.

- Barrett S.C.H., y J. Hough (2013). Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64, 67-82.
- Barrett S.C.H., y J. Hough (2013). Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64: 67-82.
- Barrett, S. C. H., (1992). Gender variation and the evolution of dioecy in *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 5, (3), 423-444.
- Barrett, S. C. H., (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Sciences*, 3, (9), 335-341.
- Barrett, S., (2002). The Evolution of Plants of Sexual Diversity. *Nature Review*, 3, 274-284.
- Bawa, K. S., (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:15-39.
- Bawa, K. S., y P. A. Opler (1975). Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 29,167-179.
- Berry, P. E., W. J. Hanh, K. J. Sytsma, J. C. Hall y A. Mast (2004). Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) base don noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, 91, 601-614.
- Boualem, A., M. Fergany, R. Fernandez (2008). A conserved mutation in an ethylene biosynthesis enzyme leads to andromonoecy in melons. *Science*, 321,836-838.
- Bullock, S. H., (1992). Seasonal differences in nonstructural carbohydrates in two dioecious monsoon-climate trees. *Biotropica*, 24, 140-145.

- Bullock, S. H., (2002). *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae). Bonete. En: Historia natural de Chamela. F.A., Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, DF, pp, 155-157.
- Carvalho, F. A., y S. S. Renner (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.
- Carvalho, F. A., y S. S. Renner (2014). The phylogeny of the Caricaceae, in *Genetics and Genomics of Papaya*. En: *Genetics and Genomics of papaya*. Ming, R., y P. H. Moore (Eds), New York, NY, Springer, 81-94.
- Case, A. L., y S. C. H. Barrett (2001). Ecological differentiation of combined and separate sexes of *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) in sympatry. *Ecology*, 82, (9), 2601-2616.
- Charlesworth, B., y D. Charlesworth (1978). A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist*, 112, 975-997.
- Charlesworth, B., y D. S. Guttman (1999). The evolution of dioecy and plant sex chromosome systems. En: *Sex determination in plants*. Ainsworth, C.C., (Ed). Bios Scientific, Oxford, UK, pp, 25-49.
- Charlesworth, D., (1999). Theories on the evolution of dioecy. En: *Gender and sexual polymorphism in flowering plants*. Geber, M. A., T. E. Dawson y L. F. Delph. (Eds). Berlin, Germany, Springer-Verlag, pp, 33-60.
- Charlesworth, D., (2002). Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity*, 88, 94-101.

- Charnov, Z. L., (1982). The theory of sex allocation. Princeton, Princeton University Press.
- Chávez-Pesqueira, M., y J. Núñez-Farfán (2017). Domestication and Genetics of Papaya: A Review, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 155.
- Chávez-Pesqueira, M., P. Suárez-Montes, G. Castillo, y J. Núñez-Farfán (2014). Habitat fragmentation threatens wild populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in a lowland rainforest. *American Journal of Botany*, 101, 1092-1101.
- CONAP., (2005). Programa de Conservación y manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Dorado, O., B. Maldonado, D. M. Arias v. Sorani, R. Ramírez, E. Leyva y D. Valenzuela (Eds). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONAP), México, pp, 1-207.
- Darwin, C., (1877). The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London.
- Delph, L. F., (1990). Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology*, 71, 1342-1351.
- Delph, L. F., y D. E. Wolf (2005). Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytologist*, 166, 119-128.
- Dufay, M., P. Champelovier, J. Käfer, J. P. Henry, S. Mousset y G. Marais (2014). An angiosperm-wide analyses of the gynodioecy-todioecy pathway. *Annals of Botany*, 114, 539-549.
- Ehlers, B. K., y T. Bataillon (2007). 'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. *New Phytologist*, 194-211.

- Evans, E. A., y F. H. Ballen (2012). An overview of Global Papaya Production, Trade, and Consumption. Gainesville, FL, University of Florida.
- Fox, J. F., (1985). Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination, and dispersal. *Oecologia*, 67, 244-249.
- García, E., (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köepen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, México, DF.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan (2001). PAST: Paleontological statistics software y package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1.
- Heilbuth, J. C., (2000). Lower species richness in dioecious clades. *The American Naturalist*, 156, 241-261.
- Heilbuth, J. C., K. L. Ilves, y S. P. Otto (2001). The consequences of dioecy on seed dispersal: modelling the seed shadow handicap. *Evolution*, 55, 880-888.
- Herlihy, C. R., y C. G. Eckert (2002). Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature*, 416, 320-323.
- Ibarra-Manríquez, G., y K. Oyama (1992). Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany*, 79, 383-394.
- INEGI., (2013). Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación, serie V (capa unión), escala 1:250000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
- Jacobs, M. S., y M. J. Wade (2003). A synthetic review of the theory of gynodioecy. *American Naturalist*, 161, 837-851.

