

Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie poligamo-dioica

Rosario Madriz y Nelson Ramírez

Centro de Botánica Tropical. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Los Chaguaramos, Apartado Postal 20513, Caracas 1041, Venezuela.

(Rec. 23-V-1995. Rev. 10-X-1995. Acep. 18-VII-1996)

Abstract: The reproductive biology of *Coccoloba uvifera* (L.) Jacq. (Polygonaceae) was studied in the Venezuelan coastal zone. Morphological and experimental analysis of floral traits indicated that *C. uvifera* had two flower types, based on stamens and pistil size. *C. uvifera* is polygamous - dioecious (monoecious, female and male individuals) at population level. Experimentally monoecious individuals were self - compatible, and a low proportion of fruit and seeds were produced by self - pollination. The number of flowers per inflorescence, fruits per infrutescence and fruit weight were higher in dioecious than in monoecious individuals. Pollination was done small insects, mainly hymenopterans. The pollination system is generalist according to insect visitation, frequency, pollen load and site of pollen transportation. Fruit are dispersed by bats. Apparently, the polygamous - dioecious condition in *C. uvifera* originated in a hermaphrodite ancestor and monoecism is an intermediate condition.

Key words: reproductive biology, monoecious, dioecious, breeding systems polygamous - dioecious.

Los sistemas reproductivos como la dioecia y la monoecia han sido considerados de origen secundario. Vestigios de órganos sexuales en individuos unisexuales, indican su origen vía hermafroditismo (Richards, 1986). La unisexualidad es así causada por la supresión de un sexo en una flor. Las bases genéticas de la determinación del sexo así como su expresión pueden ser controladas por cromosomas sexuales (Lloyd, 1975; Chattopadhyay y Sharma, 1991). Sin embargo, el control genético de la expresión sexual no parece ser suficientemente fuerte para vencer totalmente los efectos y modificaciones de la expresión sexual por el ambiente (Lloyd, 1975).

Recientemente, muchas hipótesis sobre la evolución de la dioecia en relación a la ecología de la polinización o dispersión han sido planteadas, presentando usualmente dos partes: una correlación y un mecanismo (Thomson y Brunet, 1990). Las correlaciones son filogenéticas: la dioecia es más frecuente

en plantas leñosas, con frutos carnosos dispersados por vertebrados frugívoros y poseen flores pequeñas e incospicuas, polinizadas por insectos no especializados o por viento. Los mecanismos involucran circunstancias ecológicas que favorecen a la dioecia a través de vías específicas como los modelos de selección sexual y la teoría de asignación de recursos. Bawa (1980) comparte esta idea y establece que la evolución de la dioecia no solo se debe a la presión selectiva que favorece la fertilización cruzada, sino que factores ecológicos como la asignación de recursos para las funciones masculinas y femeninas, selección sexual, dispersión de semillas, polinización y depredación pueden influir en la evolución de la dioecia.

La determinación del sexo en este tipo de plantas crea serios problemas, especialmente en especies donde el dioecismo y monoecismo están juntos; la condición de poligamia ocurre cuando los dos sexos pueden estar en diferentes plantas, en la misma planta o puede estar

representado por flores hermafroditas (Chattopadhyay & Sharma, 1991). Patrones claves en determinar los patrones evolutivos de la unisexualidad pueden estar asociados a la asignación diferencial de biomasa a las estructuras reproductivas, los sistemas de apareamiento y la polinización. *Coccoloba uvifera* presenta flores morfológicamente hermafroditas, pero posee sistemas sexuales combinados con plantas unisexuales, monoicas, y polígamas (Hoyos, 1978).

El objetivo de este trabajo fue determinar cuales son los factores que están asociados a la condición polígamo-dioica en *C. uvifera*, que correlaciones y mecanismos influyen sobre la evolución de la dioecia en esta especie y si hay diferencias en los caracteres reproductivos entre los individuos monoicos y unisexuales, lo que podría sugerir si la condición polígamo-dioica se presenta como un sistema estable o inestable.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en el Litoral Central, en el Paseo Macuto (10° 37' 14''; 66° 53' 51'') entre Maiquetia y Caraballeda, Municipio Vargas, Distrito Federal, a una altitud de 2 m sobre el nivel del mar, con una temperatura media de 26.3 °C y una precipitación media anual de 619.6 mm. Los individuos considerados en este trabajo proceden de una pequeña comunidad de árboles sembrados a lo largo del Paseo Macuto.

Sexualidad. La sexualidad de los individuos se determinó por observaciones directas en el período de floración. Se colectaron inflorescencias de los individuos dioicos y monoicos en alcohol al 70%, para definir la sexualidad de las flores.

