

## La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra

César A. Domínguez

Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 70275. México D.F., México.

Stephen H. Bullock

Estación de Biología Chamela, Universidad Nacional de México, Apartado Postal 21, San Patricio, 48980 Jalisco, México.

(Rec. 9-II-1988. Acep. 21-VII-1988)

**Abstract:** The mating system, the physiognomic characteristic and the phenology of two population of a monoecious shrub, *Croton suberosus*, under shadow and light conditions were compared, and their compatibility and pollination systems studied. There were marked differences in physiognomy, plants under light conditions were higher and more reproductive. There was a trend in both populations to maintain a constant number of female flowers per inflorescence, while the number of male flowers per inflorescence changed and was greater under light conditions. This pattern may be interpreted as a consequence of resource limitation where female allocation is maximized and the remanent resources assigned to male flowers. The numbers of seeds produced under light conditions was significantly higher. Wind was the main pollen vector and plants were found to be self-compatible. Inflorescences are protogynous, although geitonogamia may occur within an individual. There is an alternation of sex ratios within both populations which could indicate that plants respond to an unambiguous environmental cue(s) to begin blooming.

Tanto para escalas de tiempo evolutivo como ecológico, el monoicismo destaca por la flexibilidad que permite a cada sexo en sus patrones de fenología, apareamiento y asignación de recursos. Esta flexibilidad es una de las mayores ventajas del monoicismo pues permite la modificación de la expresión sexual de la planta (número de flores y proporción de cada sexo) en función de las condiciones ambientales (Freeman *et al.*, 1981, Lemen 1980, Willson 1983). Este es el caso de muchas especies monóicas donde la producción de flores de cada sexo está afectada por varios factores externos, destacando notablemente la luz en comunidades selváticas (Atkinson 1898, Hartley 1970, Gregg 1975, 1978).

El genotipo impone límites a esta variación. Por ejemplo en plantas cuyas inflorescencias producen flores de ambos sexos la proporción sexual, entre las flores de un individuo, es más constante que en plantas con inflorescencias unisexuales. (Bullock 1981). Por ejemplo, en

las Euphorbiaceae, es común que las flores femeninas estén situadas en la parte basal de la inflorescencia y las masculinas en la apical. Este arreglo puede ser ventajoso porque: 1) aumenta la xenogamia según la conducta de los polinizadores, 2) mejora el abastecimiento, soporte y protección a los frutos (Bertin 1982), y 3) favorece la protoginia, de manera que los recursos remanentes de la función femenina pueden invertirse en la producción de flores masculinas, resultando así un sistema flexible.

En plantas monóicas la cantidad y calidad de la recombinación están afectadas por los patrones fenológicos a varios niveles: flores, inflorescencias, individuos y poblaciones. Por ejemplo, *Cnidioscolus spinosus* (Euphorbiaceae) tiene desfasados los ciclos de producción de flores estaminadas y pistiladas dentro de un árbol, de tal manera que en un momento dado la planta es unisexual (Bullock 1982). Este patrón se conoce para especies de varias familias (Bawa 1977, Cruden y Hermann-Parker 1977) y

no es el único en las plantas monoicas (Perkins *et al.* 1975, Bawa *et al.* 1982). En las Araceae, todos los aspectos de la fenología son diferentes entre especies emparentadas según el tipo de polinizador (Bullock 1981).

En Chamela, el arbusto monoico *Croton suberosus* HBK. (Euphorbiaceae) puede encontrarse en ambientes tan contrastantes como el interior de la selva o en sitios completamente expuestos al sol. Este hecho ofrece la posibilidad de comparar las modificaciones del sistema reproductivo como respuesta a las condiciones externas, principalmente luz. De acuerdo con lo anterior en este trabajo se investigó el sistema reproductivo de dos poblaciones de *Croton suberosus* en condiciones contrastantes de luz. Se presentan datos experimentales sobre la autocompatibilidad y el mecanismo de polinización. Se describe también la fisonomía de las plantas y su relación con la reproducción, la fenología a diferentes niveles (de las flores hasta la población) y la producción de semillas.

## MATERIAL Y METODOS

El estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela, en la costa del estado de Jalisco (19°30' N y 105°03' W; < 100 msnm). La precipitación promedio anual es de 748 mm, y el período entre julio y principios de noviembre comprende el 80% del total (1977-1984, Bullock 1986) de ésta. El tipo de vegetación es bosque tropical caducifolio, excepto en los arroyos donde se encuentra bosque tropical subcaducifolio (Lott *et al.* 1987; terminología de Rzedowski 1978). La familia dominante es la Leguminosae, seguida por la Euphorbiaceae (Lott 1985).

