

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

BILOGIA FLORAL DE
ASTROCARYUM MEXICANUM LIEB. (PALMAE)

Tesis profesional

ANA LUCIA PEDROZA VIVANCO



C. R. E. D.
COMISIÓN DE EXÁMENES
PROFESIONALES
Y GRADOS

Febrero de 1982



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi más sincero
agradecimiento

Al doctor J. Sarukhán, por su dirección
y constante asesoría durante la elaboración de este
trabajo.

Al M. en C. Daniel Piñero, quien, junto
con el Dr. Sarukhán, hizo posible el inicio de este
estudio, por su valiosa dirección en el diseño experi-
mental y su cuidadosa revisión del manuscrito ori-
ginal.

A los miembros del Jurado : Dr. J. Saru-
khán, Dr. R. Dirzo, biol. A. Burques, M. en C. H. Quero Rico
y M. en C. Enrique González , por sus revisiones y
valiosos comentarios al trabajo.

Al Dr. S. Bullock, al M. en C. V-M. Toledo
y al pas. de biol. O. Chávez, quienes accedieron a revi-
sar y comentar el manuscrito final.

Al biólogo M. Martínez Ramos, por su

valioso apoyo y constantes sugerencias a lo largo de este trabajo.

Al M. en C. Enrique E. González, al Dr. E. Torquebiau, a la biol. Ana Mendoza y al señor Gabino Pérez García, por su ayuda en los trabajos de campo.

Expreso mi reconocimiento a:

Al Dr. C. G. Eickwort por la identificación preliminar de los insectos colectados, y por haber solicitado su identificación exacta a diversos especialistas:

Campbell, J. M., Biosystematics Research Institute, Agriculture Canada, Ottawa, Ontario, para la identificación de Phloeonomus near pumilio Sharp, Oxipoda sp, coproporus piceus Er., Coproporus hepaticus Grav. (Staphylinidae.)

Connell, W. A., University of Delaware, Newark, Delaware, por la identificación de Mystrops sp y Coleopterus sp (Nitidulidae).

Eickwort, C. G., Cornell University, Comstock Hall, Ithaca,

New-York, por la identificación de Trigona mosquito

Smith y Trigona frontalis Friese. (Apidae).

Hoebeke, E. R., Cornell University, por la identificación de Philontus spp, Belonchus sp y Aleocharinae sp1, (Staphylinidae.).

Howden, A. T., Carleton University, Ottawa, Ontario, Canada, por la identificación de Phyllotrox sp (Curculionidae.).

Kim, K. C., Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania por la identificación de Sphaeroceridae: Mesosphaerocera guttula (Richards) (Dipterae).

Johson, N., Ohio State University, Columbus, Ohio, por la identificación de Encyrtidae sp 1. (Hymenopterae).

Robinson, W. H., Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia, por la identificación de Phoridae: Dohniphora sp (Dipterae).

Sobrosky, C. W., Systematic Entomology Laboratory, U.S. D. A., Washington D. C., por la identificación de Sphaeroceridae: Leptocera sp (Dipterae).

Al Dr M. A. Morón, por la identificación

de Orthophagus sp, Chlorotha cincticollis y Ciclocephala sp(Scarabeidae), y por la identificación de morfoespecies para los conteos.

Al M.en C.E.González por las identificaciones preliminares en el campo.

A la biol.P.Ponce por su ayuda en la medición del polen de A.mexicanum.

Al Dr León Cázares , al M.en C.L. Pinzón y al Dr Cárabes , por haberme facilitado material fotográfico y de laboratorio.

Al señor C.M.Rojas por la elaboración de los dibujos.

Quiero agradecer también a todos los integrantes del Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM su compañerismo y colaboración, al personal de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" su valiosa ayuda.

Por último, agradezco al Dr G.Senzier la cuidadosa elaboración del manuscrito final de este trabajo.

INDICE	pág.
Antecedentes y objetivos	2
Introducción	4
Area de estudio	15
Morfología floral de <u>A. mexicanum</u>	20
Biología floral y polinización	
Introducción	30
Metodología	37
Resultados y discusión	
*Desarrollo de la espata	40
*Secuencia fenológica de floración	46
*Temperaturas	60
*Polinizadores	65
Fenología floral de la población	
Introducción	79
Metodología	82
Resultados y discusión	83
Mecanismos de cruce	
Introducción	94
Metodología	101
Resultados y discusión	
*Polinizaciones controladas	101
*Exclusión selectiva	106
*Sistemas de cruzamiento	111
Conclusiones	117
Bibliografía	121

ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

En el Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la U.N.A.M. se ha formado un grupo de trabajo bajo la dirección del Dr José Sarukhán K. en el que se estudian los mecanismos de regulación de especies arbóreas en comunidades contrastantes del País.

El motivo de este trabajo surge dentro del estudio de la autoecología de la palma Astrocaryum mexicanum Lieb, especie del estrato inferior de la Selva Alta Perennifolia en la región de "Los Tuxtlas", Ver.

Sobre esta palma se han realizado diversos trabajos, que se refieren tanto a aspectos poblacionales como a la comunidad donde se desarrolla. Entre ellos se pueden citar: Martínez, 1980; Mendoza, 1981; Piñero, Sarukhán y Gonzalez, 1977; Piñero, 1979; Piñero y Sarukhán, 1981; Piñero, Sarukhán y alberdi, 1981; Sarukhán, 1978, 1980; Vite (en preparación).

ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

En el Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la U.N.A.M. se ha formado un grupo de trabajo bajo la dirección del Dr José Sarukhán K. en el que se estudian los mecanismos de regulación de especies arbóreas en comunidades contrastantes del País.

El motivo de este trabajo surge dentro del estudio de la autoecología de la palma Astrocaryum mexicanum Lieb, especie del estrato inferior de la Selva Alta Perennifolia en la región de "Los Tuxtlas", Ver.

Sobre esta palma se han realizado diversos trabajos, que se refieren tanto a aspectos poblacionales como a la comunidad donde se desarrolla. Entre ellos se pueden citar: Martínez, 1980; Mendoza, 1981; Piñero, Sarukhán y Gonzalez, 1977; Piñero, 1979; Piñero y Sarukhán, 1981; Piñero, Sarukhán y alberdi, 1981; Sarukhán, 1978, 1980; Vite (en preparación).

Durante la fase de reproducción de A. mexicanum un paso demográficamente importante se da entre las etapas de óvulo y semilla. Para estudiar los procesos que ocurren en este lapso, así como sus posibles implicaciones en la ecología de poblaciones de la palma, se planteó conocer como primer paso la biología de la polinización.

Este trabajo se orienta hacia esta meta, con los siguientes objetivos:

- ✓ a) La fenología de la floración de A. mexicanum
- ✓ b) Los eventos que ocurren en la inflorescencia desde su apertura hasta la senectud.
- ✓ c) La identidad y las características de los vectores de polinización.
- ✓ d) En caso de ser polinizadores dichos vectores, los posibles atractivos que encontramos en las inflorescencias. (rewards?)
- ✓ e) Algunos aspectos de los mecanismos de cruce.

I N T R O D U C C I O N

La reproducción es una fase importante dentro del ciclo de vida de una planta, en la cual las flores actúan como unidades reproductivas funcionales. (Marcior, 1971).

Las flores son estructuras especializadas, con estambres que portan polen y carpelos que portan los óvulos, ambos separados por una barrera espacial que puede variar según la distribución del sexo en las diferentes especies. (Percival, 1969). En el caso de la familia de las palmas, esta variabilidad resulta de especial interés, por la gran diversidad de tipos existentes. (ver Moore, 1973).

El salvar esta barrera y lograr una fertilización de los óvulos requiere de la polinización: "con los dátiles hay que llevar el macho a la hembra, ya que es el macho la causa de que el fruto persista y madure." (Teofrasto, 373-287 antes de Cristo, citado por Proctor y Yeo, 1973).

Según apunta Grant (1951), cuando las flores son incapaces físicamente de fertilizar sus propios óvulos, necesitan de un vector de polinización.

Se considera por otra parte que existe un desarrollo floral en relación a la polinización, de manera que las plantas han llegado a adaptarse a las características de sus polinizadores a través del mecanismo de la selección natural. (Grant, 1975; Faegri y Van der Pijl, 1971).

Autores como Stebbins (1950) consideran la flor como una estructura altamente integrada y con partes tan precisamente ajustadas que no es posible pensar en características aisladas, sino más bien en síndromes de características que se encuentran funcionalmente interrelacionados.

Existen tres formas principales de transferencia de polen de una planta a otra: la polinización por ^①viento, la polinización por ^②animales y la polinización por ^③agua. En este estudio se discutirán brevemente las características de las

flores polinizadas por el viento y por insectos (coleópteros), dado que en las palmas encontramos especies anemófilas y entomófilas. (ver Schmid, 1970).

Las flores polinizadas por viento presentan una tendencia a estar agrupadas en densas inflorescencias. Generalmente, tienen perianto reducido, estigmas grandes, gran producción de polen, pocos óvulos y separación de sexos ya sea en diferentes inflorescencias o en diferentes individuos. (Stebbins, 1974).

En contraste, en las plantas polinizadas por animales, se encuentran unas características tales como presencia de guías de néctar, polen y néctar poco accesibles, perianto generalmente grande y conspicuo, y polen con gravaduras, pegajoso y de tamaño variable.

Existe pues una relación de adaptación entre la flor y el insecto ahí donde la polinización cruzada depende de la actividad polinizadora de insectos y vertebrados que llegan a la flor atraídos por la presencia de alimentos, u otras

sustancias químicas, o en busca de sitios de cópula y ovoposición, o bien engañados por conformaciones morfológicas.

El estudio de la ecología de la polinización data de hace más de doscientos años (Marcior, 1971). Desde los trabajos de Miller (1724-1731) y Kölreuter (1761-1766), se considera los insectos "necesarios" en la polinización de ciertas plantas y los estudios sistemáticos se inician con las aportaciones de Sprengel (1793), Darwin (1876), Müller (1881) y Knuth (1898-1908). (citado por Proctor y Yeo, 1973).

Tradicionalmente estos estudios se enfocaban en función de la biología floral mediante la descripción de categorías morfológicas florales relacionadas a los tipos de sus polinizadores con base en una convergencia evolutiva de la forma con su función, o bien hacia estudios de diversidad o especificidad de los polinizadores. (Marcior, 1971).

Para poder conocer la dinámica del

mecanismo de la polinización se necesita estudiar tanto la biología floral como las actividades de polinización de los insectos.

El término antecología o ecología de la polinización es utilizado en 1937 por Robertson al referirse al estudio de las interacciones entre los animales antófilos y las flores visitadas por ellos, así como a la biología de la polinización de las flores a través de vectores como viento o agua. (Baker y Baker, 1975).

Sin embargo, hace solo cincuenta años que la antecología empieza a desarrollar conceptos con base en estudios analíticos de cuantificación de las observaciones (Marcior, 1971), así como en un mayor uso de experimentos.

Los estudios clásicos de polinización en palmas consideran a éstas en su mayoría polinizadas por viento. Sin embargo, en la actualidad se las considera tanto anemófilas como entomófilas.

Schmid(1970)compila los trabajos de polinización en palmas desde los de Federico Delpino(1870), quien toma a muchas de ellas como ejemplo de la inflorescencia inmóvil dentro de las anemófilas, hasta el Curso de Botánica Reproductiva por la Organización de Estudios Tropicales en 1968, donde se las considera como anemófilas, aunque exhibiendo alguna entomofilia.

Según apunta el mismo Schmid, estas consideraciones se basaban en características del grupo de las palmas que coinciden con el síndrome de anemofilia, tales como la producción de una gran cantidad de flores, la ausencia de partes vistosas y colores vivos, la frecuente carencia de fragancia floral y/o de néctar, un perianto más bien pequeño, la exposición prominente de anteras y estigmas, la producción de grandes cantidades de polen, a menudo suave, fino y ligero, así como la producción de pocos óvulos por flor.

Sin embargo, desde los estudios de

Knuth(1904,1905,1909)existían antecedentes para considerar a las especies de palmas como entomófilas. Este autor, en sus estudios en el Jardín Botánico de Bogor, considera a la mayoría de las palmas como parcialmente entomófilas.(citado por Schmid, 1970).

Uhl y Moore(1977)consideran que los estudios modernos de polinización en palmas datan de los trabajos de Read(1967,1975)en Thrinax parviflora, Mitchel(1967) en Cocos nucifera, y Essig(1973) en su estudio de la polinización de algunas palmas de Nueva Guinea, Nypha fructicans, Hydriastele microspadix y Ptychosperma macarthurii.