Morfología floral. Se determinó la disposición, organización de las flores y tipo morfológico de las inflorescencias. Se determinaron en diez flores, el diámetro y el largo. En 15 inflorescencias con flores próximas a abrir se determinó la longevidad floral, antesis y producción de néctar. Un mínimo de 10 yemas florales se marcaron y al día siguiente se observó el número de flores abiertas en intervalos de 1/2 hora, continuando las observaciones el resto del día. En cinco estigmas se determinó el

área estigmática; para ello se realizaron observaciones en cámara clara.

Relación polen-óvulo y polinización. El número de granos de polen por flor se determinó de acuerdo al método de Lloyd (1965), para cada tipo sexual de flor. Un total de tres preparaciones por tipo sexual fueron realizadas y cinco conteos fueron realizados para cada muestra. La relación polen-óvulo se determinó con la información obtenida del número de flores masculinas/flores femeninas por inflorescencia, número de granos de polen /flor y el número de óvulos/flor en individuos monoicos y en individuos dioicos. Además en los individuos unisexuales, se consideró el número de individuos masculinos y femeninos según el método utilizado por Armstrong & Irvine (1989).

La carga de polen en 20 estigmas de 6 horas de antesis fueron teñidas con Cotton Blue en Lactofenol y observados al microscopio óptico; el número total de granos de polen y los tubos polínicos que se desarrollaron en cada estigma fueron cuantificados. El potencial germinativo del polen se determinó colocando los granos colectados en una solución del 15% de sacarosa, tomando al azar 100 granos y observando el número de granos germinados. El número de granos que pueden cubrir toda el área estigmática (carga máxima) se estimó utilizando la superficie proyectada del grano de polen y el área estigmática.

Polinización. Los insectos visitantes fueron colectados e identificados. La frecuencia de visitas durante un período de 6 días con un total de 12:00 horas, fue estimada para cada tipo sexual de planta. El número de granos de polen sobre cada parte del cuerpo (cabeza tórax, abdomen y patas) del agente visitante fue cuantificado por el método de Lloyd (1965) para el conteo de granos de polen por flor.

Proporción de estructuras abortadas. En un mínimo de 10 plantas, se determinó el número de flores por inflorescencia y frutos por inflorescencia en 100 inflorescencias y 100 infrutescencias. La proporción de flores hermafroditas, masculinas y femeninas fue determinada a nivel de inflorescencia. El número de óvulos por flor fue cuantificado por disección directa en 100 flores en antesis o en yemas bien

desarrolladas. El número de semillas por fruto fue en 100 frutos maduros.

Se determinó el peso de 40 frutos bien desarrollados, secados a 40° C durante 2-4 semanas. Igualmente se determinó el peso seco de las semillas. El largo y ancho de las semillas y frutos se determinó en 40 unidades. El peso seco de las flores se determinó en 20 flores en anthesis, las cuales fueron separadas en perianto, ovario y estambres; cada una de las partes fue pesada por separado para obtener la biomasa asignada a cada sexo y atracción (perianto). La comparación entre los caracteres asociados a plantas monoicas y plantas dioicas fueron comparadas con la prueba de T-Student.

Se estimaron las relaciones pericarpo/semilla, peso fruto/peso flor, peso semilla/peso flor, los niveles de flores-frutos abortados y semillas producidas. La relación pericarpo/semilla proporciona el costo total de producción del total de semilla promedio por fruto que es un estimado del costo de empaquetamiento de las semillas por fruto. El aumento en biomasa necesario para producir un fruto de una flor y el total de semillas por fruto de una flor viene dado por la relación entre peso fruto/peso flor y la relación peso semilla por fruto/peso flor respectivamente. Los procedimientos de cálculo realizados fueron tomados de Ramírez (1992).

Estrategia reproductiva. En 6 individuos unisexuales (3 masculinos y 3 femeninos) y en 3 individuos monoicos se realizaron las siguientes pruebas: **Polinización automática.** En individuos monoicos, el número total de yemas funcionalmente femeninas fueron contadas y aisladas en una bolsa de material sintético. **Autofertilización.** Para un mínimo de 10 flores por inflorescencia por individuo monoico, se seleccionaron yemas que iban a abrir el día siguiente y se aislaron en una bolsa de polinización. Al día siguiente se autofertilizaron las flores abiertas y se aislaron nuevamente. **Fertilización cruzada.** Para un mínimo de 10 flores por inflorescencia en individuos monoicos o pistilados, se seleccionaron yemas femeninas que iban a abrir al día siguiente. Se colocaron bolsas de polinización de la misma manera descrita anteriormente y al día siguiente fueron fertilizadas con polen de otros individuos. **Agamospermia.** Se escogieron inflorescencias con yemas femeninas las cuales

fueron aisladas. La producción de frutos por las plantas dioicas como las plantas monoicas, sometidas a polinización natural y polinización automática fueron comparadas con una prueba de Ji cuadrado.