En 30 individuos de *C. suberosus* se midieron el diámetro del tronco a 10 cm del suelo (después convertido a área basal), el número de ramas, y la altura en la que comenzaban a ramificarse. En cada arbusto se marcaron cinco ramas (definidas como segmentos de 50 cm de longitud al inicio del estudio, y medidas desde la inflorescencia terminal hacia el centro del arbusto), procurando que tuvieran orientaciones diferentes. Se siguió el desarrollo de todas las inflorescencias presentes en esta muestra. El número de botones, flores de cada sexo, frutos y frutos que alcanzaron a dispersar sus semillas (tomando como indicativo la aparición de las líneas de dehiscencia) fue registrado para todas las inflorescencias. Los 30 arbustos fueron observa-

dos cada cuatro días, desde el 16 de junio hasta el 25 de agosto de 1983. La mitad de la muestra (15 arbustos) se encontraba en los bordes del camino de acceso a la estación: estos sitios se encontraban perturbados y sin estrato arbóreo. Los 15 arbustos restantes se localizaron a lo largo de veredas y pequeñas brechas, donde los estratos arbóreo y arbustivo estaban bien representados.

En otros individuos, localizados en un sitio expuesto al sol, se realizaron las siguientes observaciones: 1) se midió la producción de néctar en flores de los dos sexos embolsando inflorescencias en botón y colectando el néctar a partir de las 0700 hrs. Se usaron las mismas flores a lo largo del día. 2) La existencia de un sistema de incompatibilidad fue investigada por medio de polinizaciones a mano, realizando fecundación cruzada y autofecundación en flores aisladas desde botón (5 arbustos, 162 flores). 3) El papel del viento como vector de polen fue evaluado por medio de la exclusión de visitantes con bolsas de malla (9 arbustos, 206 flores). 4) El porcentaje de depredación de semillas predispersión y la tasa de abortos por fruto, fueron calculados a partir de una muestra de frutos.

## RESULTADOS

### Biología Floral

Las flores femeninas están localizadas en la parte inferior de la inflorescencia y maduran antes que las flores masculinas. Son de color verde, con los estilos alargados y ramificados, y presentan tres carpelos unilobulados (Fig. 1a). El estigma aparece receptivo (turgido, blanco y con exudados) desde las 0600 hrs hasta las 1800 hrs. El néctar producido se acumula entre los tépalos y el ovario, y alcanza un pico a las 1000 hrs, pero esto no es constante para todas las flores.

Las flores masculinas son verdes, salvo los pétalos y anteras que son de color blanco muy claro, con 15 estambres (Fig. 1b). La antesis ocurre entre las 0600 y 0700 hrs, pero hasta las 1000 hrs empieza la producción de néctar junto con la apertura de las anteras. En promedio producen 17.6 ml en un día ( $\pm 2.7$ ), mientras que las flores femeninas producen 12.3 ( $\pm 9.9 \mu\text{l}$ ).

Los visitantes de las flores de *C. suberosus* son casi todos insectos, aunque ocasionalmente pueden observarse visitas de colibríes. Los más abundantes son los coleópteros (4 especies) y



Fig. 1. Flores femeninas (A) y masculinas (B) de *Croton suberosus*. Las flores masculinas son de color blanco y por tanto más vistosas.

los himenópteros (7 especies), seguidos por los hemípteros (3 especies). Los coleópteros visitan las flores en busca de polen pero no lo transfieren a los estigmas de las flores femeninas, por lo que pueden ser considerados como ladrones. Las avispas por su parte son activas visitantes de las flores y llegan en busca de néctar.

Las pruebas de polinización controlada no mostraron la existencia de autoincompatibilidad. Los porcentajes de flores que se desarrollaron a frutos maduros en cada tratamiento no difirieron significativamente (cruzamiento:  $31\% \pm 22\%$ ; autofecundación:  $33\% \pm 27\%$ ;  $p > 0.1$ , prueba de t).

Para determinar la importancia de los visitantes como vectores de polen, se hicieron experimentos de exclusión de visitantes con bolsas de malla. El resultado en la producción de frutos fue de  $41\% \pm 26\%$ , lo que no difiere significativamente de los resultados de polinización a mano ( $P > 0.2$ , análisis de varianza de una vía).

### Fisonomía

El área basal (AB) de las plantas (Fig. 2a) mostró una distribución diferente entre las poblaciones de sol y sombra. La gama de tamaños en el sol fue más amplia. En la sombra el 80% de las plantas se encontraron en las dos categorías más bajas, sin que ninguna excediera  $5 \text{ cm}^2$ .

En cuanto a la altura de la primera ramificación (APR) de la planta (Fig. 2b), se encontró que 74% de las plantas en el sol ramifica a menos de 18 cm. En la población de sombra, esta categoría sólo incluyó al 6% de las plantas, mientras que en más del 50% la APR estaba por arriba de 50 cm.