Por su parte, Essig(1971)considera que la fenología del proceso de la polinización en palmas se analiza por primera vez en el trabajo de Schmid (1970)sobre la biología reproductiva de Asterogyne martiana.

Essig(1973)propone la existencia de cuatro estrategias de polinización en palmas:

a) Palmas con flores polinizadas por viento, donde agrupa a Phoenix spp, Thrinax spp (Read, 1967; 1975), Cocos nucifera (Menon y Pandalai, 1958), Areca catechu (Murthy y Bacappa, 1961), Elaeis guineensis (Hartley, 1967). *Correct?*

b) Palmas con flores polinizadas por insectos, protándricas y que permiten a los visitantes alimentarse con polen y néctar, los cuales son atraídos alternativamente hacia las flores masculinas y femeninas, ya sea por el néctar en ambas, o bien por el néctar en las masculinas. Incluye en este apartado a Asterogyne martiana (Schmid, 1970) Ptychosperma carthurii (Essig, 1973) Archontophoenix spp (Skutch, 1932), todas ellas con una secuencia fenológica similar, producción de néctar, protándricas, y con el mismo tipo de visitantes (moscas o abejas).

c) Palmas con flores polinizadas por insectos, protogíneas, que permiten alimentación y apareamiento, sin producción de néctar en las flores masculinas ni femeninas, las cuales presentan floración masiva.

En este grupo la polinización se realiza al pasar los visitantes (pequeños escarabajos), que se alimentan de polen, de una inflorescencia en ántesis masculina a una inflorescencia en ántesis femenina. Comprende Bactris spp (Essig, 1971) e Hydriastele microspadix (Essig, 1973).

d) Palmas protogíneas visitadas por insectos (moscas) en las que los ejes de las inflorescencias proporcionan sitios para el desarrollo de insectos inmaduros, quienes se cubren de polen al emerger como adultos y salir para buscar un nuevo sitio de oviposición. Es el caso de Nypha fructicans (Essig, 1973).

Uhl y Moore sugieren, basándose en las observaciones de campo de Moore (1973, datos no publicados), que la mayoría de las palmas está polinizada por insectos, como lo indican las superficies internas coloreadas de las brácteas y su ocurrencia en habitats donde prevalecen condiciones de muchas precipitaciones y poco viento, así como la presencia de nectarios y otras estructuras generalmente aso-

ciadas a entomofilia. En estos trabajos destacan seis géneros de palmas en los que se manifiesta alguna relación con insectos, aun en las polinizadas por viento. (ver tabla 1)

Las observaciones más recientes se han hecho en Salacca edulis (Mogea, 1978) que presenta un caso similar al de Asterogyne martiana, Bactris guineensis y B. major (Essig, 1971). B. major está muy relacionada a la palma que nos ocupa: ambas son cocosóides y por sus características pueden colocarse dentro del grupo de palmas asociadas con insectos (pequeños coleópteros) quienes son atraídos por el polen y los tejidos carnosos de las flores masculinas, y aparentemente no producen néctar.

Existen antecedentes de observaciones de la polinización en Astrocaryum mexicanum Lieb, llevados a cabo por Delgado, González, Piñero y Toledo (datos no publicados), quienes encontraron que las inflorescencias de dicha palma estaban visitadas por gran cantidad de insectos, entre ellos varias especies de trigonas.

Tabla .- 1 Resumen de la correlación entre inflorescencias, estructura y anatomía floral con el sistema de polinización en algunas palmas. Tomado de Uhl y Moore, 1977. (*) = Clasificación de Moore, 1973 que no corresponde a categorías taxonómicas.

GENERO	GRUPO	FLORES	POLINIZACION	MECANISMOS
<i>Thrinax</i>	coryphoide	perfectas	viento	Rápida puesta en marcha de las raquillas; taninos en raquillas, perianto y ovulos; rafidios en el estilo.
<i>Phoenix</i>	phoenicoide	dióicas	viento	Profila y periantos gruesos; flores pistiladas imbricadas; taninos alternando con fibra en los periantos; rafidios en los periantos; óvulo recubierto de taninos; esclereidas en los estilos.
<i>Nypa</i>	nypoide	monóicas	moscas (<i>Drosophilidae</i>)	Crecimiento alométrico en carpelos y filamentos; taninos en los periantos, recubriendo y entre los carpelos y conectivos; rafidios en los pétalos de las flores pistiladas
<i>Ptychosperma</i>	arecoide	monoicas	abejas (<i>Nomia</i>)	Nectarios en flores estaminadas y pistiladas; sépalos de las pistiladas extremadamente imbricados, con taninos, fuertemente esclerenquimáticos y con rafidios; grandes células taniníferas en óvulos, conectivos y en los pistilos en la antesis.
<i>Bactris</i>	bastroide	monóicas	escarabajos (<i>Curculionidae</i>)	Sépalos y pétalos de las flores estaminadas con una hilera interna de rafidios alternando con capas fibrosas; flores pistiladas fuertemente fibrosas y con taninos alrededor del canal estilar.
<i>Asterogyne</i>	geonomoide	monóicas	moscas (<i>Syrphidae</i>)	Flores pistiladas inmersas en la médula con taninos sólo en la parte distal de los pétalos, estilos y estigmas, dispersos en el receptáculo y protegiendo a los óvulos; rafidios en el tubo pétalo-estaminoidal; flores estaminadas con taninos en los conectivos, receptáculo, pistiloide y en la parte distal de los pétalos; rafidios en el tubo del androceo.

Area de estudio.

Este estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la U.N.A.M. La Estación está localizada en la ladera este del Cerro del Vigía, aproximadamente en el kilómetro 35 de la carretera Catemaco-Montepío, en el estado de Veracruz, entre los $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ de longitud oeste y los $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ de latitud norte. (ver figura 1.).

Por la carencia de datos climatológicos para la Estación de Biología, los datos de clima provienen de la Estación Meteorológica de Coyame, Ver. Según el análisis realizado por Soto (1976) en la región de "Los Tuxtlas", el clima de la Estación corresponde al tipo $AF(m)w'(e)g$, siguiendo la clasificación climática de Köppen modificada por García (1974). Dicha clasificación corresponde a un clima cálido-húmedo con una temperatura media anual superior a $22^{\circ}C.$, con lluvias todo el año, concentradas en el verano y el otoño (junio-

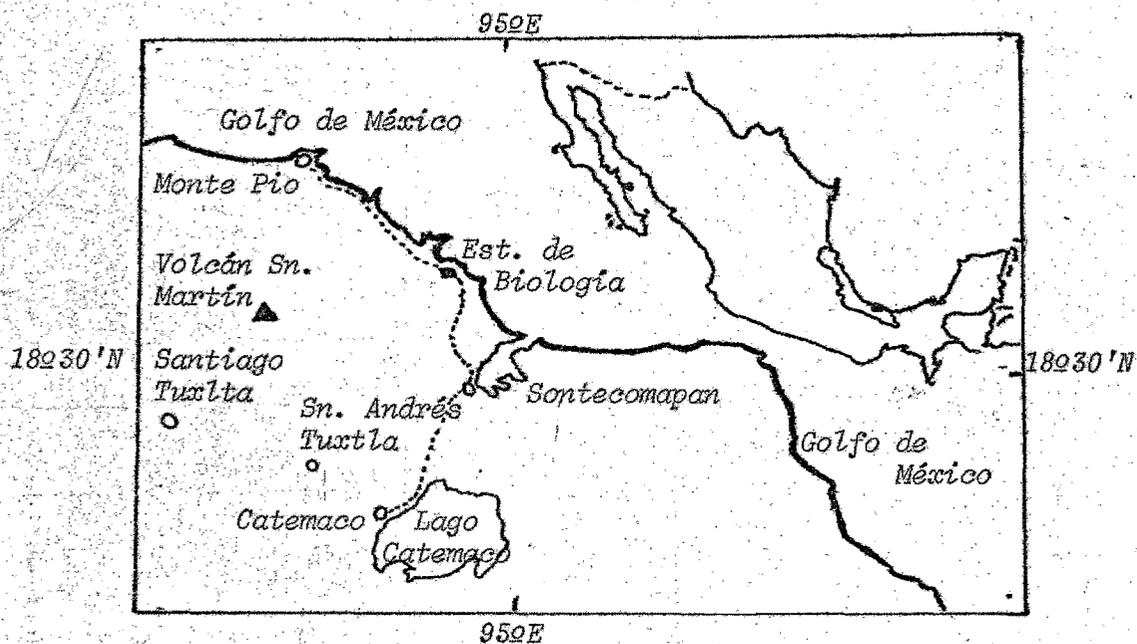


figura 1 .- Localización geográfica de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. (Tomado de Piñero *et al*, 1977).

noviembre), dejando un periodo de sequía relativa en los meses de abril y mayo. Asimismo se presentan precipitaciones invernales en los meses de diciembre a marzo. La precipitación promedio anual es de aproximadamente 4500mm. Se observa una diferencia de temperatura de 7 a ^{??}14°C entre el mes más frío (enero-febrero) y el mes más caluroso (mayo). (ver figura 2).

El tipo de vegetación predominante en la región de "Los Tuxtlas" es de Selva Alta Perennifolia (Pennington y Sarukhán, 1968), según la clasificación de tipos de vegetación de Miranda y Hernández X., y ha sido descrito por varios autores, entre ellos Flores (1971), Piñero et al (1977), Sarukhán (1968), Sousa (1968).

En esta selva pueden delimitarse tres estratos arbóreos: el superior, de 20 a 35 m; el medio, de 10 a 20 m, y el inferior, menor de 10m. En el estrato superior se encuentran especies como Nectandra ambigens, Poulsenia armata (Moraceae);

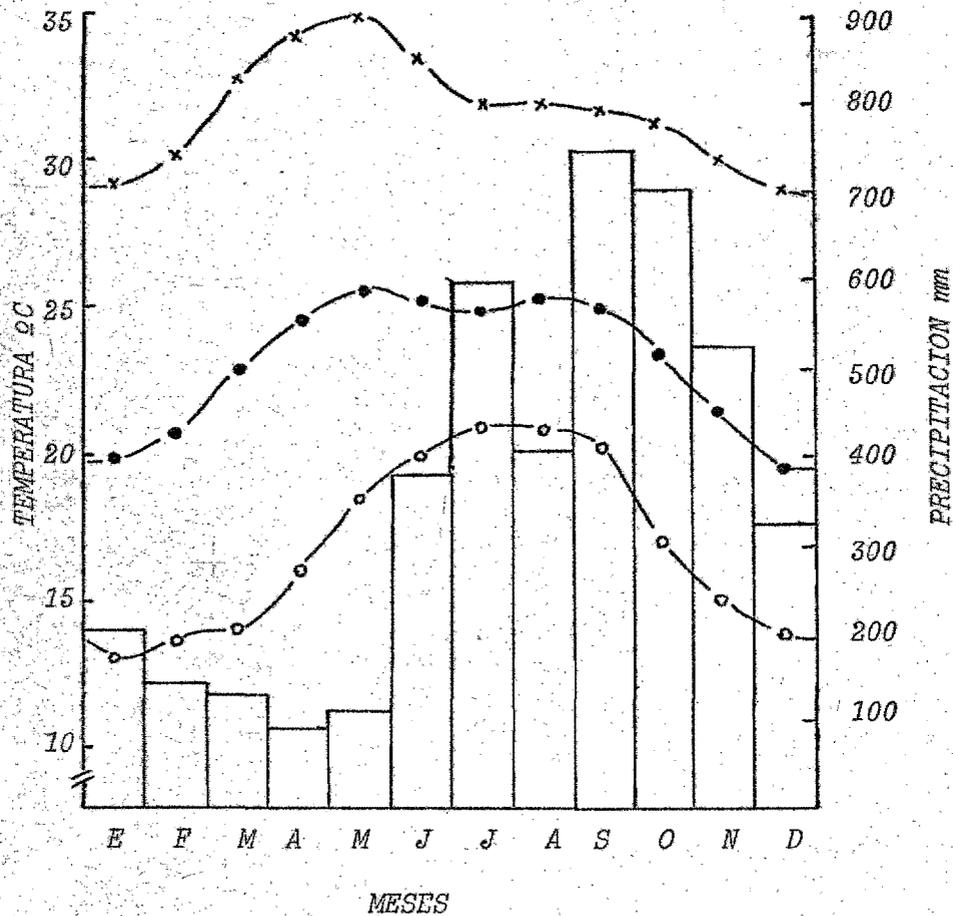


figura 2 .- Climograma de la estación meteorológica de Coyane, Ver. situada aproximadamente 25 Km. al sur de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Las barras representan la precipitación media mensual. (x) Temperatura máxima promedio mensual. (*) Temperatura media promedio mensual. (o) Temperatura mínima promedio mensual. (Datos en García, 1964).