Biología de la diseminación. Muestras secas y preservadas de los frutos fueron colectadas para su caracterización morfológica. Se realizaron observaciones en campo del comportamiento de los agentes de diseminación y se caracterizó el síndrome de dispersión.

RESULTADOS

Sexualidad y morfología floral. De un total 112 individuos se encontraron 53 individuos masculinos, 34 femeninos y 25 monoicos, con inflorescencias en forma de racimos, los cuales poseen flores pequeñas, verde amarillentas, morfológicamente hermafroditas. Sin embargo, tanto las flores femeninas como las masculinas en individuos unisexuales y monoicos, eran similares y presentaron vestigios de órganos sexuales del sexo opuesto. (Fig. 1).

Biología de la polinización. La longevidad de las flores fue de 1 día, con una máxima apertura floral y producción de néctar desde las 08:00 hasta las 12:00 horas. Los mayores valores en el número de granos de polen/flor y relación polen/óvulo corresponden a las plantas dioicas mientras que los menores corresponden a los individuos monoicos (Cuadro 1). El número de granos de polen encontrado sobre los estigmas de las flores funcionalmente femeninas de las plantas monoicas y plantas dioicas, corresponde a un promedio de 15 granos por estigma. El valor del área estigmática fue de 0.3546 cm² y del área del grano de polen de 2,73 X 10⁻⁴ cm². El número máximo de granos de polen que pueden cubrir el estigma se determinó en 1.298,9 granos por estigma. El porcentaje de polen germinado fue del 60%.

Siete especies de insectos sociales pertenecientes al orden Hymenoptera se encontraron visitando las flores de *C. uvifera* (Cuadro 2). *Nannotrigona testaceicornis*, *Trigona sp* y *Apis mellifera* tienen alta frecuencia de visitas (20, 8 y 6 individuos por hora, respectivamente). Las cargas de polen de estos insectos se distribuyen principalmente en patas