- Janzen, D., (1988). Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. En: E.O., Wilson y F. M. Peter. Biodiversity. National Academy Press. Washington, D.C., pp, 130-137.
- Leal, F., (1999). Acerca de la Historia y Taxonomía de las papayas y sus parientes silvestres. En: Memorias del primer Taller Internacional sobre Caricaceae. (Eds). Leal, F., y Geo. Coppens d'Eeckenbrugge. FONTAGRO-IICA. Cali, Colombia, pp, 2-11.
- Lewis D., (1941). Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants: the equilibrium between females and hermaphrodites to be expected with different types of inheritance. *New Phytologist*, 40, 56-63.
- Lloyd, D. G., (1974a). The genetic contributions of individual males and females in dioecious and gynodioecious angiosperms. *Heredity*, 32, 45-51.
- Lloyd, D. G., (1974b). Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. *Heredity*, 32, 11-34.
- Lloyd, D. G., (1975). The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica*, 45,325-339.
- Lloyd, D. G., (1976). Transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. *Theoretical Population Biology*, 9, 299-316.
- Lloyd, D. G., (1979). Parental strategies of angiosperms. *Journal of Botany*, 17, 595-606.
- Lloyd, D. G., (1982). Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *The American Naturalist*, 120, 571-585.

- Lloyd, D. G., y K. S. Bawa (1984). Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 255-338.
- Martin, A., C. Troadec, A. Boualem (2009). A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. *Nature*, 461, 1135-1138.
- Ming, R., Q. Yu y P. H. Moore (2012). "Papaya genome and genomics," in *Genomics of Tree Crops*, eds R. J. Schnell and P. M. Priyadarshan, New York, NY, Springer, 241-259.
- Ming, R., S. Hou, Y. Feng, Q. Yu, A. Dionne-Laporte, y J. H. Saw, (2008). The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 452, 991-996.
- Ming, R., y P. H. Moore (2014). *Genetics and Genomics of Papaya*. New York, NY, Springer.
- Olson, M. E., (2000). Intrageneric relationships within the Caricaceae-Moraginaceae clade (Brassicales) and potential morphological synapomorphies of the clade and its families. *International Journal of Plant*, 163, (1), 51-65.
- Olson, M. E., (2002). Intergeneric relationships within the Caricaceae-Moringaceae clade (Brassicales) y potential morphological synapomorphies of the clade and its families. *International Journal of Plant Sciences*, 163, 51-65.
- Pailler, T., L. Humeau, J. Figier, y J. D. Thompson (1998). Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 64, 297-313.
- Pennington T. D., y J. Sarukan (2012). *Árboles tropicales de México*. Fondo de Cultura Económica, México, DF.

- Pennington, T. D., y J. Sarukhán (1988). Árboles tropicales de México. Fondo de Cultura Económica, México, DF, pp, 400-401.
- Ramsey, M., y G. Vaughton (2001). Sex expression and sexual dimorphism in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae). *International Journal of Plant*, 162, 589-597.
- Renner, S. S., (2014). The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, Monoecy, Gynodioecy, and an updated online database. *American Journal Botany*, 101, 1588-1596.
- Renner, S.S., y R. E. Ricklefs (1995). Dioecy and its correlates in flowering plants. *American Journal of Botany*, 82, 596-606.
- Ross, M. D., (1978). The evolution of gynodioecy and subdioecy. *Evolution*, 32, 174-188.
- Ross, M. D., (1982). Five evolutionary pathways to dioecy. *The American Naturalist*, 119, 297-317.
- Sakai, A. K., S. G. Weller, W. L. Wagner, P. S. Soltis, y D. E. Soltis (1997). Phylogenetic perspectives on the evolution of dioecy: adaptive radiation in the endemic Hawaiian genera *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae). En: *Molecular evolution and adaptive radiation*. Givnish T. J., y K. J. Sytsma (Eds). Cambridge University, Press, Cambridge, UK, pp, 455- 472.
- Sakai, A. K., y S. G. Weller (1999). Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. En: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Geber, M. A., T. E. Dawson, y L. F. Delph (Eds). Springer, New York, pp, 1-31.