Omphalea cardiophylla(Euphorbiaceae); Dussia mexicana(Leguminosae); Brosimum alicastrum(Moraceae) y Phithecelobium arboreum(Leguminosae).

El estrato medio se encuentra formado principalmente por árboles de Pseudolmedia oxyphyllaria(Moraceae); Quararibea funebris(Bombacaceae); Croton glabellus(Euphorbiaceae) y Stemmadenia donnell-smithii(Apocinaceae).

El estrato inferior está caracterizado especialmente por la abundancia de Astrocaryum mexicanum(palmae), además de otras palmas como Geonoma mexicana y árboles como Faramea occidentalis(Rubiaceae) y Trophis racemosa(Moraceae). Con frecuencia también se encuentra el bejuco Salacia megistophylla(Hippocrataceae). (Piñero et al, 1977.).

Morfología floral de Astrocaryum mexicanum Lieb

Astrocaryum mexicanum es una palma cocosóide característica del estrato inferior de la Selva Alta Perennifolia en "Los Tuxtlas", Ver. (Piñero et al, 1977; Sarukhán, 1978). La palma está armada con fuertes espinas y tiene tallos solitarios que portan hojas paripinnadas de contorno denticulado con peciolo redondeado abaxialmente y acanalado abaxialmente, deciduos por una zona de abscisión.

A. mexicanum presenta de una a varias inflorescencias interfoliarias, constituidas por un sistema elaboradamente ramificado de pedúnculos, brácteas y raquillas (ejes que portan las flores). (1)

 (1) La inflorescencia típica de una palma es una unidad axilar compuesta de un pedúnculo único con una base (hipopodium) que abraza parcialmente el tronco, de una profila bicarinada, y generalmente de una a varias brácteas pedunculares nacidas en el pedúnculo mismo. El pedúnculo puede ser espicado, pero más a menudo porta de pocas a muchas ramas de uno o más órdenes en las cuales se encuentran las flores. Cada rama, grupo de flores y flor individual están sostenidos por una bráctea. En las palmas cocosóides monóicas las flores forman triadas de una flor femenina y dos masculinas. (Fisher y Moore, 1977).

Cada inflorescencia mide de 15 a 30 cm. de largo y porta de 35 a 90 raquillas. El largo pedúnculo sustenta una profila corta incluida en la vaina de la hoja y abierta en el ápice, así como una bráctea estéril cimbiforme(1), fibrosa y persistente que encierra la inflorescencia inmadura y que se abre abaxialmente en la antesis de esta última(Moore, 1973).

Las flores son unisexuales y dimórficas, y están colocadas en depresiones de las raquillas. Las flores femeninas conforman triadas con dos flores masculinas que se localizan en la base de las raquillas. Las flores masculinas a su vez pueden colocarse tanto en las triadas de la base de las raquillas como a lo largo de éstas, en una disposición espiral. La implantación de las raquillas describe asimismo una espiral sobre el eje principal.

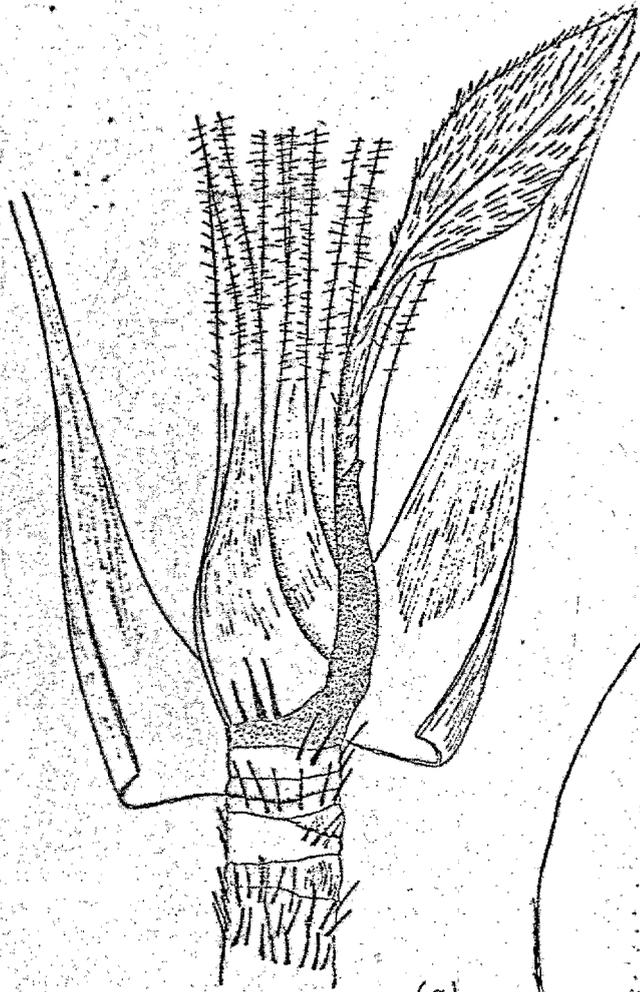
(1) en forma de "barquilla". (P. Font Quer, 1977.).

Las flores femeninas son asimétricas y presentan un cáliz de tres sépalos connados en una cúpula de tres lóbulos, tres pétalos connados con ápices breves, seis estaminodeos dentiformes, pistilo trilocular con tres óvulos unidos lateralmente, tres estilos anatómicamente distintos y tres estigmas recurvados y a menudo grandes en la ántesis. (1). (Moore, 1973).

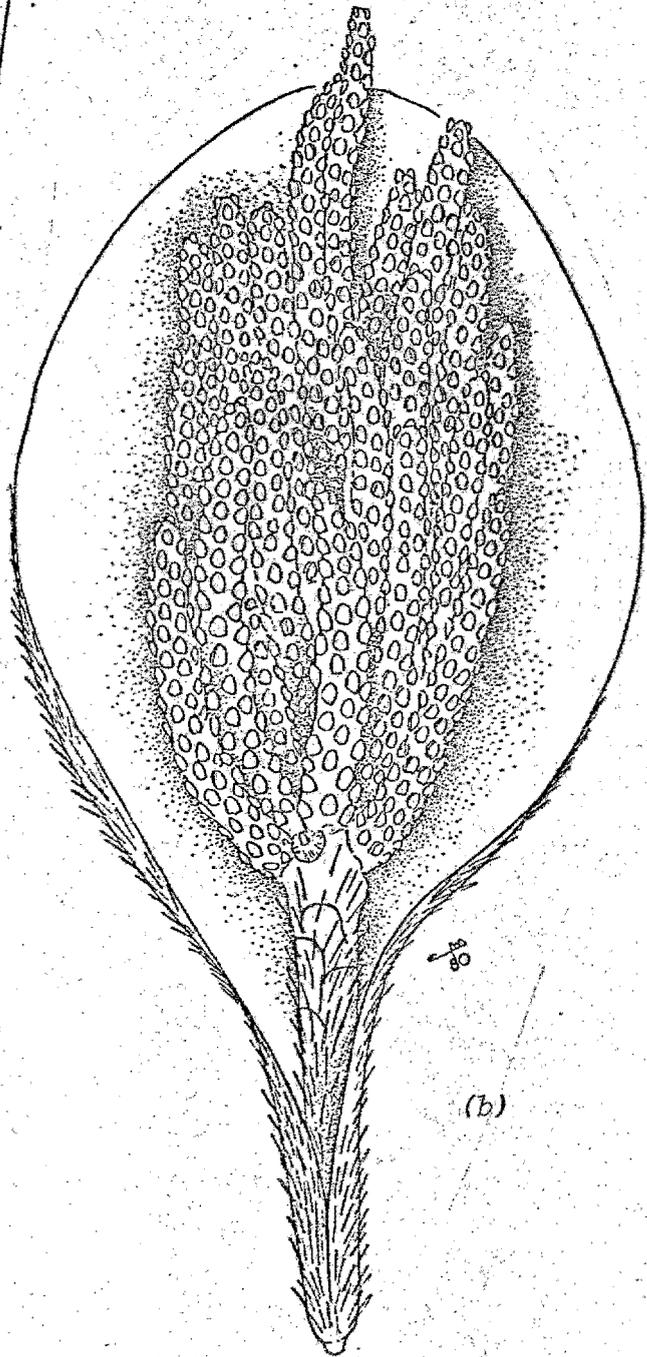
El perianto de las flores masculinas consta de tres sépalos imbricados y tres pétalos valvados. El androceo tiene seis estambres lineares de dehiscencia longitudinal. El polen de Astrocaryum mexicanum es monocarpado, algunas veces trisulcado, con extexina verrucosa, y mide 44.5 ± 2 micras de eje mayor y 34.17 ± 16 micras de eje menor. (ver fig.3)

(1) "ántesis" : del griego anthein, florecer. Tomado del inglés "anthesis" en la acepción de tiempo de floración o floración total de una flor. Faegri y Van der Pijl (1976) lo utilizan como exposición de anteras y estigmas a la polinización, sin que esto implique receptividad femenina o masculina. En adelante utilizaremos el término en este sentido.

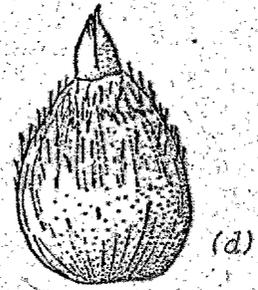
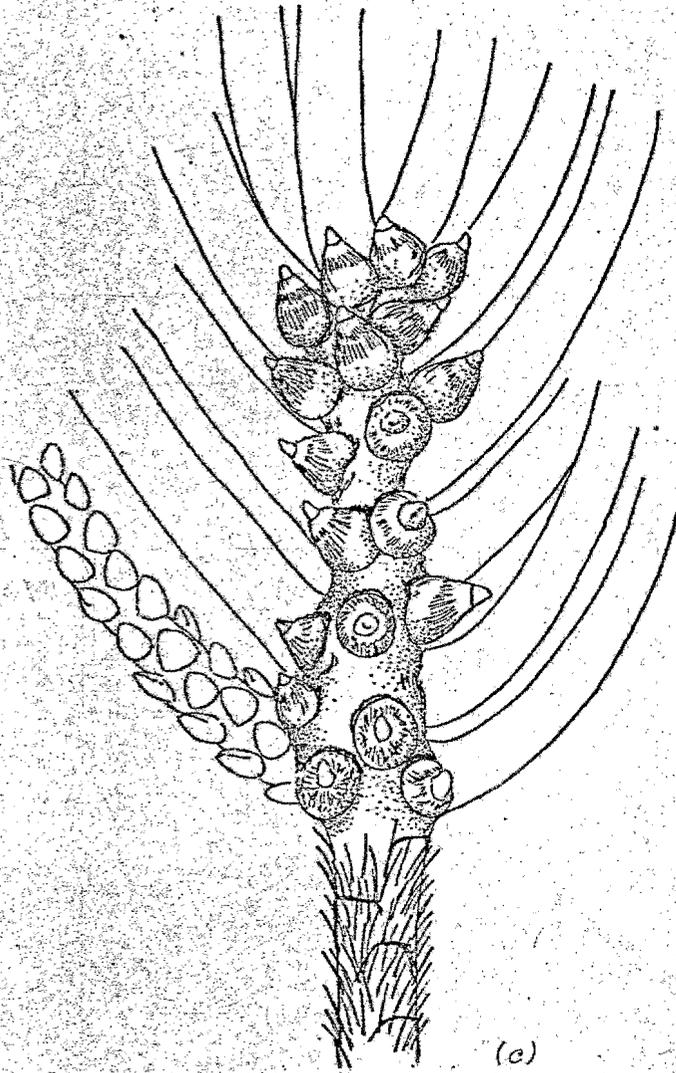
figura 3.- Inflorescencia de Astrocaryum mexicanum Lieb.
(a) Localización interfoliar de la inflorescencia. (b) Vista de la cara abaxial de la espata abierta dejando ver una inflorescencia de primer día. (c) Eje de la inflorescencia dejando ver las flores femeninas en disposición espiral, habiendo sido cortadas las raquillas y retiradas las flores masculinas de las triadas. (d y e) Flor femenina. (f) Apéctico de una raquilla de una inflorescencia recién abierta. (g, h e i) Flor masculina. (j) Corte de grano de polen de A. mexicanum. (fotografía Dr. Cárabes.) (k) Granos de polen (fotografía Dr. León Cazares).