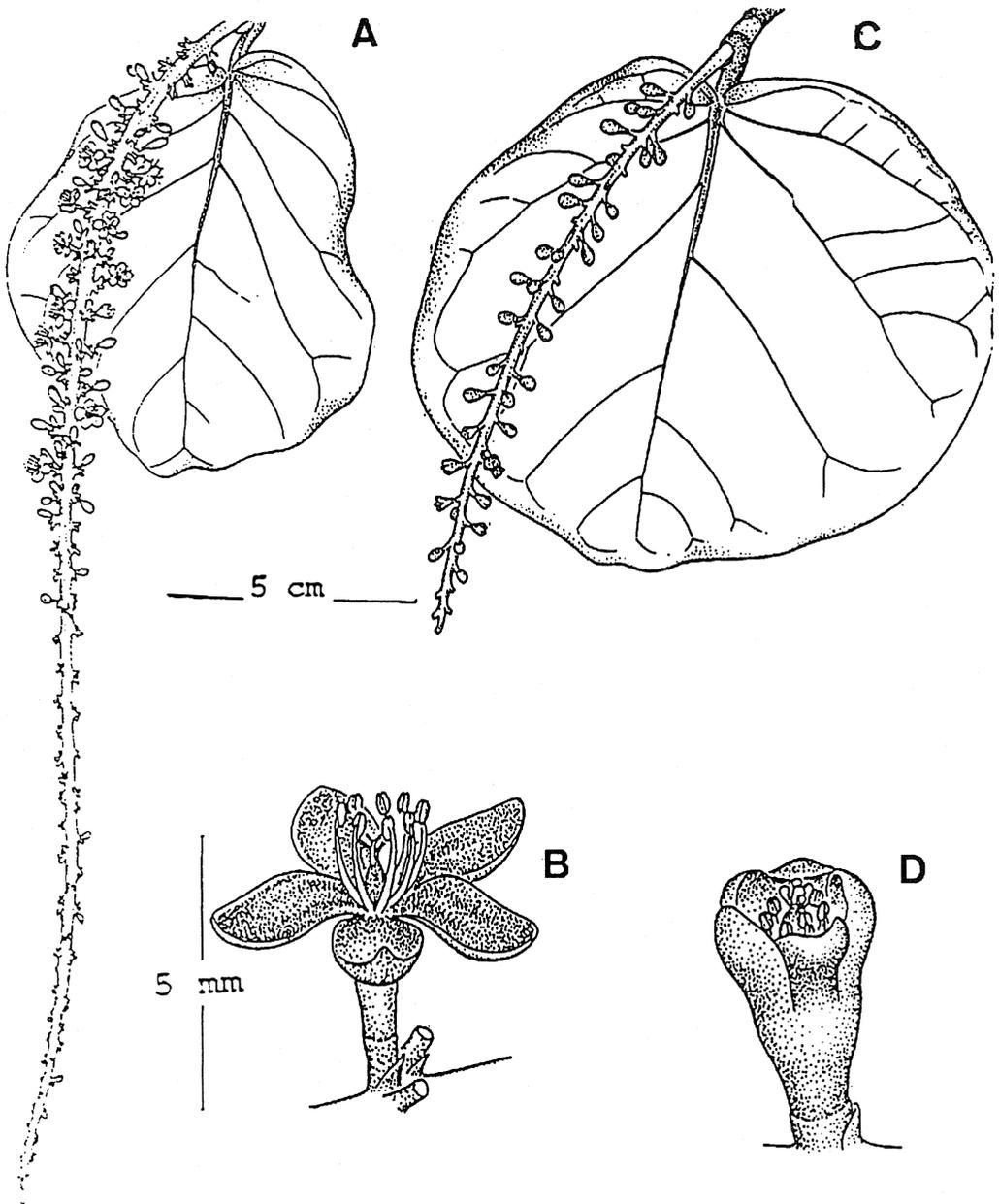


Fig. 1. Flores de *C. uvifera*. A. Inflorescencia masculina. B. Detalle de la flor masculina con estambres expuestos. C. Inflorescencia femenina. D. Detalle de la flor femenina con estambres vestigiales.

y abdomen, de tal manera que garantizan el contacto del polen con el estigma. *Polybia ignobilis*, *Polistes lanio weberi* y *Trigona fuscipennis* presentan baja frecuencia de visitas (4 individuos por hora) y muestran cargas de

polen distribuidas en varias partes del cuerpo, siendo principalmente transportadas en patas, tórax y cabeza en insectos pequeños y mayormente en la cabeza de los insectos de mayor tamaño (Cuadro 2).

CUADRO 1

Número de granos de polen, número de óvulos y relación polen/óvulo en *C. uvifera*

Sistema reproductivo	Flor ♂ Flor ♀	Ind ♂ Ind ♀	Nº de granos de polen/flor	Nº de óvulos/flor	P/O
Plantas monoicas	5.78	—	2640	1	15259.2
Plantas dioicas	2.47	1.55	4134	1	(*)15828.5

P/O: relación polen-óvulo

$$(*) = \frac{\text{Flor } \text{♂} \times \text{N}^\circ \text{ de granos/flor} \times \text{N}^\circ \text{ de individuos } \text{♂}}{\text{Flor } \text{♀} \times \text{N}^\circ \text{ de individuos } \text{♀}} \times \frac{\text{N}^\circ \text{ de óvulos}}{\text{flor}}$$

CUADRO 2

Especies polinizadoras, dimensiones del cuerpo y proboscis, carga total de granos, sitio de transporte y frecuencia de visitas

Orden Familia Especie	Largo del cuerpo (cm)	Largo de proboscis (cm)	Nº de visitas/h	Sitio de transporte	Nº de granos
Hymenoptera Apidae					
<i>Nannotrigona testaceicornis</i> (Lepetelier)	0.5	0.2	20	Patas	412
				Abdomen	100
				Total	512
<i>Trigona</i> sp.	0.8	0.2	8	Cabeza	250
				Tórax	550
				Abdomen	100
				Patas	500
				Total	1400
<i>Trigona fuscipennis</i> (Friese)	0.1	0.7	4	Cabeza	790
				Torác	100
				Abdomen	400
				Total	1290
<i>Apis mellifera</i> L.	1.2	0.2	6	Patas	375
				Abdomen	600
				Total	975
Hymenoptera Vespidae					
<i>Polibia ignobilis</i> (Holliday)	1.3	0.2	4	Cabeza	1000
				Torác	200
				Patas	150
				Total	1350
<i>Polistes lanio weberi</i> (Beguertt)	2.0	0.1	4	Cabeza	1550
				Torác	50
				Abdomen	100
				Patas	162
				Total	1862

CUADRO 3

Valores promedios de las características reproductivas de *C. uvifera* relativa a los sistemas de reproducción