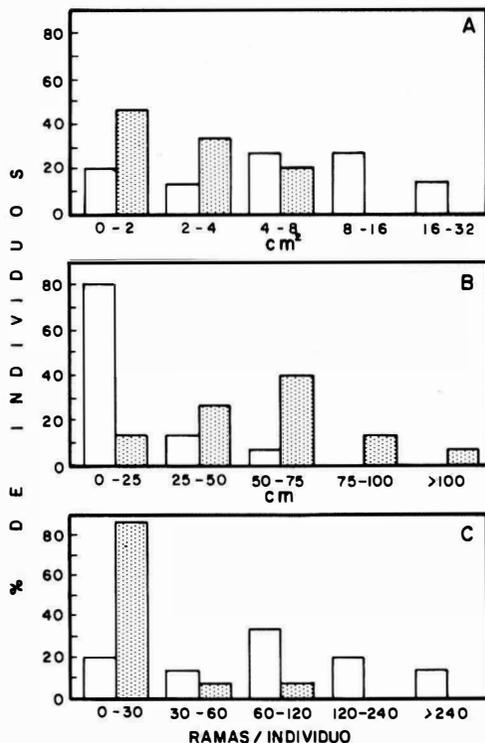


Fig. 2. Características fisonómicas de las poblaciones estudiadas, las barras sombreadas corresponden a la población de sombra. En la figura 2A se comparan las áreas basales, en la 2B la altura a la primera ramificación y en la 2C el número de ramas.

El número de ramas (NR) por planta (Fig. 2c) fue menor en las plantas de sombra: 94% tuvo menos de 60 ramas. En contraste, en el sol el NR se distribuyó en una mayor gama de valores, y 30% de las plantas tuvieron más de 120 ramas.

Para ambas poblaciones el número de ramas y el área basal estuvieron altamente correlacionados (en luz,  $NR = 19.22 * AB - 31.65$ ,  $r = 0.95$  y  $P < 0.005$ ; en sombra,  $NR = 12.33 * AB - 6.35$ ,  $r = 0.89$  y  $P < 0.005$ ), y la pendiente de la recta para las plantas en luz fue significativamente mayor ( $0.025 < P < 0.1$ , prueba de t). Además, el NR fue mayor entre plantas de sol con APR baja ( $< 20 \text{ cm}$ ) que entre las de APR alta. Sin embargo no hubo correlación entre el NR y la APR, porque las plantas con APR baja incluyeron individuos de edades muy diferentes. Por lo tanto la capacidad o simplemente la oportunidad de ramificación, se perdió conforme aumentó la APR. En las plantas de sombra no

CUADRO 1

*Características de las inflorescencias de Croton suberosus*  
(promedios más una desviación estándar; comparaciones con la prueba de t; \*\*\*  $P < 0.005$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $0.05 > P > 0.02$ ; n.s., no significativo,  $P > 0.1$ ).

	SOL		(n)		SOMBRA		(n)
<b>DURACION (días)</b>							
Maduración	11.0	± 6.0	(112)	*	13.7	± 7.0	(49)
Femenina	4.8	± 1.9	( 83)	n.s.	4.5	± 2.5	(46)
Masculina	17.4	± 6.1	( 83)	**	11.9	± 7.5	(46)
Total	32.2	± 6.8	( 84)	*	27.9	± 11.2	(34)
<b>NUMERO DE FLORES</b>							
Femenina	11.6	± 7.3	(129)	n.s.	10.5	± 8.8	(71)
Masculina	40.9	± 16.3	(129)	***	19.0	± 13.6	(68)
<b>NUMERO DE FRUTOS</b>	7.3	± 5.2	(167)	***	4.7	± 6.5	(91)

se observó ninguna tendencia, tal vez porque el NR siempre fue muy bajo para estas plantas.

Por supuesto, la variación en el tamaño de la planta (AB o NR) determina la intensidad de la reproducción a través de la variación en el número de estructuras reproductivas. También exploramos los posibles efectos de la fisionomía (APR y AB) sobre números de flores, frutos y ciclos de inflorescencias, usando valores promedio por individuo. Las únicas correlaciones significativas ocurrieron en la sombra entre el AB, y los ciclos de producción de inflorescencias por rama y el número de flores masculinas por inflorescencia ( $P \approx 0.01$  y  $P = 0.024$  respectivamente, y pendientes diferentes de cero  $P < 0.05$ ). Ninguna relación fue significativa para la población de sol. Es notorio que los valores máximos en los ciclos por rama que se alcanzaron en la sombra fueron parecidos al promedio para la población de sol. Además, en la sombra el aumento del número de flores masculinas no alcanzó la producción constante observada en el sol ( $10.0 \pm 3.2$  flores/día).