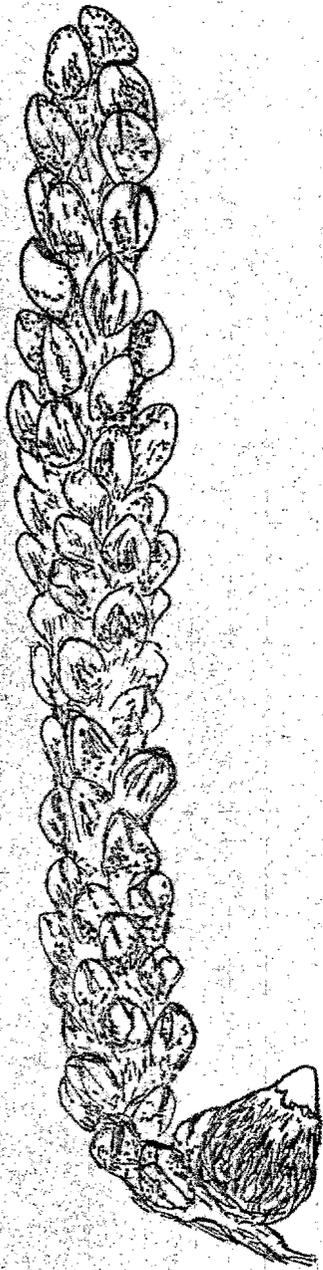


(a)



(b)





(f)



(g)



(h)



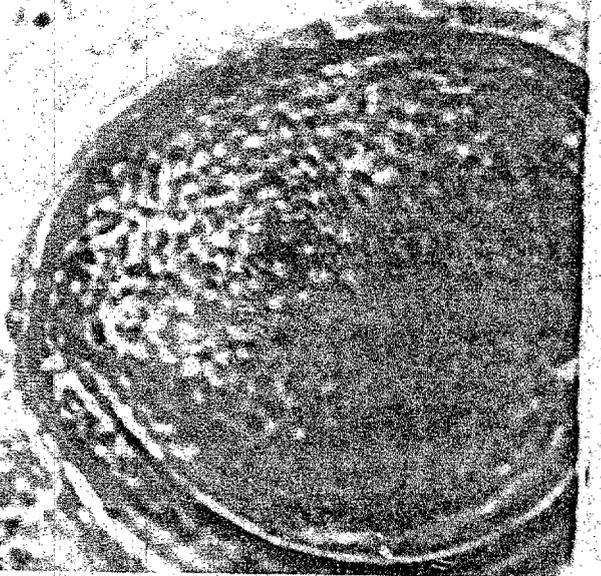
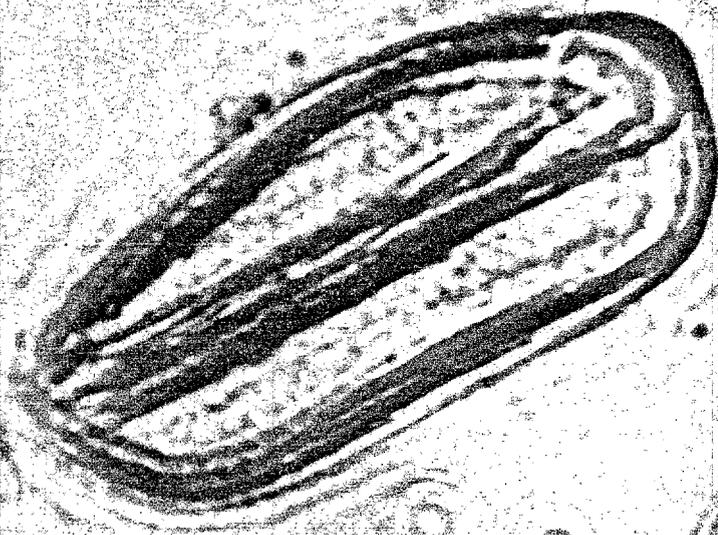
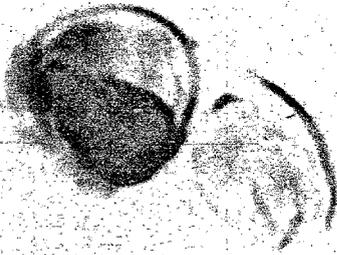
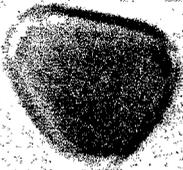
(i)



(j)

1 M

(k)



Piñero et al(1977) reportan que el número total de flores masculinas varía entre 6 000 y 10 000 por inflorescencia, y el de las femeninas entre 20 y 60.

Los frutos son nueces que miden entre 5 y 8 cm de largo por 3 a 5 cm de ancho, cada uno de los cuales conteniendo una sola semilla. (Martínez, comunicación personal.).

Astrocaryum mexicanum es una palma policárpica cuya reproducción comienza cuando los individuos alcanzan una altura aproximada de 1 m, lo que corresponde a unos 35 años de edad. (Piñero y Sarukhán, 1981.).

BIOLOGIA FLORAL Y POLINIZACION

Introducción.

Van der Pijl y Faegri (1971) denominan "blossom" a la unidad de atracción a los polinizadores y "anthium" a la unidad de polinización. Los caracteres que singularizan la unidad de atracción son los atrayentes, el modo de polinización y el tipo de estructura funcional.

Dentro de las unidades de atracción existen diversos grados de adaptaciones morfológicas en relación a sus polinizadores o a los vectores de polinización. Estas pueden ir desde eufilia para los visitantes especializados hasta alofilia, en la que pueden ser atraídos tanto visitantes específicos como visitantes generalistas.

Las partes de una unidad de atracción en su conjunto (inflorescencia, flor independiente, parte de una flor) configuran un tipo de poliniza-

ción determinado. Es así como ciertas combinaciones más comunes producen tipos de unidades de atracción definidas. (Grant, 1951).

Los vectores más especializados son atraídos a las flores por una variedad de estímulos entre los que se encuentran el color, el olor y la forma. (Leppik, 1957, 1964, citado por Stebbins, 1974.).

Stebbins (1974) menciona dos ejemplos de clasificaciones de características florales particulares relacionadas con polinizadores claramente identificados: la clasificación de Leppik, que es un intento de secuencia evolutiva de diferentes formas florales relacionadas a modos de polinización específicos y la de Faegri y Van der Pijl (1966), quienes compilan varios "síndromes de polinización".

Uno de estos síndromes de polinización es el de cantarofilia (polinización por coleópteros). Este tipo de unidad presenta poca atrac-

ción visual, carece de forma o tamaño definido, y corresponde generalmente a grandes masas aplanadas o cilíndricas, de fácil acceso, color blancuzco, aroma fuerte a frutas o aminas, polen, néctar y partículas de comidas fácilmente accesibles, así como órganos sexuales expuestos. (Faegri y Van der Pijl, 1971).

Grant (1951), por su parte, considera dos tipos de inflorescencias características de cantarofilia: unidades de atracción solitarias y grandes, y racimos de pequeñas flores, ambos con aromas como atrayente principal, y donde los polinizadores comen néctar, jugos, polen y/o tejidos florales.

Es interesante notar que Grant considera la porteción de los óvulos como parte de las características del síndrome de cantarofilia, a causa de la actividad masticadora de los escarabajos.

De este conjunto de características

se ha estudiado la relación que existe entre algunas de ellas, tales como atrayentes, recompensas y disuasivos.

Según la recopilación de Baker (1973), los más estudiados han sido los atrayentes como patrones de color, forma, textura y sus variaciones (Faegri y Van der Pijl, 1971; Proctor y Yeo, 1973; Percival, 1975.); y olores (Kulleberg, 1956, 1961; Dodson, 1962, 1965, 1966.), así como las recompensas que Baker agrupa en "químicos proveedores de energía" (Heinrich y Raven, 1972), "químicos constituyentes" (Baker y Baker, 1975), "químicos volátiles" (Vogel, 1966; Dodson, 1975) y recompensas sólidas como polen y cuerpos comestibles.

Es precisamente el caso de recompensas sólidas el que se ha encontrado en la palma Bactris major, que presenta pétalos y sépalos carnosos en las flores masculinas, los cuales son comidos por curculiónidos, que también se alimentan de polen. El polen como recompensa posee un amplio

rango de aminoácidos libres y en proteínas, así como lípidos, vitaminas y carbohidratos. Además, es producido en forma abundante. (Baker, 1974).

En cuanto a los disuasivos, Baker (1973) señala algunos químicos y menciona algunos mecánicos estudiados anteriormente por Uhl y Moore (1973) en sus trabajos de protección de óvulos y polen en palmas. Estos proponen incluso la posibilidad de utilizar este tipo de características anatómicas en el esclarecimiento de los sistemas de polinización.

Durante las observaciones de la floración en A. mexicanum se pudo constatar que las inflorescencias recién abiertas presentaban cierto grado de humedad y temperatura elevada. El fenómeno de elevación de la temperatura en inflorescencias ha sido frecuentemente reportado en relación a los eventos de la floración. Knutson (1972), en su estudio de la elevación de la temperatura en Symplocarpus foetidus (L) Nutt, menciona que este fenómeno:

es característico en las espádices de aróides ya sea en o cerca de la antesis.

El estudio de la elevación de la temperatura ha permitido realizar investigaciones detalladas de la respiración en inflorescencias. El mismo Knutson encontró elevaciones de temperatura de hasta 25°C. por encima de la temperatura ambiente en S. foetidus.

Prance y Arias (1975), en su estudio de la biología floral de Victoria amazonica (Nymphaeaceae), reportan una elevación de la temperatura floral de 11°C. por encima del ambiente cuando la inflorescencia emite el olor para atraer a los coleópteros polinizadores.

La elevación de la temperatura en inflorescencias de palmas es ya un fenómeno conocido. Shroeder (1978) reporta un aumento de 6.6°C. a 11.1°C. con respecto a la temperatura ambiente en inflorescencias de Bactris gasipaes en Costa Rica. Menciona en el mismo estudio anteriores reportes de este

fenómeno en inflorescencias de cycadas y palmas (Pfeffer, 1906) y en aráceas (Lamarck, 1778).

En muchas palmas, el desarrollo de la inflorescencia en tres fases -iniciación, maduración y antesis- permite que, con la iniciación temprana de todas las yemas, éstas alcancen su antesis aproximadamente al mismo tiempo a través de una maduración uniforme e independientemente de una secuencia de maduración. Lo anterior a su vez abre la posibilidad de protogínea o protandria por la suspensión temporal en la maduración de uno de los dos tipos de flores masculinas o femeninas (Essig, 1973).

Las inflorescencias de A. mexicanum empiezan a formarse entre finales de febrero y mediados de marzo. La floración se localiza de finales de marzo a principios de mayo, alcanzando su máximo en la segunda mitad del mes de abril. Sarukhán (1978) considera que después de tres semanas de abiertas las primeras inflorescencias, sólo el 10% permanecen cerradas. Sin embargo, en individuos

aislados y expuestos a la luz solar directa, se han localizado inflorescencias abiertas en noviembre y diciembre (Martínez, 1980).

En esta primera parte se podrían señalar como objetivos el conocimiento de algunos aspectos del sistema de polinización en A. mexicana, como :

- a) Características del desarrollo de las inflorescencias.
- b) La secuencia de los eventos de floración.
- c) La identificación de los posibles vectores de polinización.
- d) Algunas relaciones que se podrían establecer entre la planta y los visitantes : posibles atra-yentes.

Metodología.

Para el estudio del desarrollo de las inflorescencias con el objeto de localizar yemas

cercanas a su apertura, se marcó un total de 50 yemas de inflorescencias en 37 individuos de Astrocaryum mexicanum escogidos por su accesibilidad a fin de facilitar las mediciones y observaciones.

La secuencia fenológica de floración se observó en tres inflorescencias aproximadamente cada media hora a partir de la apertura y hasta la senectud (hacia el cuarto día de apertura), registrando los siguientes tipos de datos:

- a) exposición de la inflorescencia desde el momento de la apertura de la espata hasta terminada la antesis masculina.
- b) ocurrencia temporal de antesis masculina y femenina.
- c) desprendimiento de aroma.
- d) presencia de visitantes, su actividad y posible localización dentro de la inflorescencia.

Por otro lado se llevó a cabo una serie de registros de la temperatura interna de

inflorescencias encontradas en diferentes estadios de desarrollo, durante tres días consecutivos. Los registros se tomaron a las 06:00, 12:00, y 20:00 horas cada día.

Para tomar los registros se escogieron varias inflorescencias en diferentes estadios de desarrollo, desde antes de abrir así como de primero, segundo y tercer día después de la apertura, fácilmente discernibles en las primeras horas de la mañana. Las mediciones se efectuaron durante tres días consecutivos, pudiéndose obtener así una secuencia de temperaturas desde antes de abrir las inflorescencias hasta empezado en quinto día.