Variables	Sistemas reproductivos		t-Student
	Monoico	Dioico	
	\bar{X} (DS)	\bar{X} (DS)	
	N = 100	N = 100	t
			1.09 (P<)
Flores ♂ /Inflor	156.81 (99.35)	185.4 (73.47)	14.12 (0.0001)
Flores ♀ /Inflor	27.2 (18.4)	79.9 (28.08)	36.22 (0.05)
Frutos/Infrut	11.17 (10.82)	30.07 (19.66)	8.42 (0.05)
	N = 40	N = 40	t
			2.01 (P<)
Peso Fruto (gr)	0.767 (0.0520)	80.84162 (0.0224)	1.68 (0.05)
Peso Semilla (gr)	0.4352 (0.0750)	0.46107 (0.0060)	1.41 (N.S)
Diámetro Semilla (cm)	1.06 (0.0112)	1.11 (0.0416)	1.39 (N.S)
Largo Semilla (cm)	1.73 (0.0278)	1.54 (0.0170)	5.68 (0.005)

D.S: desviación estándar

N.S: no significativo

Características reproductivas y proporción de estructuras abortadas. Los mayores promedios de flores masculinas/inflorescencia, flores femeninas/inflorescencia y frutos/infrutescencia corresponden a las plantas dioicas (Cuadro 3). Los valores de peso seco del fruto y el peso seco de la semilla, no mostraron diferencia significativa entre las plantas dioicas y monoicas (Tablas 3). La comparación de los valores promedio del largo y ancho de las semillas, destaca que las semillas de las plantas monoicas son más largas que las semillas de individuos unisexuales (Cuadro 3), mientras que las semillas de las plantas dioicas son más anchas. Esto explicaría que los frutos de los individuos dioicos son redondos mientras que los individuos monoicos presentan frutos en forma ligeramente alargada.

La comparación entre medias muestra que el peso promedio de las flores masculinas es menor aunque con mayor peso promedio en estambres (Cuadro 3). Las flores femeninas presentaron los mayores peso promedio en el perianto y el ovario (Cuadro 4). Las relaciones de biomasa fueron similares entre plantas monoicas y dioicas; solo el peso fruto por infrutescencia en dioicas fue aproximadamente tres veces mayor que el de plantas monoicas (Cuadro 5). Los pesos de las flores femeninas y masculinas así como el número de óvulos y semillas por inflorescencias fueron superiores en plantas dioicas. Los niveles de aborto y el porcentaje de semillas producidas fueron similares entre plantas monoicas y dioicas (Cuadro 5). Los valores de óvulos abortados, flores-frutos abortados y el porcentaje de semillas pro-

CUADRO 4

Valores de biomasa seca de las estructuras florales

Variables	Sexualidad		t-Student
	Flor ♀	Flor ♂	
	\bar{X} (DS)	\bar{X} (DS)	
	N = 20	N = 20	t 2.02 (P<)
Peso total/fl (gr)	0.00233 (1.17×10^{-7})	0.00171 (2.19×10^{-7})	5.74 (0.0001)
Peso perianto (gr)	0.00147 (1.23×10^{-8})	0.00112 (1.03×10^{-8})	4.59 (0.0005)
Peso ovario (gr)	0.000450 (9.63×10^{-9})	0.000165 (9.75×10^{-9})	9.16 (0.0001)
Peso estambres (gr)	0.0000155 (2.59×10^{-9})	0.000505 (1.31×10^{-9})	12.51 (0.0001)

D.S: Desviación estándar

ducidas fueron similares entre tipos sexuales (Tabla 5).

Estrategia reproductiva. Los índices de incompatibilidad y autofertilización muestran que los individuos monoicos, son autocompatibles (ISI = 0.9), mientras que los individuos dioicos son funcionalmente unisexuales y con fertilización cruzada (Cuadro 6). La proporción de frutos producidos por polinización automática fue relativamente mayor para las plantas monoicas, comparada con plantas ginoicas. La proporción de frutos producidos por fertilización cruzada difieren significativamente entre plantas dioicas y las monoicas ($\chi^2 = 6.64$, $P < 0.05$) y fueron independiente de la fuente de polen. No hay presencia de agamosperma.

Biología de la diseminación. El fruto de *C. uvifera* es un aquenio, rodeado por una parte carnosa que corresponde a los lóbulos del perianto (lo cual le da características de drupa),

morado a violeta oscuro cuando maduro. Por observaciones realizadas en campo y características del fruto, la dispersión de estos frutos parece ser realizada por murciélagos.