- Sakai, A.K., W. L. Wagner, D. M. Ferguson y D. R. Herbst (1995). Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology*, 76, 2517-2529.
- SAS Institutel (2010). JMP, Statistical software package, version 9.0.1. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Shykoff, J. A., (1992). Sex polymorphism in *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) and the possible role of sexual selection in maintaining females. *American Journal of Botany*, 79, 138-143.
- Shykoff, J. A., S. O. Kolokotronis, C. L. Collin y M. Lopez-Villavicencio (2003). Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia*, 135, 1-9.
- Spigler, R. B., K. Lewers y T. L. Ashman (2011). Genetic architecture of sexual dimorphism in a subdioecious plant with a proto-sex chromosome. *Evolution*, 65, 1114-1126.
- Spigler, R. B., y T. L. Ashman (2012) Gynodioecy to dioecy: are we there yet? *Annals of Botany*, 109, 531-543.
- Thomson, J.D., M. A. McKenna, y M. B. Cruzan (1989). Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*: implication for reproductive success. *Ecology*, 70, 1061-1068.
- Torices, R., M. Méndez y J. M. Gómez (2011). Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. *New Phytologist*, 190, 234-248.

- Tripathi, S., L. Castro, G. Fermin y P. Tennant (2014). "Advances in papaya genomics," En: Omics Technologies and Crop Improvement, Benkeblia (Ed). Boca Raton, FL, CRC, Press, 219-252.
- Ueno, H., N. Urasaki, S. Natsume, K. Yoshida, K. Tarora, y A. Shudo (2015). Genome sequence comparison reveals a candidate gene involved in male-hermaphrodite differentiation in papaya (*Carica papaya*) trees. *Molecular Genetics and Genomics*, 290, 661-670.
- Vamosi, J. C., S. P. Otto, y S. C. H. Barrett (2003). Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy. *Journal Evolutionary Biology*, 16, 1006-1018.
- Vamosi, J. C., y S. M. Vamosi (2004). The role of diversification in causing the correlates of dioecy. *Evolution*, 58, 723-731.
- Vamosi, J. C., y S. P. Otto (2002). When looks can kill: the evolution of sexually-dimorphic floral display and extinction of dioecious plants. *Proceedings of the Royal Society B*, London, 269, 1187-1194.
- Wang, H., M. Matsushita, N. Tomaru y M. Nakagawa (2015). Differences in female reproductive success between female and hermaphrodite individuals in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Theaceae). *Plant Biology*, 17, 194-200.
- Webb, C. J., (1999). Empirical studies: evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. En: Geber, M. A., T. E. Dawson y L. F. Delph (Eds). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer-Verlag, Berlin, pp, 61-95.

14. Glosario de definiciones

Androdioicismo o androdioico. Es un polimorfismo sexual en el que las poblaciones están compuesta de plantas machos y hermafroditas.

Andromonoicismo o andromonoico. Es la condición en la que plantas individuales producen flores masculinas y hermafroditas.

Autogamia. Es la transferencia de polen al estigma de la misma flor.

Bisexual. Planta con ambas funciones sexuales (femenina y masculina) y generalmente se asocia con la presencia de flores perfectas pero se puede utilizar para plantas monoicas.

Cosexual. Es la condición en la que las plantas se reproducen por la vía femenina y masculina como resultado de la expresión del sexo hermafrodita. El sistema sexual más común en las plantas con flores.

Depresión por endogamia. La reducción en la viabilidad y fertilidad de la descendencia producida por autofecundación en contraste con la de entrecruza.

Dicogamia. Diferencias temporales en la dehiscencia de las anteras y la receptividad de los estigmas en las flores perfectas. Existen dos tipos: **Protandria**, donde la función masculina se encuentra receptiva antes que la femenina; y **Protoginia**, con el patrón inverso. Generalmente, este mecanismo reduce la autopolinización intrafloral.

Dioicismo o dioico. Es un polimorfismo sexual en el que las poblaciones están compuestas de plantas unisexuales hembras y machos.

Flores estaminadas o masculinas. Flores unisexuales con la función masculina que pueden presentar uno o más estambres funcionales. Esta condición en las flores requiere estrictamente de entrecruzamiento.