### Fenología: inflorescencias

El desarrollo de una inflorescencia desde que aparece la yema hasta la dispersión de semillas, dura aproximadamente un mes. Este lapso total fue significativamente más largo en la luz, mientras que su varianza fue mayor en la sombra (Cuadro 1,  $p < 0.005$ , prueba de F). El desarrollo de una inflorescencia puede dividirse en una serie de fases: maduración, fase femenina y fase masculina.

Las inflorescencias maduran en un promedio de 12 días, pero este período fue mayor en la sombra que en la luz (Cuadro 1). En cambio, la longitud de la fase femenina fue semejante entre los microhabitats, de cuatro a cinco días. En 83% de los casos el número de flores femeninas por inflorescencia no varía de un censo dado a otro, lo que sugiere que todas las flores abren el mismo día y duran varios días. La digogamia es marcada: solo ocho inflorescencias de un total de 307, presentan simultáneamente flores funcionales de ambos sexos. La fase masculina duró mucho más tiempo en las condiciones de luz que en las de sombra (Cuadro 1).

Al igual que la duración de las fases se encontró que el número de flores femeninas por inflorescencia fue semejante entre la luz y sombra, mientras que el número de flores masculinas fue mayor en la luz (Cuadro 1). En las condiciones de luz, una mayor proporción de flores femeninas produjo frutos, además de que la varianza fue menor que en la sombra (Cuadro 1). Una gran cantidad de las inflorescencias no produjo frutos en la sombra.

En la sombra, 9.2% de las inflorescencias no llegaron a la antesis, mientras 10.2% únicamente produjo flores femeninas, y 7.4% sólo produjo flores masculinas. En contraste, en la luz todas las inflorescencias llegaron a la antesis, y sólo el 3% fue unisexual.

### Fenología: individuos

La fenología reproductiva individual se muestra en la Fig. 3, donde se presentan los da-

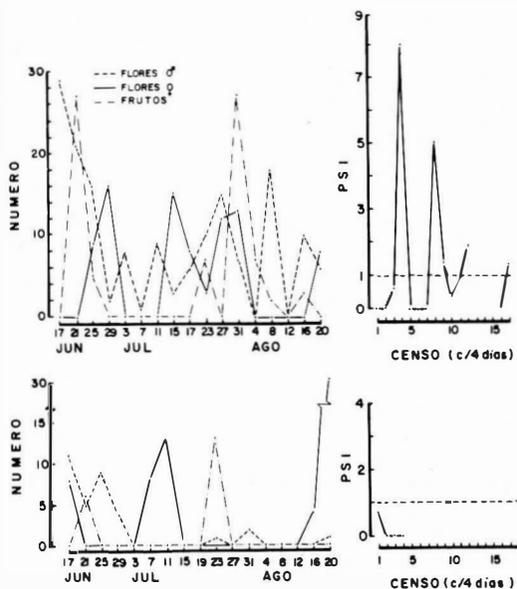


Fig. 3. Patrones fenológicos y fluctuaciones en la proporción sexual (flores femeninas/flores masculinas) para individuos de *C. suberosus*. La fenología del individuo en la luz (arriba izquierda) muestra fluctuaciones en la producción de flores femeninas, esto se refleja en cambios en la proporción sexual a través del tiempo (arriba derecha). En las condiciones de sombra (abajo), la producción de flores femeninas es muy baja (izquierda) por lo que se pierde el patrón de fluctuaciones en la proporción sexual (derecha). Los espacios en blanco en las gráficas de la derecha corresponden a período sin reproducción.

tos para individuos selectos de luz y sombra. Se puede apreciar la gran diferencia en la producción de flores y frutos entre los sitios, así como los picos acentuados y repetidos en la producción de flores de cada sexo. La tendencia al desfaseamiento de los sexos fue muy laxa a este nivel. Esto se expresa claramente cuando se grafica la proporción sexual por individuo a través del tiempo (No. flores femeninas / No. flores masculinas; "PSI"; Fig. 3). La planta de luz actuó como masculina durante 41% del tiempo, pero en ningún momento actuó exclusivamente como hembra. Por lo tanto, gran parte del tiempo la probabilidad de autofecundación fue alta variando de manera cíclica. En la sombra, la PSI enfatizó la escasez de traslapes entre los sexos; como resultado de la baja producción de flores y de la reducción del esfuerzo reproductivo por vía masculina.