DISCUSION

La presencia de estambres vestigiales en flores femeninas de individuos monoicos y unisexuales indica que esta especie ha evolucionado del hermafroditismo hacia la dioecia, vía monoecia. Algunos investigadores han propuesto que la principal fuerza selectiva responsable de la evolución de la dioecia es el incremento de la fertilización cruzada con antecesores autocompatibles (Charlesworth & Charlesworth, 1978), y tal es el caso de *C. uvifera* la cual presenta altos índices de autocompatibilidad, inclusive los individuos monoicos producen frutos por polinización automática.

CUADRO 5

Valores promedios y variables estimadas de *C. uvifera*

Variables	Sistema reproductivo	
	Monoico	Dioico
Peso flores ♂ /infl (gr)	0.2681	0.3170
Peso flores ♀ /infl (gr)	0.0633	0.1745
Nº de óvulos/infl (gr)	27.12	74.90
Peso frutos/infl (gr)	8.57	25.30
Nº de semillas/infl	11.17	30.07
Peso semilla/fruto (gr)	0.43542	0.46107
Relación <u>peso fruto</u> peso flor	316.21	197.88
Relación <u>Pericarpio</u> semilla	0.7633	0.8253
% semillas abortadas	0	0
% óvulos abortados	0	0
% flores-frutos abortados	58.93	59.86
% semillas producidas	41.18	40.14

CUADRO 6

Resultados de las pruebas de polinización automática, fertilización cruzada, autofertilización y agamospermia en *C. uvifera*

Prueba	Donante x Receptor	Nº de flores	Nº de frutos	Nº de frut/fl
PA	Ginoica	360	0	0
FC	Androica x Ginoica	60	29	0.483
FC	Monoica x Ginoica	60	26	0.433
AG	Ginoica	60	0	0
PA	Monoica	120	7	0.058
AF	Monoica	60	20	0.366
FC	Monoica x Monoica	60	23	0.383
FC	Androica x Monoica	60	24	0.400
AG	Monoica	60	0	0

PA = Polinización automática
AF = Autofertilización
FC = Fertilización cruzada
AG = Agamospermia

C. uvifera es autocompatible, sin embargo, presentó una relación polen/óvulo(P/O) alta. De acuerdo a Cruden (1977), alta relación polen/óvulo ocurre en especies con fertilización cruzada. La elevada relación P/O en individuos autocompatibles contradice lo propuesto por Cruden (1977). Esta contrastante condición parece estar correlacionada con: 1) La elevada relación de flores masculinas a flores femeninas en los individuos monoicos y 2) con la etapa de transición en la evolución de la dioecia en *C. uvifera*. Los individuos monoicos tienen menor cantidad de granos de polen por flor que los individuos estaminados, lo que sugiere un cambio correlativo con el sistema de producción. Además, especies con pocos óvulos o monoóvuladas pueden presentar una relación P/O elevada, independientemente del sistema del apareamiento (Ramírez y Seres, 1994); el bajo número de óvulos por ovario podría estar favoreciendo la evolución de la dioecia, bajo un sistema de autofertilidad en *C. uvifera*.

La expresión sexual de *C. uvifera* muestra un dimorfismo sexual y genético; la relación de sexos es 1:1 y la ausencia de diferencias morfológicas vegetativas o del microhabitat entre

individuos masculinos y femeninos, sugiere una fuerte evidencia de una expresión sexual genética. Por otro lado la subdioecia y la poligamia usualmente resultan de una expresión sexual inestable en especies genéticamente dioicas y esta inconstancia sexual parece no estar bajo influencia ambiental (Chattopadhyay & Sharma, 1991). Como muchas inconstancias, estas pueden ser encontradas al mismo tiempo en un individuo o en una población (Richards, 1986). En *C. uvifera* están presentes tanto individuos monoicos como dioicos, por lo que un delicado balance entre los genes que determinan el sexo y patrones fisiológicos pueden estar jugando un papel importante en la expresión sexual de esta especie.

C. uvifera es polinizada por himenópteros (abejas y avispas), con proboscis pequeñas caracterizados como agentes polinizadores de vuelo relativamente corto, adaptados a las características morfológicas de las flores. Igualmente se observó que la hora de antesis y la producción de néctar está ligada a la hora de mayor frecuencia de visita de los polinizadores. La morfología floral observada en *C. uvifera* ratifica la correlación encontrada entre la dioecia y el síndrome floral, ampliamente descrito

de flores pequeñas inconspicuas o verdosas, no especializadas (Bawa & Opler, 1975; Muenchow, 1987; Fox, 1985; Bawa, 1993). Las plantas que presentan estas características florales son visitadas por insectos generalistas, especialmente abejas. La condición generalista es sugerida aquí porque fueron encontrados dos grupos de acuerdo al tamaño del insecto y a la región del cuerpo donde transportan más polen. Ambos modos de visitas, forma de transporte y grupo taxonómico de insecto sugiere que este sistema es generalista, además del carácter recolector de la mayoría de las especies visitantes. El sitio de transporte sobre el cuerpo del animal es muy importante para determinar la especificidad de un agente polinizador y discriminar el polen disponible para la polinización que el polen colectado.