Las mediciones se hicieron con un teletermómetro YSI 43 TD, utilizando un sensor de superficies para registrar la temperatura interna de las inflorescencias (entre las raquillas hasta el eje mismo) y un sensor de temperatura ambiente para la temperatura de las inmediaciones bajo la copa de cada palma.

Relevancia de las mediciones
de la long. espata / tiempo ?

Resultados y discusión.

1- Desarrollo de la espata

En las yemas que se siguieron en su desarrollo, se registraron incrementos diarios en longitud, midiendo la distancia entre la punta de la espata (bráctea interna) y el abultamiento formado por las ramificaciones de las raquillas. Las inflorescencias se midieron del 22 de marzo al 26 de abril de 1978, fecha en que abrieron las últimas inflorescencias.

Las espatas de A. mexicanum presentan una primera fase de crecimiento acelerado, seguido de un período de estabilidad que termina con su apertura. El tamaño final promedio de las mismas es de 29.71 ± 6.5 cm. \rightarrow ES?

Se encontró que las tasas de crecimiento en cm/día variaban desde 0 en algunas espatas hasta 1.6 cm, lo que corresponde a un 3.11% de la longitud total de la espata.

Si todas las inflorescencias hubie-

sen sido captadas en el mismo estadio de maduración, las diferentes tasas de crecimiento corresponderían a diferentes tipos de curvas de crecimiento y no a espatas en diferentes estadios de desarrollo, siendo las de menores tasas de crecimiento aquellas que comenzaron a formarse tempranamente y que fueron captadas durante el período de estabilidad. Del mismo modo, las mayores tasas de incremento corresponderían a las espatas más tardías.

Con el objeto de medir el tiempo en que se mantenía cerrada una espata que había alcanzado sus dimensiones máximas, se tomó como punto de referencia la fecha de apertura y se midió el período de estabilidad.

Esta observación permitió separar tres tipos de inflorescencias: inflorescencias con un largo período de estabilidad (aproximadamente 4 semanas), que corresponden a un 4% del total; inflorescencias con un período de estabilidad de 1 a 3 semanas, que representan un 48% de la

muestra estudiada; inflorescencias con muy corto período de estabilidad, representadas por el 48% restante y que corresponden a espatas que esperan de 1 a 7 días antes de abrir. (ver figura 4y5).

La máxima frecuencia encontrada entre las diferentes tasas de crecimiento corresponden a espatas que se incrementaban de .31cm a .75 cm por día. (ver figura 5).

Buscando una posible relación entre la convergencia de aperturas en la tercera semana de abril y las tasas diferenciales de crecimiento, se compararon la fecha de apertura de las espatas con las tasas de incremento diario en cada una de ellas. (ver figura 6).

En la figura 6 se observa la tendencia de que a medida que la fecha de apertura se hace más tardía, se encuentran tasas de crecimiento mayores. La relación encontrada se ajustó a una recta con un coeficiente de correlación $r = .4533$ ($r^2 = 0.20$); $p < 0.001$; $N = 50$.

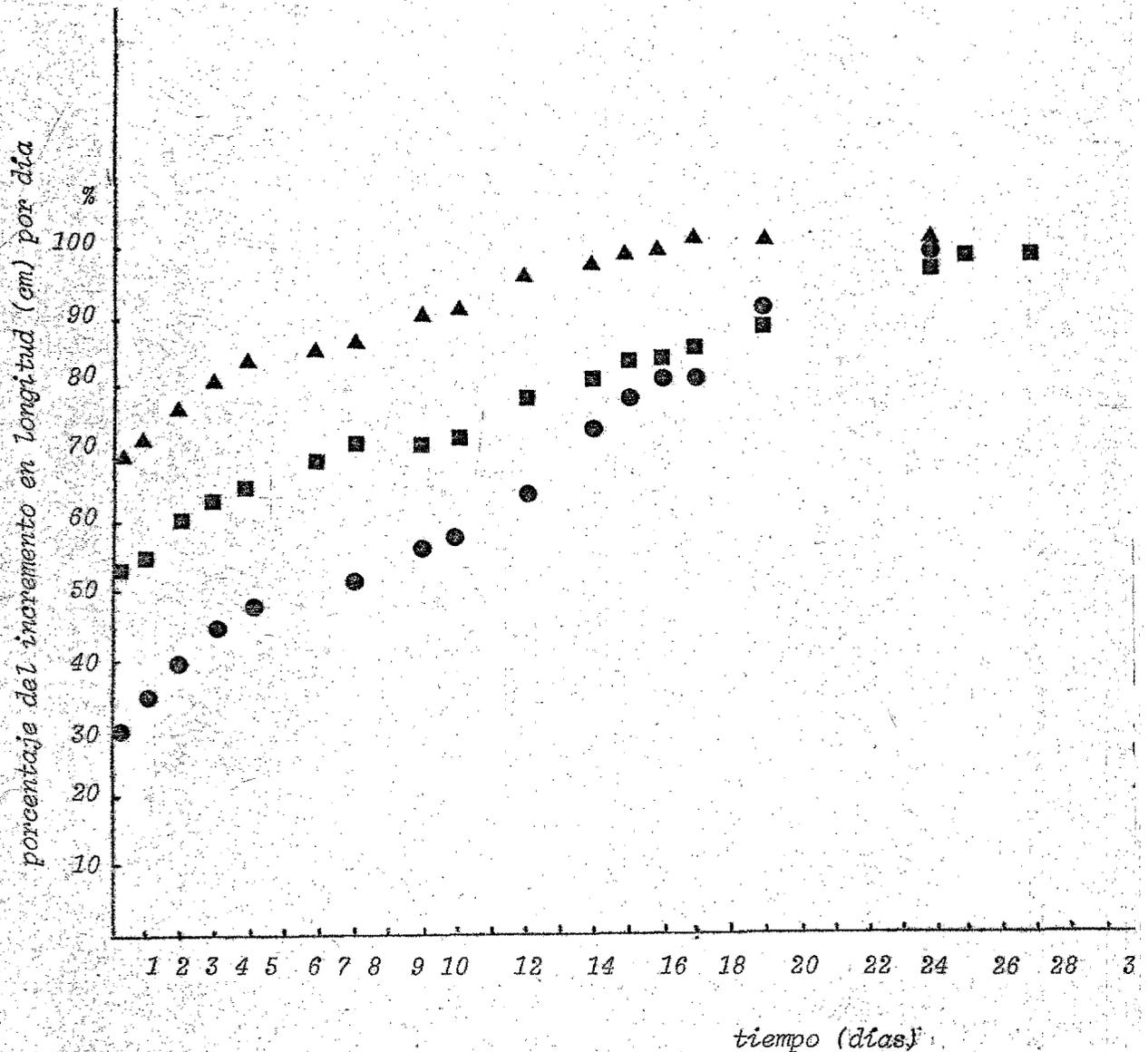


Figura 4 .- Porcentaje del incremento en longitud (cm) por día en inflorescencias de *A. mexicanum* (▲) yema de inflorescencia con un largo periodo de estabilidad antes de su apertura. (■) inflorescencia con un periodo de estabilidad intermedio. (●) inflorescencia con un corto periodo de estabilidad. Los registros se efectuaron en marzo y abril de 1978 en La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver.

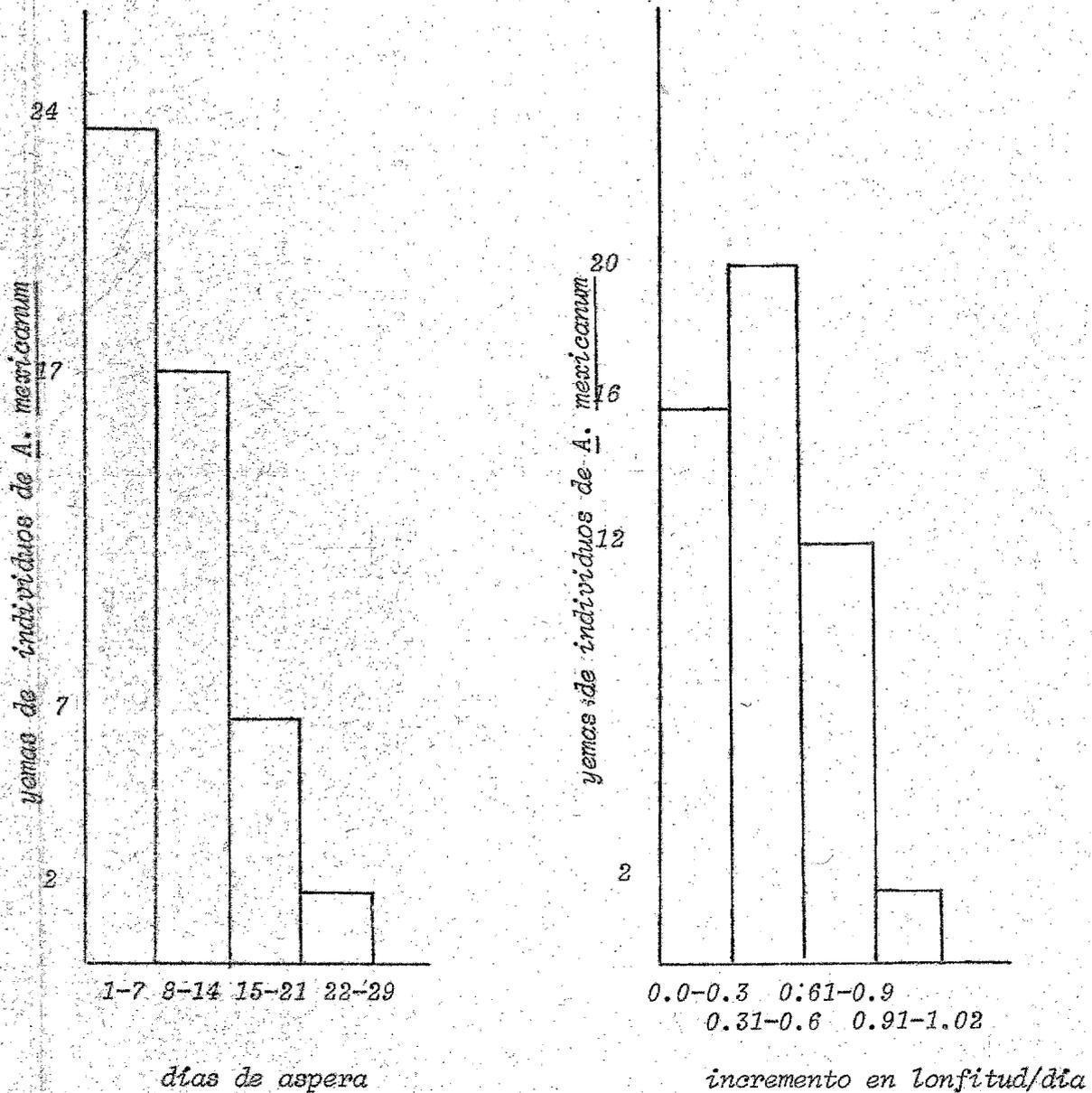


Figura 5.- Frecuencia de yemas de inflorescencias de *A. mexicanum* con diferentes periodos de estabilidad en su desarrollo, antes de su apertura; y frecuencia de yemas de inflorescencias con diferentes tasas de crecimiento en longitud por día. Tamaño de la muestra 50 inflorescencias

Reclute,
 Regresion buena?