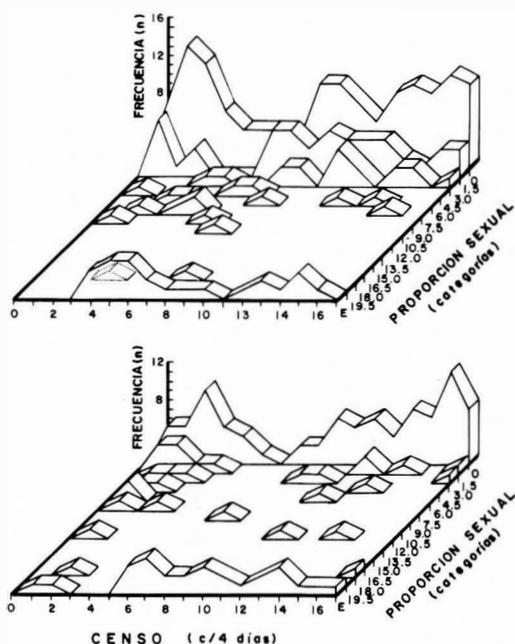


Fig. 4. Patrones fenológicos para las poblaciones de luz (arriba) y sombra (abajo) de *Croton suberosus*. Nótese que en ambas existe un fuerte sesgo hacia la función macho, aunque éste es más acentuado en la población de luz.

### Fenología: poblaciones

La variación en la PSI, a lo largo del estudio, para la población de cada microhabitat se presenta en la Fig. 4. En la luz, la mayor parte de las plantas se encontró sesgada hacia valores de  $PSI = 0$  (sólo con flores masculinas). También estuvieron bien representadas las categorías con valores de PSI cercanos a 1.0 ( $0 < PSI < 1.5$ ). Sin embargo, las categorías que incluyen individuos con flores femeninas únicamente, también fueron apreciables.

En la población de sombra el patrón se repitió. En un momento dado la mayoría de los individuos presentaron sólo flores masculinas, aunque algunos sólo tuvieron flores femeninas con fenología semejante a la encontrada en las plantas de luz. En contraste con la población de luz, se mostró un sesgo relativo hacia flores femeninas en la sombra (Fig. 4), y muchas plantas no produjeron flores en un censo dado.

A pesar de la desincronización entre las ramas de un individuo y de la independencia fenológica entre los individuos, es

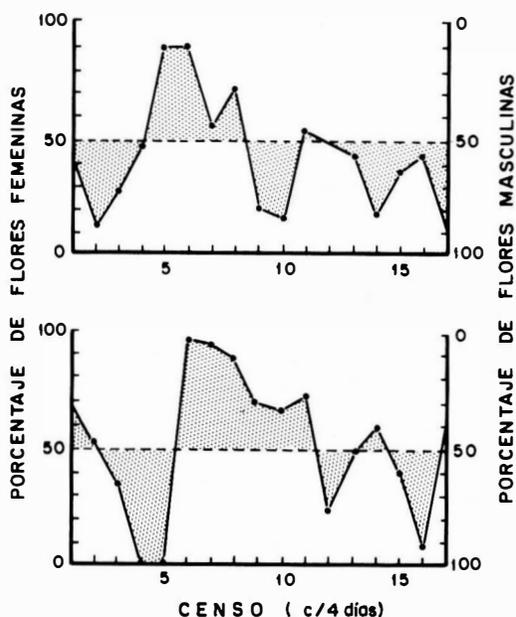


Fig. 5. Alternancia en las proporciones sexuales de las poblaciones bajo estudio. En la parte superior la población de luz, en la inferior la de sombra. Sesgos hacia arriba significan que la población se comporta en mayor grado como femenina (hacia abajo en mayor grado como masculina).

apreciable la alternancia en la proporción sexual a nivel de población (Fig. 5).

## DISCUSION

*Croton suberosus* es una planta que crece principalmente en sitios soleados. Aún así, presenta plasticidad fenotípica que permite su permanencia en sitios sombreados, pero modifica la expresión sexual en relación a sitios con buena insolación. En consecuencia la producción de semillas sufre una caída drástica en sitios sombreados. Su sistema de cruzamiento (compatibilidad, fenología y polinización) es uno que sirve efectivamente a plantas ruderales. Por lo tanto no está canalizado para incrementar la tasa de recombinación, sino para producir descendencia prioritariamente, ya sea por cruzamiento o por autofecundación (Baker 1965).