La relación entre carga de polen y área estigmática puede servir para garantizar que el grano de polen aumente su probabilidad de contacto con el estigma. *C. uvifera* posee una alta viabilidad del polen (60%) y recibe un promedio de 15 granos por estigma. Esta cantidad es muy inferior a la carga máxima estimada (1.298,9), sin embargo parece satisfactoria. En especies uniovuladas se requiere de una baja carga de polen sobre el estigma para la producción de frutos (Armstrong & Irvine, 1989). Bawa (1980) sugiere que la reasignación de recursos en las flores masculinas por esterilidad femenina, en plantas dioicas, conlleva a un aumento en la producción de flores estaminadas con un incremento en la producción de polen y una mayor visita de polinizadores. La selección sexual también tiene su influencia en el reparto del gasto energético en las estructuras reproductivas de las flores de *C. uvifera*, lo cual se observa en la biomasa asignada tanto en flores masculinas como en flores femeninas (Thomson & Brunet, 1990). La mayor producción de flores masculinas por inflorescencia en individuos monoicos y unisexuales en *C. uvifera* parece estar asociada a su menor biomasa seca. Las flores masculinas invierten principalmente en las estructuras de atracción (perianto) y producción de polen (estambres), mientras que las flores femeninas hacen su mayor inversión en estructuras de producción de frutos y semillas (ovarios y óvulos). Un patrón similar ha sido encontrado en una especie dioica por Antos & Allen (1994), los cuales sugieren que los factores primarios que

influyen la evolución de la asignación reproductiva son la limitación del polen en masculinos y aprovisionamiento y dispersión de la progenie en femeninas. Es notorio que en *C. uvifera*, la evolución en la asignación de recursos a las flores morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente unisexuales, ocurre por el incremento en la función sexual opuesta.

Las plantas monoicas y dioicas de *C. uvifera*, pueden ajustar el número y el peso de flores femeninas y masculinas, y producir un número óptimo de flores por inflorescencia que maximiza su eficiencia. La división de funciones en las plantas unisexuales, reconocida por Darwin citado por Bawa (1980), es un factor importante en la evolución de la dioecia, relacionado a la asignación de recursos a cada función por separado. Esta situación se evidencia por: 1) los individuos femeninos de *C. uvifera* produce aproximadamente tres veces el peso total de frutos y semillas por infrutescencia que los individuos monoicos y 2) el número de flores femeninas por inflorescencia es aproximadamente tres veces el número de flores femeninas por inflorescencia de los individuos monoicos. Sin embargo, los pesos de las flores masculinas por inflorescencia son similares entre los individuos masculinos e individuos monoicos, lo que sugiere que los bajos pesos asignados a las funciones femeninas en individuos monoicos ocurre por las limitaciones que imponen la demanda de recursos por parte de la función masculina. Esto se ve reforzado por la asignación global en peso de las flores por inflorescencia de los individuos unisexuales, la cual es mayor a la asignación de los individuos monoicos.

Sutherland y Delph (1984), señalan que la función masculina determina el total de producción de flores y frutos en flores hermafroditas. Si aumenta la función masculina, el porcentaje de fruto es menor para las plantas hermafroditas y si aumenta la función femenina no hay diferencia entre el porcentaje de frutos producidos entre hermafroditas, monoicas y dioicas (Sutherland y Delph, 1984). Si la producción de frutos basado en la aptitud femenina son válidos, esta hipótesis puede ser aplicada a especies dioicas y monoicas. La limitación del número de flores y frutos producidos por los individuos monoicos de *C. uvifera* con respecto a los individuos unisexuales, puede ser debida al menor número de flores femeninas presentes

en las plantas monoicas. Sin embargo la eficiencia porcentual es similar entre plantas monoicas y ginoicas, lo que sugiere una estrategia reproductiva estable entre ambos sexos en la población.