Flores perfectas o hermafroditas. Flores con dos funciones sexuales, masculina (androceo) y femenina (gineceo). Esta condición permite la autofecundación.

Flores pistiladas o femeninas. Flores unisexuales con la función femenina que pueden presentar uno o más pistilos funcionales. Esta condición en las flores requiere estrictamente de entrecruzamiento.

Género funcional. Es la contribución relativa de un individuo a través de la vía femenina en contraste con la contribución por la función masculina.

Género. Es el sexo expresado en las plantas cuando alcanzan la madurez sexual (hembra, machos o hermafrodita); esta definición se basa en la función sexual y depende de la proporción de los genes de una planta que se transmiten como productor de polen (macho) o de semilla (hembra).

Ginodioicismo o ginodioico. Es un polimorfismo sexual en el que las poblaciones están compuesta de planta hembras y hermafroditas.

Ginomonocismo o ginomonioico. Es la condición en la que las plantas producen flores femeninas y hermafroditas separadas en un mismo individuo.

Hembras. Plantas o individuos unisexuales que presentan únicamente flores femeninas o pistiladas.

Hercogamia. Es la separación espacial de las funciones sexuales masculinas (anteras) y femeninas (estigmas) dentro de las flores perfectas. Generalmente, en plantas dicogamas se reduce la autofecundación.

Hermafroditismo. Las plantas que presentan únicamente flores perfectas (con ambas funciones sexuales). Esta es la condición ancestral y más frecuente en las angiospermas.

Heterostilia. Es un polimorfismo sexual en el que las poblaciones de plantas están compuestas de dos (**Distilia**) o tres (**Tristilia**) morfos con los arreglos recíprocos de las anteras y estigmas. Generalmente, está asociado con la incompatibilidad heteromórfica. Este mecanismo de separación espacial de las funciones sexuales en las flores promueve la dispersión del polen de manera eficiente y reduce la autofecundación.

Individuos o plantas de sexualidad intermedia. Plantas de sexo lábil (generalmente ocurre en los machos) que tienen diferentes tipos de flores (masculinas, femeninas y/o hermafroditas).

Machos fructíferos. Plantas o individuos macho de sexualidad intermedia o indefinida que pueden expresar ambas funciones sexuales (femenina y masculina) con combinación de flores masculinas, femeninas y/o hermafroditas. Debido a la presencia de la función femenina estos individuos son capaces de producir frutos y semillas.

Machos. Plantas o individuos unisexuales que presentan únicamente flores masculinas o estaminadas.

Monoicismo o monoico. Es la condición en la que las plantas producen flores unisexuales femeninas y masculinas en un mismo individuo.

Morfos sexuales. Se refiere a los diferentes tipos de plantas en una población en relación con su género o expresión sexual.

Polimorfismo. Es para referirse a aquellas poblaciones en las que hay dos o más morfos sexuales (hembras, machos y/o hermafroditas), que difieren en su contribución relativa en la adecuación como polen o semilla de los padres.

Sistemas de apareamiento. El modo de transmisión de los genes de una generación a la siguiente a través de la reproducción sexual. Los determinantes importantes de los sistemas de apareamiento de plantas son la tasa de autofecundación materna (óvulo) y el éxito de los machos a través de la vía del polen (fertilidad masculina).

Sistemas dimórficos. Es la presencia de dos o más morfos sexuales en las poblaciones que se caracterizan por presentar diferencias en el tipo y distribución de las flores en las plantas. Se incluyen las poblaciones dioicas, ginodioicas, androdioicas y subdioicas.

Sistemas monomórfico. Es la presencia de una sola clase o morfo sexual en las poblaciones que se caracterizan por presentar igual tipo y distribución de las flores en las plantas. Se incluyen las poblaciones hermafroditas, monoicas, ginomonoicas, andromonoicas y polimonoicas.

Sistemas reproductivos. Se refiere a la distribución de las funciones sexuales (femenina y masculina), dentro de las flores, individuos y poblaciones que generan unos o más morfos sexuales.

Subdioicismo o subdioico. Es un polimorfismo sexual en el que las poblaciones están compuesta de tres morfos sexuales planta hembras, machos y hermafroditas.

Unisexual. Plantas que presentan separadas las funciones sexuales (femenina y masculina; dioica) en individuos. Es decir, plantas hembras que presentan únicamente flores femeninas y macho son flores estaminadas.