En la polinización de esta especie, el viento es el vector más importante. Al tener un número alto de flores donadoras de polen con respecto a las receptoras, *C. suberosus* corresponde a lo esperado para la anemofilia (Gandhi y Dale 1983; Whitehead 1983). Además, *Croton* es uno de los géneros más frecuentes en la lluvia

de polen en Chamela (Palacios 1985). La interferencia de otras plantas en la transferencia de polen (Regal 1982, Whitehead 1983), podría contribuir a la menor producción de frutos de las plantas en la sombra. A pesar de la frecuencia de visitas por insectos, fue notable la falta de abejas colectando polen, por lo que sería interesante ver la posible toxicidad del polen (Deodkar *et al.* 1958). Los insectos visitantes no son necesarios para la transferencia de polen, y según su tipo de forrajeo, ningún visitante puede ser considerado como un polinizador eficiente. Sin embargo, las hormigas y avispas podrían ser importantes en controlar el ataque por herbívoros, consumidores de polen y depredadores de semillas (Janzen 1966, Bentley 1977, Schemske 1980; Domínguez obs. pers.). Esta protección tomaría más importancia por el problema de eludir depredadores durante una temporada extendida (DeSteven 1981). La depredación de semillas se evidenció en sólo 3.2% de una muestra de 610 semillas, mientras que las abortadas comprendieron casi la mitad (47.3% de la muestra).

La plasticidad fisonómica de *C. suberosus* es muy simple. En las condiciones de luz, las plantas no requieren crecer mucho en altura para alcanzar una insolación intensa. Pronto empiezan a extender la copa lateralmente, resultando en una forma con APR baja y NR alto. En la sombra no se favorece la ramificación temprana, generándose un patrón de crecimiento con APR alta y un reducido NR.

Los números de ciclos de producción de inflorescencias por rama, y de flores y frutos por inflorescencia, cuando son resumidos por planta, muestran una gran dispersión alrededor del promedio, indicando respuestas diferenciales entre las inflorescencias de una planta. Claramente, se requiere una comparación entre el número, tamaño y actividad de las hojas en luz y sombra, y es válido pensar en experimentos para probar si las ramas son relativamente autónomas en su uso de carbono (White 1984).

Comparadas con plantas en sombra, las inflorescencias en plantas de sitios soleados: 1) maduran más rápidamente, 2) varían menos en su duración total, 3) nunca son vanas y rara vez unisexuales, 4) no difieren en el número de flores femeninas producidas pero 5) maduran más frutos, 6) duran más en la fase masculina y 7) producen más flores masculinas.

La disminución en el esfuerzo reproductivo de las plantas de sombra es solamente una res-

puesta a las limitaciones impuestas por el ambiente, no lo consideramos una "estrategia" frente a la sucesión. Un experimento simple de trasplantes recíprocos probaría esta aseveración. Respuestas similares a condiciones de luminosidad se han encontrado para *Asimina triloba* (Willson 1980) y *Leptospermum scoparium* (Primack y Lloyd 1980). En varias especies monoicas y con inflorescencias unisexuales, entre más luz se recibe en un año, mayor es el almacenaje de energía y se incrementa la probabilidad de producir flores femeninas y frutos en el siguiente año (por ejemplo en *Cycnoches* y *Catasetum* (Orchidaceae) Gregg 1978; *Arisaema* (Araceae) Maekawa 1926, Bierzychudek 1984; Lloyd y Bawa 1984).

En *C. suberosus* parece existir una prioridad en la adecuación por la vía de "bajo riesgo y alto costo" (i.e. semillas) (Willson y Rathcke 1974), destinando los recursos excedentes a la vía más barata e incierta (polen). La protoginia y la posición basal de las flores femeninas a nivel de inflorescencia, no parecen estar relacionadas con la geitonogamia, pues ésta debe realizarse entre inflorescencias.

La fecundación exitosa no sólo requiere de la proximidad espacial de los sexos, sino del traslape de las funciones masculina y femenina (Bullock 1982). En *C. suberosus* existe una asincronía entre las inflorescencias de un individuo y entre las de individuos diferentes. La fenología de las hierbas *Cnidocolus texana* y *C. urens* (Euphorbiaceae) es semejante, pero están polinizadas por lepidópteros. Estos insectos no se caracterizan por moverse entre las flores más cercanas, de manera que el cruzamiento es apreciable a pesar de la mezcla de sexos presentes dentro de una misma planta (Perkins *et al.* 1975, Bawa *et al.* 1982). En *Croton suberosus* las posibilidades de autofecundación y cruzamiento difieren entre las dos poblaciones.

En el caso de las plantas de sol, la posibilidad de autofecundación se presenta por la producción cíclica de flores femeninas (ya que las masculinas son producidas de forma más continua), por la asincronía entre inflorescencias y por la mayor duración de la fase masculina. Las proporciones sexuales (PSI) mayores de cero y menores de 1.5 son frecuentes, por lo que hay buenas posibilidades de autofecundación. En otras especies tales sesgos se han interpretado como resultados de una fuerte competencia intrasexual (Bawa 1980; Bullock y Bawa 1981; Lloyd

y Yates 1982; Willson 1979, 1983).