La presencia de frutos carnosos (drupáceos) y dispersión por murciélagos en *C. uvifera*, confirma la hipótesis expuesta por muchos investigadores sobre la existencia de una relación entre dioecia, frutos carnosos y dispersión zoocórica (Bawa, 1980; Muenchow, 1987; Thomson y Brunet, 1990). La separación de las funciones reproductivas, en los individuos unisexuales de *C. uvifera*, hace que estas sean más exitosas, ya que la carga materna (producción de ovarios y frutos) es separada de la carga masculina (producción de estambres y polen), lo que se evidencia por una mayor producción de frutos por infrutescencia en las plantas dioicas. Esta alta inversión materna en frutos puede ser selectivamente ventajosa, lo que trae como consecuencia un aumento de la aptitud femenina, condición que favorece la dioecia con un incremento en el esfuerzo reproductivo (Thomson y Brunet, 1990). Por otra parte los frutos carnosos, son dispersados lejos del ambiente competitivo del parental a diferencia de la dispersión abiótica que disemina las semillas cerca de la planta madre (Murray, 1986; Bawa, 1980).

Finalmente, la evolución de la dioecia en *C. uvifera* del hermafroditismo vía monoecismo, permite aumentar la fertilización cruzada y la separación de las funciones masculinas y femeninas en *C. uvifera*, lo cual lleva a un reparto de la asignación de recursos, que permite un aumento de la aptitud masculina al poder aumentar la producción de flores y polen. Por otra parte, el aumento absoluto del número frutos por infrutescencia, se traducen un incremento en la aptitud femenina.

RESUMEN

La biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (L.) Jacq (Polygonaceae) fue estudiada en el Litoral Central de Venezuela. El análisis morfológico y los estudios experimentales demuestran que esta planta presenta flores morfológicamente hermafroditas, pero diferencias en el tamaño de estambres y gineceo permiten diferenciar dos tipos de flores: masculinas y femeninas; a nivel poblacional se puede establecer que esta especie es poligamo-dioica: individuos masculinos, individuos femeninos e individuos monoicos. Pruebas experimentales demostraron que esta

especie es autocompatible. Comparaciones de las características reproductivas de individuos monoicos y dioicos, fueron realizadas obteniéndose los mayores promedios de flores/inflorescencia, fruto/inflorescencia, semillas/inflorescencia y peso del fruto/inflorescencia en las plantas dioicas comparado con las monoicas. La caracterización de los mecanismos de polinización y dispersión, revela que esta planta es polinizada por pequeños himenóteros, principalmente abejas y avispas, considerando al sistema como generalista y la diseminación de los frutos es realizada por murciélagos. De acuerdo a los resultados anteriores, el dioecismo en *C. uvifera* ha evolucionado probablemente del hermafroditismo vía monoecismo.

REFERENCIAS

- Antos, J. & G.A. Allen 1994. Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis* a functional interpretation. *J. Ecol.* 82: 21-29.
- Armstrong, J.E. & A.K. Arvine 1989. Flowering, sex ratio, pollen-ovule, fruit set and reproductive effort of a dioecious tree *Myristica insipida* (Myristicaceae) in two different rain forest communities. *Amer. J. Bot.* 76: 74-85.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Syst.* 11: 15-40
- Bawa, K.S. & P.A. Opler 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 32: 673-76.
- Charlesworth, B. & D. Charlesworth 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *Am. Nat.* 112: 975-997.
- Chattopadhyay, D. & A. K Sharma 1991. Sex determination in dioecious species of plants. *Feddes Repert* 102: 1-2, 29-55.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-Ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plant. *Evolution* 31: 32-46.
- Fox, J.F. 1985. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. *Oecologia* 67: 244-249.
- Hoyos, J.F. 1985. Flora de la Isla de Margarita. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Texto, Caracas. 927 p
- Leppik, E.E. 1977. *Floral Evolution in Relation to Pollination Ecology*. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi. 164 p
- Lloyd, D.G 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb.* 195: 3-134.
- Lloyd, D.G. 1975. Breeding systems in *Cotula* L. III Dioecious populations. *New Phytol.* 74: 109-123.
- Muenchow, G.E. 1987. Is dioecy associated with fleshy fruit? *Amer. J. Bot.* 74 (2): 287-293.

- Murray, D.R. 1986. Seed Dispersal. Academic Press Australia 322 p
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. Acta Científica Venezolana 43. 167-177.
- Ramírez, N. and A. Seres, 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in Venezuelan tropical cloud forest. Plant. Syst. Evol. 190: 129-142.
- Richards, A.J 1986. Plant Breeding Systems. George Allen & Unwin (Publishers) Ltd. London. 529 p
- Ross, M.D. 1970. Evolution of dioecy from gynodioecy. Evolution 24: 827-828.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plant produce many more flowers than fruit: experimental test with *Agave mcklveyana*. Evolution 41: 750-759
- Thomson, J.D. & J. Brunet 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. Tree 5 (1): 11-16.