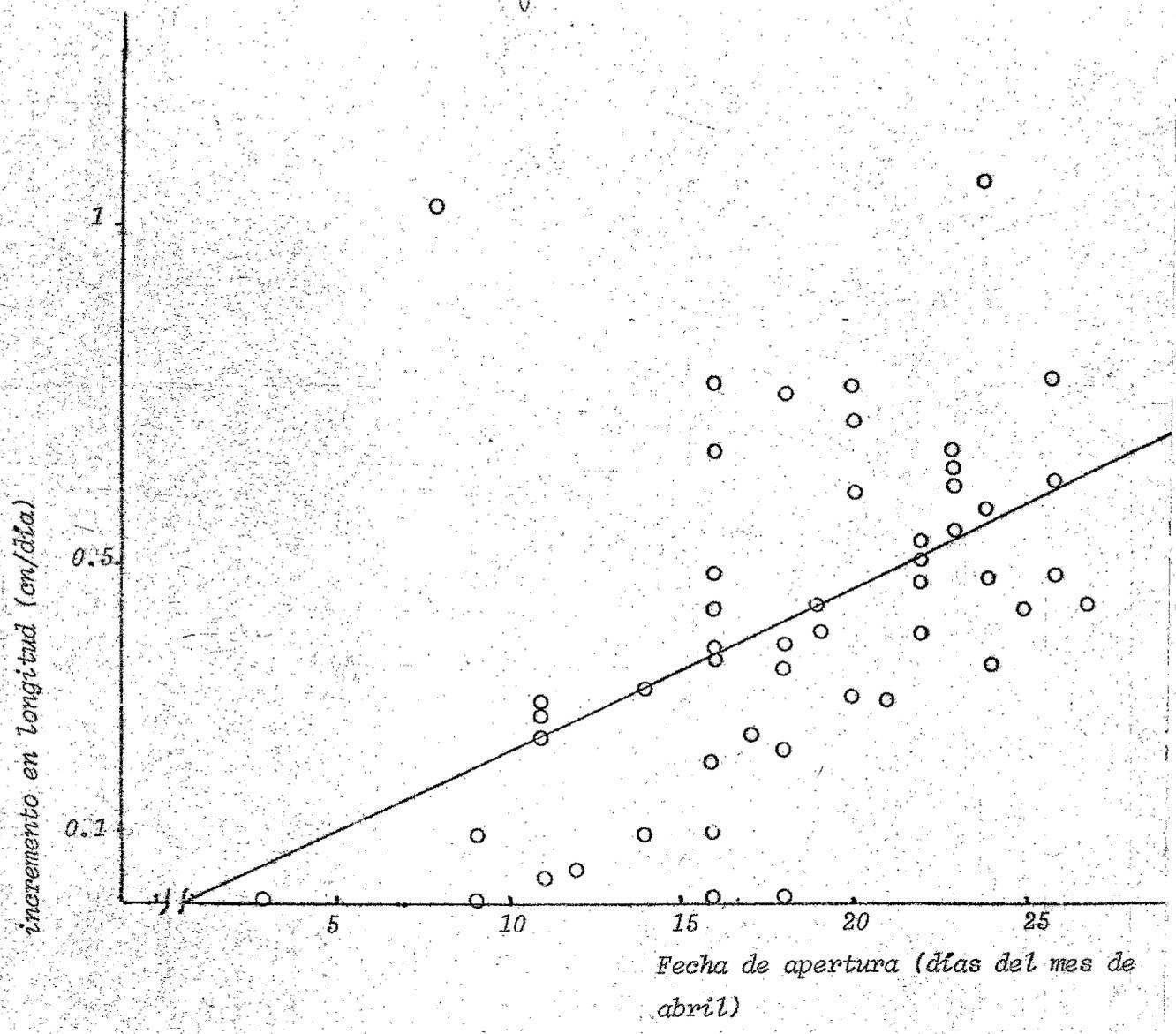


Figura 6 .- Variación del incremento en longitud por día en espigas de A. mexicanum con respecto a la fecha de apertura de la inflorescencia. N=50 inflorescencias. $r^2=0.20$, $p=0.001$.

Lo anterior implicaría que las espatas que abrieron más tarde tienen una tasa de incremento diario mayor que las espatas que abrieron a principios de la época de floración. Sin embargo, la proporción de la ^{variación} variación explicada por esta regresión (r^2) es solamente del 20%. y debe

2. Secuencia fenológica de floración.

Las inflorescencias de Astrocaryum mexicanum empiezan a abrir entre las 04:30 h y 05:30 h por una fisura longitudinal que se presenta en la cara abaxial de la espata, la cual se abre repentinamente y se retrae hasta dejar al descubierto la inflorescencia aún compactada.

Primer día:

04:30-05:30 h. Abren las inflorescencias. Las flores masculinas permanecen pegadas a los ejes de las raquillas, las que a su vez están compactadas contra el eje de la inflorescencia. Se observa una gran

cantidad de ácaros dentro y fuera de la inflorescencia, comunmente pegados al eje. Se percibe un tenue aroma.

05:30-07:00 h . A partir de este momento, llegan en gran número escarábidos, nitidúlidos, curculiónidos, estafilínidos y dípteros, que se mueven entre las raquillas y penetran hasta el eje central de la inflorescencia. Mientras tanto, las raquillas se separan gradualmente del eje y las flores masculinas a su vez se separan del eje de las raquillas para tomar una posición perpendicular al mismo. Las flores de la base de las raquillas se encuentran entreabiertas. Los estigmas de las flores femeninas, que habían permanecido cubiertos de tomento, empiezan a ponerse turgentes, húmedos y pegajosos.

09:00 . Las raquillas han alcanzado su máxima expansión. Los estigmas de las flores femeninas se encuentran secos y los visitantes, con excepción de los escarábidos que permanecen fuertemente prendidos al eje de la inflorescencia, están en intensa

actividad, lo que atrae a cazadores como avispas y bombílidos, quienes no penetran en la inflorescencia. Una buena cantidad de curculiónidos, dípteros y estafilínidos permanecen copulando y escarbando entre las raquillas y en la cara interna de la espata. 13:00-21:00 h . En este lapso se completa la apertura de las flores masculinas, siendo las primeras las situadas hacia la base de las raquillas. Asimismo se observa una disminución en la actividad de los visitantes, que continúan escarbando en los tejidos florales. Se empiezan a observar algunas larvas en la cara interna de la espata.

21:00 h . Se abren las anteras .

Segundo día:

01:30 h . Curculiónidos, dípteros y estafilínidos se han concentrado hacia la base de las raquillas.

04:30 h . Al iniciarse el segundo día se percibe un aroma fragante bastante fuerte y los insectos escarban ávidamente entre las flores masculinas. Debajo de las inflorescencias se observa que ha caído una densa lluvia de polen.

05:30 h . El polen cubre totalmente a los insectos visitantes que permanecen en la inflorescencia.

07:00 h . Continúa desprendiéndose un fuerte aroma y empiezan a llegar las primeras trigonas en busca de polen. La cantidad de visitantes ha disminuído notablemente y los que quedan se concentran en la base de las raquillas.

09:30 h . Se observa una gran cantidad de trigonas que se paran en la parte expuesta de las raquillas sin penetrar, llevándose grandes cantidades de polen. Siguen algunos curculiónidos, dípteros y estafilínicos copulando en la espata y escarbando en la base de las raquillas.

11:15 h . Ya han abandonado el lugar la mayor parte de las trigonas y se observan algunas hormigas en el pedúnculo de la inflorescencia.

13:00 h . Ha empezado el estado de senectud de las flores masculinas, con la maceración de las partes del perianto. Las anteras se encuentran completa-

mente vacías.

15:00 h . Estafilínidos, curculiónidos, dípteros y nitidúlidos escarban en la base de las raquillas y copulan en la espata. El tejido de la base de las raquillas empieza a descomponerse.

17:30 h . La mayoría de las flores masculinas ha empezado a marchitarse y el tejido de los ejes de las raquillas se encuentra en franca descomposición.

20:30 h . Se observa una gran cantidad de nitidúlidos, curculiónidos y dípteros pululando dentro de la inflorescencia.

Tercer día:

01:30 h . Las flores masculinas, completamente marchitas, se desprenden con facilidad. Se percibe un fuerte olor fermentado. A pesar del estado general de descomposición de la inflorescencia, el eje principal y las flores femeninas se encuentran en perfecto estado.

06:30 h . Aún se observan algunos curculiónidos y nitidúlidos copulando en la espata. Se encuentran

larvas y algunos estadios ninfales.

Cuarto día:

Hacia el cuarto día han comenzado a secarse los tejidos de las raquillas y se observa un daño considerable en la espata. Aún pueden encontrarse algunos escarábidos y larvas de dípteros y coleópteros.

En la tabla 2 se recopilan los principales eventos durante los dos primeros días de floración.

La apertura de las inflorescencias es un fenómeno rápido que puede llevarse a cabo entre las 04:30 y 05:30 h., lo mismo ocurre con Asterogyne martiana (Shmid, 1970), en contraste con Bactris spp., cuyo ciclo de floración se inicia entre las 16:00 y 17:00 h (Essig, 1971).

A partir de entonces comienza un fenómeno de expansión de la inflorescencia que había permanecido compactada. Durante esta tiempo, se puede percibir un tenue aroma fragante y las inflorescencias son claramente distinguibles en el ambiente

Tabla 2 .- Principales eventos en la floración y actividades de los visitantes durante los dos primeros días a partir de la apertura en inflorescencias de A. mexicanum Lieb.

Hora del día	Observaciones	Hora a partir de la apertura de la inflorescencia
<i>Primer día</i>		
04:30-05:30	apertura de las espatas, aroma tenue	0:00-1:00
05:30- 07:00	llegan nitidúlidos, curculiónidos, dípteros y estafilínidos	1:00-2:30
06:00- 09:00	flores femeninas con los estigmas turgentes y gomosos	1:30-4:30
13:00-22:00	apertura de las flores masculinas	8:30-17:30
21:30-	liberación del polen	17:00-
<i>Segundo día</i>		
-06:30		-36:00
07:00	ya han abandonado la inflorescencia la mayoría de nitidúlidos, curculiónidos, dípteros y estafilínidos	27:30
08:00-11:30	llegan trigonas y ápidos, aroma fuerte y fragante	28:30-31:30
13:00	abandonan trigonas y ápidos, principia descomposición de flores masculinas	33:30
22:00-	continúan curculiónidos, nitidúlidos y dípteros en menor cantidad	42:30-

de uniformidad de color que priva en ese momento en la selva.

Los estigmas de las flores femeninas, que al abrir la inflorescencia se encontraban cubiertos de tomento, se vuelven turgentes durante aproximadamente tres horas (06:00-09:00 h), más o menos al mismo tiempo en que las raquillas que portan flores masculinas han terminado su expansión. Entonces el período de antesis femenina se presenta, a tres horas de abierta la inflorescencia.

Por su parte, la antesis masculina se presenta como punto culminante de la apertura gradual de las flores masculinas, que se lleva a cabo aproximadamente en 9 horas (13:00-22:00h), hasta el momento de la liberación del polen (21:30 h).

En resumen, entre el período de gomo-sidad del estigma (06:00-09:00h) y el momento de apertura de las anteras en las flores masculinas (21:00-22:00h), median unas 12 horas, lo que acusa una marcada protogínea.

Essig(1971) encuentra en Bactris gasi-
paes una marcada protogínea, y Schmid(1970), por su
parte, encuentra protandria en Asterogyne martiana.

Ya sea con protogínea o protandria,
todas estas palmas concuerdan en ser monóicas y
presentar una estricta separación temporal de los
sexos.

A. mexicanum guarda semejanzas morfoló-
gicas, fisiológicas y de visitantes con el grupo
de palmas representado por Bactris spp e Hydrias-
tele microspadix, propuesto por Essig(1973), donde
ni las flores masculinas ni las femeninas producen
néctar, las flores femeninas son lo suficientemente
inconspicuas como para ejercer algún efecto de a-
tracción visual, los pequeños coleópteros poliniza-
dores son atraídos por los tejidos carnosos de las
flores masculinas, que permanecen cerradas hasta 12
horas después la antesis de las femeninas (protogí-
nea), y donde el proceso de antesis es masivo.

Es preciso hacer notar que durante la época de floración abre cierto número de inflorescencias cada día, de modo que a las 05:00 h de un día dado se pueden encontrar tanto palmas con inflorescencias de primer día, con los estigmas gomosos (antesis femenina), como palmas con inflorescencias de segundo día (inmediatamente después de la antesis masculina).

A partir de las 13:00 h del segundo día empieza la senectud de la inflorescencia. Todos los tejidos se van descomponiendo, a excepción del eje principal y de las flores femeninas. De aquí en adelante, la espata, con la superficie interna completamente seca, continúa protegiendo la infrutescencia en desarrollo.

Según Faegri y Van der Pijl (1976), la protogínea puede ser una característica adaptativa importante, ya que una vez fecundados los óvulos desaparece el peligro de contaminación.

significado adaptativo de
Protandria o Protogínea

una planta!!
en geitonogamia
transmite 100% de genes
fuerza a su progenie
de xenogamia
80%
de genes

¿Cuál es la
relevancia de la
xenogamia?

Otras fuentes
de variabilidad
genética?

Como apunta Essig(1971) para Astero-
gyne martiana, la estricta separación temporal de
antesis masculina y femenina en una inflorescencia
hace decrecer la posibilidad de geitonogamia (trans-
ferencia de polen entre flores de la misma planta)
y por lo tanto promueve la xenogamia (transferencia
de polen entre individuos genéticamente diferentes),
la cual es fuente de variabilidad genética.

Como se menciona en la primera parte
de esta discusión, las inflorescencias de A. mexica-
num son fuertemente contrastantes con el fondo os-
curo de la selva, lo que podría hacer del atractivo
visual una parte importante del conjunto de atra-
yentes de la inflorescencia. Sin embargo, parece ser
que el aroma es un atrayente efectivo, ya que habien-
do aislado inflorescencias con bolsas de malla de
color oscuro, según veremos más adelante, éstas se
encontraron rodeadas de pequeños escarabajos tra-
tando de alcanzarlas durante las primeras horas
después de la apertura.