La situación contrasta con las plantas en sombra, donde la producción de flores femeninas es más espaciada en el tiempo y las flores masculinas son producidas en menor cantidad y durante menos tiempo. Esto se traduce en períodos en los cuales la planta funciona como macho o como hembra. A nivel de población, aún cuando haya plantas con proporciones sexuales sesgadas hacia lo masculino, el número de flores femeninas excede el de masculinas más frecuentemente que en el sol.

La tendencia de la población a una sincronía en el ciclaje, resulta en una alternancia en las proporciones sexuales en el tiempo. Esto puede obedecer a algún factor físico que afecta fuertemente la fenología a nivel poblacional, probablemente de manera intermitente. Las plantas polinizadas por viento requieren de señales ambientales no ambiguas para iniciar la floración, pues la transferencia de polen es muy azarosa (Whitehead 1983). Como consecuencia de esta sincronía existen altas posibilidades de fecundación cruzada cuando la proporción sexual tiende hacia lo masculino.

Según Charnov (1979), en individuos cosexuales donde la adecuación por vía masculina y/o femenina varía con los recursos asignados a cada función, se esperaría que bajo el efecto de la selección natural, la asignación entre las funciones fuera aquella que maximiza la adecuación del individuo. En *C. suberosus* una medida de la adecuación es la eficiencia reproductiva: la proporción de las flores de un censo dado que después logran desarrollarse hasta frutos maduros. Los resultados muestran que ésta se mantiene constante a pesar de los cambios cíclicos de la proporción sexual de la población, lo que demuestra que la adecuación vía ovulos no varía en función de la proporción de flores femeninas a nivel de población. Por lo tanto podría pensarse que el número de flores femeninas no está determinando el producto máximo de las adecuaciones. El hecho de que la eficiencia reproductiva sea mayor en la población en la luz, así como el número de flores masculinas, sugiere que la producción de este tipo de flores afecta notablemente el éxito reproductivo de la población (ver Sutherland y Delph 1984). Desgraciadamente la medición de la adecuación por vía masculina es muy difícil, de tal manera que estas hipótesis quedan aún sin evaluar.

## AGRADECIMIENTOS

Rodolfo Dirzo y dos revisores anónimos hicieron valiosos comentarios al manuscrito original. Agradezco al personal del Instituto de Biología y de la Estación de Biología Chamela por las facilidades prestadas.

## RESUMEN

Se comparan las características del sistema de cruzamiento de dos poblaciones del arbusto monóico *Croton suberosus* que se establecen en condiciones contrastantes de luz. Se describen las diferencias fisonómicas entre las dos poblaciones, así como la fenología a diferentes niveles. Los sistemas de compatibilidad y de polinización fueron explorados experimentalmente. Se encontraron fuertes diferencias entre las dos poblaciones de la planta y a su vez sobre la reproducción. Los individuos establecidos en condiciones de luz más intensas producen más semillas en comparación con plantas en la sombra. Existe una tendencia a mantener constante el número de flores femeninas por inflorescencia en ambas poblaciones, mientras que el número de flores masculinas es muy variable y siempre mayor en las condiciones de mayor intensidad de luz. Este comportamiento parece obedecer a una limitación de recursos, donde se maximiza la reproducción por vía femenina y los recursos remanentes se asignan a la función masculina.

Las plantas son autocompatibles y el vector principal del polen es el viento; las inflorescencias son protóginas pero puede ocurrir geitonogamia entre las inflorescencias de un individuo. A nivel de población ocurre una marcada alternancia en las proporciones sexuales lo cual puede ser una indicación de que las plantas responden a alguna clave ambiental no ambigua para iniciar la floración.