Una gran cantidad de insectos, entre ellos muchos pequeños escarabajos, son atraídos a las inflorescencias por el olor y/o el color, así como porque representan una amplia superficie de aterrizaje.

Una vez dentro de la inflorescencia, los visitantes atraídos encuentran una gran cantidad de tejidos carnosos (periantos de flores masculinas y ejes de las raquillas) y una gran producción de polen como recompensa.

Según Meeuse (1961), las flores que ofrecen polen como recompensa ("pollen flowers") tienen generalmente un olor notable y sus principales polinizadores son diversos tipos de abejas y escarabajos que "devoran" gran cantidad de granos de polen, producido en forma abundante.

El polen, así como los tejidos carnosos del perianto de las flores masculinas, proveen al visitante con sustancias químicas que pueden ser utilizadas en su nutrición o en la de su prole.

Los exudados estigmáticos proveen de un amplio rango de aminoácidos en estado libre y bajo forma de proteínas, de lípidos y carbohidratos (Stanley y Linskens, 1975, citado por Baker, 1975). Asimismo, se cree que perservan al estigma de la desecación y proporcionan un medio adecuado para la germinación de los granos de polen (Baker, Baker y Opler, 1973).

Sin duda, los exudados estigmáticos contienen lípidos aminoácidos y algunas veces azúcares en un medio acuoso que no seca fácilmente. Estas sustancias, además de proporcionar nutrientes a los tubos polínicos en desarrollo, pueden también servir para la nutrición de insectos, aun en pequeñas cantidades (Baker, 1975).

Según el mismo autor, no existen datos de los aportes que puedan encontrarse en los tejidos florales, sólo existen reportes de su consumo por animales. Así, los sépalos y pétalos de las flores estaminadas de Bactris major son comidos por varias

clases de escarabajos, entre ellos Phyllotrox megalops, quienes consumen polen y lo acarrearán de las flores masculinas a las femeninas.

Uhl (1973), en sus trabajos sobre protección de polen y óvulos en palmas (ver tabla 1), ha estudiado principalmente el caso de Bactris major, en la que los pistilos de las flores femeninas presentan una capa externa, gruesa y pesadamente fibrosa, que protege la región ovárica central de la actividad de los pequeños coleópteros polinizadores. En cuanto a las flores masculinas, éstas presentan un perianto relativamente carnoso en su parte externa, adaptada a una función de atrayente y como alimento, y reforzado en su parte interna, lo que podría servir para la protección de las anteras inmaduras.

Uhl y Moore (1977) concluyen que las características histológicas están directamente relacionadas con las actividades de los polinizadores.

3. Temperaturas.

En la tabla 3 se muestran las temperaturas de las inflorescencias de A. mexicanum y del medio ambiente circundante a diferentes tiempos a partir de la apertura de las primeras.

En la figura 7 se observa la secuencia de variación de la diferencia entre la temperatura interna de la inflorescencia y la del medio ambiente con respecto al tiempo.

La diferencia entre la temperatura interna de la inflorescencia y la de su medio alcanza hasta 13.8°C . antes de la apertura de la espata, momento en el cual puede alcanzar un 9.6°C . Esta última diferencia disminuye a lo largo del primer día, hasta quedar totalmente reducida hacia las 12:00 h. La temperatura vuelve a aumentar a lo largo de la noche, hasta alcanzar 7.25°C . de diferencia al iniciarse el segundo día de abierta la inflorescencia. En la mañana del tercer día, se ob-

Tabla 3 .- Registros de temperatura ambiente y temperatura en inflorescencias de A.mexicanum en diferentes estadios. (a) temperatura ambiente. (i) temperatura de la inflorescencia.

	hora	temperatura promedio ° C.	° C. de diferencia	no de registros
antes de abrir	05:00	(a) 16.4 ± 4.2	13.8	3
		(i) 30.2 ± 7.4		
primer día	06:00	18.1 ± 1.8 27.7 ± 4.5	9.6	4
	12:00	21.8 ± 8.0 22.0 ± 1.6	0.16	5
	20:00	18.8 ± 1.7 21.1 ± 9.1	2.3	5
segundo día	06:00	17.3 ± 1.9 24.5 ± 7.2	7.25	6
	12:00	22.5 ± 1.7 21.7 ± 1.7	-0.8	8
	20:00	17.4 ± 9.0 18.5 ± 1.6	1.1	6
tercer día	06:00	16.7 ± 1.5 17.9 ± 2.2	1.2	9
	12:00	21.6 ± 1.4 19.4 ± 1.2	-2.2	5
	20:00	17.8 ± 6.9 18.6 ± 1.0	0.8	5
cuarto día	06:00	15.9 ± 8.0 15.9 ± 0.96	0.0	5
	12:00	21.6 ± 5.3 23.0 ± 8.5	1.4	2
	20:00	17.5 ± 0.0 18.5 ± 0.0	1.0	2
quinto día.	06:00	15.7 ± 3.5 15.4 ± 5.3	-0.3	2

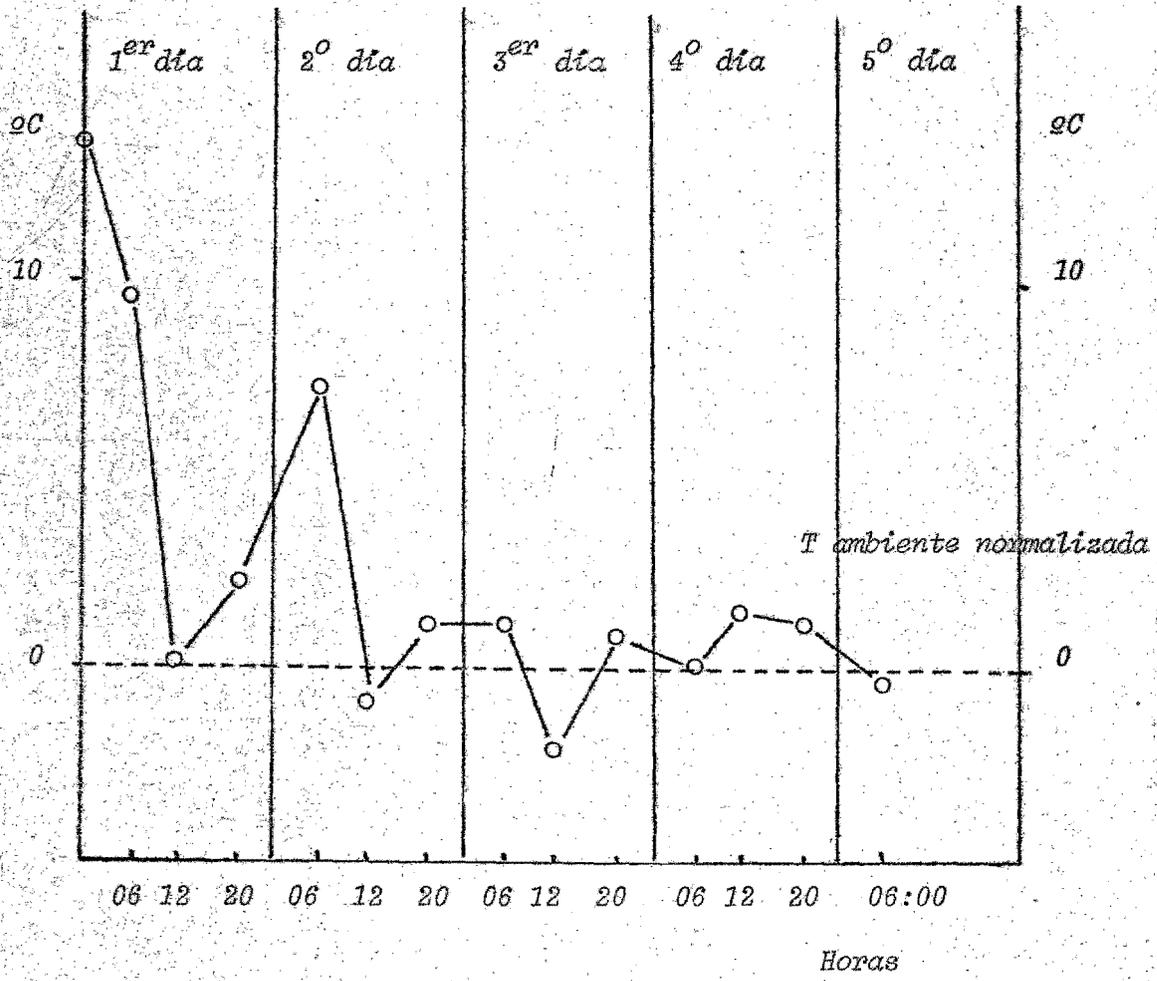


Figura 7 .- Amplitud de la diferencia entre la temperatura ambiente ($T_a = 0$) y la temperatura interna en inflorescencias de A. mexicanum.

serva sólo 1.1°C. de diferencia por encima de la temperatura ambiente, diferencia que desaparece totalmente al iniciarse el cuarto día. Hacia las 12:00 h del cuarto día, se observa 1.4°C. de diferencia que se mantiene hasta las 20:00 h, en la que la inflorescencia se encuentra con 1°C. por encima del ambiente.

Estas últimas variaciones durante el tercer y cuarto día se deben probablemente a que la inflorescencia conserva parte del día la temperatura de la noche, habiéndose igualado durante el día para volver a presentar una ligera diferencia positiva al caer la noche.

Los máximos de elevación de la temperatura interna de la inflorescencia al inicio del primer y segundo día de abierta corresponden con los períodos de desprendimiento del aroma y los de antesis femenina y masculina respectivamente. Shroeder(1978) encuentra que en Bactris gasipaes la mayor temperatura corresponde a inflorescencias

abiertas donde las flores individuales estaban próximas a su antesis, inmediatamente antes de su abscisión, lo que relacionó a una elevada actividad metabólica durante el período de maduración.

El fenómeno de elevación de la temperatura en inflorescencias ha sido atribuido a diferentes factores: Kerchove (1878, citado por Schroeder, 1978) lo atribuye en Bactris gasipaes a la emisión de CO_2 por las flores. Meeuse (1966) indica que la respiración elevada acompañada de la producción de calor en muchas espádices de aróides dura pocas horas, y puede servir para evaporar los atrayentes de insectos y ayudar así a la polinización (Knutson, 1972).

El mismo Knutson, en sus trabajos con Symplocarpus foetidus, encuentra que la elevación de la temperatura es provocada por un período de respiración elevada.

En A. mexicanum encontramos que los períodos de temperatura elevada concuerdan con

Cómo plantear un proyecto de investigación por el cual se explore la relevancia de las def. térmicas encontradas en las infloresc. ?

65

los períodos de antesis femenina y masculina, lo que, al igual que la temperatura encontrada en espigas cerradas, puede resultar de una elevada actividad metabólica que, en los momentos de antesis, puede contribuir al desprendimiento de compuestos químicos aromáticos.

La posibilidad de atracción de los polinizadores por medio de la emisión de olor y por la temperatura podría resultar en alguna ventaja para asegurarse la llegada de polen que se hubiera colectado previamente en inflorescencias con antesis masculina.

4. Polinizadores.

Las inflorescencias de A. mexicanum son visitadas por una gran cantidad de insectos, entre los que se encuentran coleópteros, dípteros e himenópteros. En la tabla 4 se presenta una lista de los insectos colectados en ellas del 23 al

Tabla 4 .- Lista de los visitantes encontrados en 21 inflorescencias de A. mexicanum en diferentes estadios despues de la apertura, del 23 al 30 de abril de 1979 en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas," Ver.

Clase	Familia	Especie
Hymenoptera	Apidae	<u>Trigona mosquito</u> S mith
		<u>Trigona frontalis</u> Friese
	Encyrtidae	sp. 1 (no identificada)
Diptera	Sphaeroceridae	<u>Leptocera</u> sp.
		<u>Mesosphaerocera guttula</u> (R)
	Phoridae	<u>Dorniphora</u> sp.
Formicida		sp. 1 (no identificada)
		sp. 2 (no identificada)
		sp. 3 (no identificada)
Coleoptera	Falacridae	sp. 1 (no identificada)
	Curculionidae	<u>Phyllotrox</u> sp.
	Staphylinidae	<u>Belonchus</u> sp.
		<u>Coproporus piceus</u> Er.
		<u>Coproporus hepaticus</u> Grav.
		<u>Oxipoda</u> sp.
		<u>Philonthus</u> spp.
		<u>Ploeonomus aff pumilio</u> Sharp
		sp. 1 (no identificada)
		<u>Coleopterus</u> sp. ✓
	<u>Mystrops</u> sp. ✓	
	sp. 1 (no identificada)	
	Melolontidae	
	Scarabeidae	<u>Ortophagus</u> sp.
		<u>Chlorotha cincticollis</u>
		<u>Ciclocephala</u> sp.