## REFERENCIAS

- Atkinson, G.F. 1898. Experiments on the morphology of *Arisaema triphyllum*. Bot Gaz. 25: 114.
- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds, p. 34-51. In H.G. Baker. & G.L. Stebbins (eds.) The Genetics of Colonizing Species, Academic Press, N.Y.
- Bawa, K.S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis*. Evolution 31: 254-260.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11:15-39.
- Bawa, K.S., C.J. Webb & A.F. Tuttle. 1982. The adaptive significance of monoecism in *Cnidocolus urens* (Euphorbiaceae). South West Nat. 12: 123-132.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8:407-427.
- Bertin, I.R. 1982. The ecology of sex expression in Red Buckeye. Ecology 63: 445-456.
- Bierzychudek, P. 1984. Pollinator limitation of plant reproductive effort. Am. Nat. 117: 838-840.
- Bullock, S.H. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. Principes 25: 101-105.
- Bullock, S.H. 1982. Componentes fenológicos del sistema de cruzamiento monoico de *Cnidocolus spinosus* (Euphorbiaceae) en Jalisco. Bol. Soc. Bot. Mex. 42: 1-9.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trend in the south coastal region of Mexico. Arch. Mte. Geoph. Biocl. Ser. B. 36: 297-316.
- Bullock, S.H. & K.S. Bawa. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. Ecology 62: 1494-1504.
- Charnov, E.L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. Proc. Nat. Acad. Sci. 76: 2480-2484.
- Cruden, R.W. & S.M. Hermann-Parker. 1977. Temporal dioecism: An alternative to dioecism: Evolution 31: 863-866.
- Deodikar, G.B., C.V. Thakar, R.P. Phadaki & P.N. Shah. 1958. Poisoning of honey bees foraging on *Euphorbia geniculata*. Bee World 39: 118-120.
- DeSteven, D. 1981. Pre-dispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*) Euphorbiaceae Biotropica 13: 146-150.
- Freeman, D.C., E.D. McArthur, K.T. Harper & A.C. Blauer. 1981. Influence of environment on the floral sex ratio of monoecious plants. Evolution 35: 194-197.
- Gandhi, K.S. & T. Dale. 1983. A note on the androecium of the genus *Croton* and flowers in general of the family Euphorbiaceae. Phytologia 54 (1).
- Gregg, K.B. 1975. The effect of light intensity on sex expression in species of *Cycnoches* and *Catasetum* (Orchidaceae). Selybana 1: 101-113.

- Gregg, K.B. 1978. The interaction of light intensity, plant size and nutrition in sex expression in *Cycnoches* (Orchidaceae). *Selybana* 2: 212-223.
- Hartley, C.W.S. 1970. Some environmental factors affecting flowering and fruiting in the oil palm, p. 62-79. In: L.C. Luckwill & C.V. Cutting (eds). *Physiology of Tree Crops*, Academic Press, New York.
- Janzen, D. 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Lemen, C. 1980. Allocation of reproductive effort to the male and female strategies in wind pollinated plants. *Oecologia* 45: 156-159.
- Lott, E.J. 1985. Listado florístico de la Estación de Biología Chamela, México. Inst. de Biología, UNAM, México.
- Lott, E.J., S.H. Bullock & J.A. Solis Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Lloyd, G.D. & K.S. Bawa. 1984. Modification of gender of seed plants in varying conditions. *Evol. Biol.* 14.
- Lloyd, G.D. & J.M.A. Yates. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulacea). *Evolution* 36: 903-913.
- Maekawa, T. 1926. On the phenomena of sex transition in *Arisaema japonica*. *Jour. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ.* 13: 217-305.
- Palacios, Ch. R. 1985. Lluvias de polen en la estación de Biología Chamela, Jalisco. *An. Esc. Nal. Cien. Biol.* 29: 43-55.
- Perkins, G., J.R. Estes & R.W. Thorp. 1975. Pollination of *Cnidocolus texanus* (Euphorbiaceae) in south central Oklahoma. *Southwestern Nat.* 20: 391-396.
- Primack, R.B. & D.G. Lloyd. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montana shrub manuka, *Leptospermum scoparium*. *Am. Jour. Bot.* 67: 361-368.
- Regal, P.J. 1982. Pollination by wind and animals: Ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 497-524.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, 432 p.
- Schemske, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii*: An experimental analysis of ant protection. *Jour. of Ecol.* 68: 959-967.
- Sutherland, S. & L. Delph. 1985. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- White, J. 1984. Plant metamerism, p. 15-47. In: *Perspectives on Plant Population Ecology*, Dirzo, R. and J. Sarukhan (eds.). Sinauer Associates inc. Sunderland, Massachusetts.
- White, J. 1984. Plant metamerism, p. 15-47. In: *Perspectives on Plant Population Ecology*, Dirzo, R. and J. Sarukhan (eds.). Sinauer Associates inc. Sunderland, Massachusetts.
- Whitehead, D.R. 1983. Wind Pollination: Some ecological and evolutionary perspectives, p. 97-107. In: *Real* (ed.). *Pollination Biology*. Academic, N.Y.
- Willson, F.M. 1979. Sexual Selection in Plants. *Am. Nat.* 113: 777-790.
- Willson, F.M. 1980. Pollinator limitation, fruit production and floral display in Paw Paw (*Asimina triloba*). *Bull. Torrey Bot. Club* 107: 401-408.
- Willson, F.M. 1983. *Plant Reproductive Ecology*. A Wiley Interscience Publication. N.Y. 282 p.
- Willson, F.M. & B.J. Rathcke. 1974. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *Amer. Midl. Natur.* 92: 47-57.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. 718 p.