30 de abril de 1979 en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz.

Las colectas se tomaron de inflorescencias en diferentes estadios de desarrollo hasta completar una serie de abarca los primeros cuatro días a partir de la apertura de las espatas. Cada día se efectuaron colectas a las 06:00, 09:00, 12:00, 15:00, 18:00 y 21:00 horas.

Ya que los insectos se encontraban prendidos de los ejes de las raquillas y de la misma inflorescencia, o entre los pétalos de las flores masculinas, se cortaron las inflorescencias, por lo que cada muestra corresponde con precisión a una de ellas.

Se utilizaron al efecto bolsas de polietileno con éter en las que se aislaba la inflorescencia antes de cortarla. De ahí se extrajeron todos los insectos para guardarlos en alcohol al 70%. De estas muestras se separaron los escarabidos y coleópteros de mayor tamaño (de 5 a 10 veces

más grandes que los demás) y tomó una alicuota al azar para el conteo de las diferentes especies y sus proporciones, habiéndolo suspendido el contenido de cada muestra en un volumen igual de alcohol. La alicuota corresponde a 75cm^2 muestreados de una área total de 875cm^2 en la que se esparcieron los insectos.

En estas alicuotas se contaron los insectos separados en morfoespecies, con el fin de extrapolar después al área total. De cada una de las diferentes morfoespecies encontradas en la muestra se tomaron ejemplares para su identificación.

En la figura 8 se observan las variaciones en los porcentajes de presencia por familia de los insectos durante los diferentes estadios de las inflorescencias. En la tabla 5 se muestra el número de visitantes para cada estadio.

Es importante señalar que no aparece en el recuento más que una sola especie de himenópteros, ya que al no penetrar las trigonas en

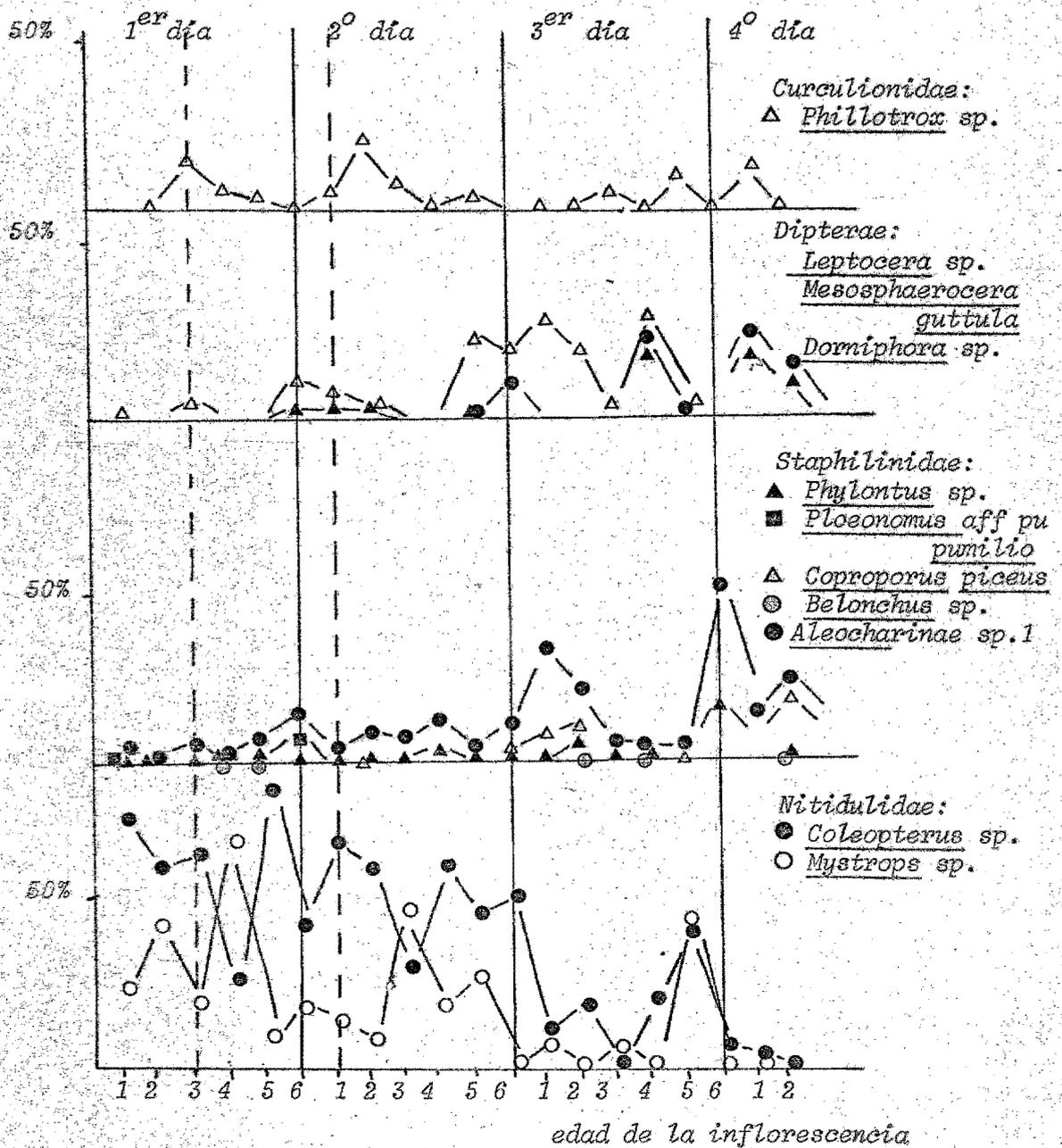


Figura 8 .- Porcentaje de presencia de diferentes familias de insectos en inflorescencias de A. mexicanum en diferentes estadios. (1,1 = primer día 06:00 h.). Las líneas punteadas marcan el lapso entre la antesis femenina y la masculina.

Tabla 5 .- Número de visitantes extrapolado de la alicuota al total presentes en inflorescencias de A. mexicanum en diferentes estadios.

Número de muestra	Número de visitantes	Observaciones
<i>Primer día</i>		
06:00 1,1	2 093	
09:00 1,2	925	
12:00 1,3	836	
15:00 1,4	697	
18:00 1,5	800	
21:00 1,6	1367	
<i>Segundo día</i>		
06:00 2,1	5497	polen
09:00 2,2	716	" , anteras, fl.
12:00 2,3	154	larvas, "
15:00 2,4	368	" " "
18:00 2,5	1359	" " "
21:00 2,6	798	" " "
<i>Tercer día</i>		
06:00 3,1	211	" " "
09:00 3,2	122	" " "
12:00 3,3	244	" " "
15:00 3,4	1082	" " "
18:00 3,5	2931	" " "
21:00 3,6	169	" " "
<i>Cuarto día</i>		
06:00 4,1	237	" , rest. fl.
09:00 4,2	132	" , rest. fl.

(fl.) partes de flores masculinas.

(rest. fl.) restos macerados de flores masculinas.

las inflorescencias, no pudieron ser colectadas para su conteo. Así pues la presencia de las especies de trigonas se discutirá con base en las observaciones de la secuencia fenológica de floración.

A continuación se discuten los resultados del muestreo, ordenando a los visitantes por familia:

a) Hymenoptera (Apidae)

Las trigonas aparecen en la inflorescencia hacia las 07:00 h del segundo día de apertura, hora en la que se desprende un fuerte olor y el polen cae en grandes cantidades, debido principalmente al movimiento de dípteros y pequeños coleópteros entre las raquillas. Las trigonas no penetran en la inflorescencia sino que se circunscriben a la parte expuesta de las raquillas, donde solo pueden alcanzar las flores masculinas. Su actividad se reduce a la colecta del polen en grandes cantidades.

Hacia las 09:00 h se observa la mayor cantidad de trigonas alrededor de la inflorescencia, y su número empieza a decrecer a medida que avanza la mañana hasta que quedan sólo unas cuantas entre 11:00 y 12:00 h.

Después de examinar el polen encontrado en las trigonas, se comprobó que era efectivamente de A. mexicanum.

Otros himenópteros aparecieron por la inflorescencia, atraídos por la gran cantidad de insectos, pero sin penetrar en ella.

b) Dipterae.

En cuanto a los dípteros, los más abundantes fueron principalmente los Esphaeroceridae y Phoridae, que llegaron a representar hasta un 30 % del número total de visitantes encontrados. Sin embargo, estuvieron presentes hasta finales del segundo día, mientras que en el período de anthesis femenina su presencia es baja. Su actividad dentro de la inflorescencia es muy similar a la

de los curculiónidos, pues penetran inmediatamente a la base de las raquillas y al interior de la espata, donde permanecen copulando y hurgando entre las flores masculinas.

c) Coleoptera.

Los representantes de esta familia son muy numerosos. Entre ellos destacamos varias especies de Falacridae y Estafilinidae, escarbando y copulando en la espata y entre las raquillas. Sin embargo, las proporciones de estos insectos son relativamente bajas durante los períodos de antesis femenina y masculina.

Tanto el grupo de los estafilínidos como el de los dípteros son relativamente más abundantes en las inflorescencias a partir de la última parte del segundo día y hasta el cuarto día, por lo que podría pensarse que son saprófitos.

Un grupo interesante es el formado por una especie de Curculionidae, Phyllotrox sp., y dos especies de Nitidulidae, Coleopterus sp y

Mistrops sp.

Phyllotrox sp está presente en altas proporciones al final del período de antesis femenina, y continúa apareciendo, aunque en proporciones menores, hacia el cuarto día de abierta la inflorescencia. Esta especie se distingue especialmente por su actividad escarbadora y de cópula, tanto entre las flores masculinas y femeninas como en la superficie interna de la espata. En los ejemplares colectados de la muestra del primer día a las 06:00 h, no se encontró polen de A. mexicanum.

Las dos especies de Nitidulidae aludidas se encuentran en proporciones especialmente altas durante el período de antesis femenina. Mistrops sp se reduce significativamente después del período de antesis masculina, encontrándose en proporciones menores en las siguientes colectas.

Asimismo, Coleópterus sp muestra una disminución de su presencia durante el período

posterior a la antesis masculina.

En las curvas de presencia de ambas especies existe una notoria disminución hacia la primera parte del tercer día, seguida de un aumento hacia la segunda parte del mismo y de una caída definitiva en el cuarto día:

Varios hechos nos permiten señalar a estas dos especies como posibles vectores de polinización de A. mexicanum: a diferencia de las demás, son las únicas presentes en proporción relativamente alta durante el período de antesis femenina. Por otra parte, a diferencia de la única otra especie encontrada durante el período de antesis femenina, Phyllotrox sp, aunque poco, llevaban polen de A. mexicanum entre los pelos de los élitros y de las patas.

La transferencia de polen puede darse si el cuerpo y las patas del insecto son peludas, aun y cuando no está activamente colectando polen, el cual puede ser dejado al pasar el insecto.

to por la superficie gomosa de los estigmas de las flores femeninas.

Otro grupo lo constituyen los coleópteros de talla mayor: Melolontidae y Scarabidae. Estos llegan a la inflorescencia apenas abre, penetran hasta el eje de la misma, donde se encuentran las flores femeninas y no abandonan el lugar sino a principios del segundo día. Pueden llegar a estar completamente cubiertos de polen durante la noche del primer día. Sin embargo, como se verá más adelante, en las inflorescencias aisladas con mallas que les impedían el acceso, se desarrollaron frutos en un 100%.

Varias de las palmas se encontraron ocupadas por colonias de formícidos durante el segundo día de apertura. Pero no se tomaron en cuenta por la dificultad de transporte del polen de una palma a otra por este vector.

Los siguientes argumentos servirán, no ya para descartar las posibilidades de anemofi-

lia, sino para delinear un síndrome de cantarofilia en la palma.

Astrocaryum mexicanum se encuentra en el estrato inferior de la Selva Alta Perennifolia, donde el aire es relativamente estático. Por otra parte, según lo apuntamos ya, la inflorescencia resulta bien contrastada con el fondo oscuro de la selva y es, por su posición en la palma, especialmente visible desde la parte baja del dosel, donde sólo se encuentra la parte basal de los troncos de árboles de talla mayor. Además, entre las 04:00 y 05:00 h, se desprende una fuerte fragancia de las inflorescencias de primer día, y éstas proporcionan por otra parte una buena plataforma de aterrizaje para los coleópteros, quienes pueden llegar a permanecer por horas en una misma inflorescencia.

Al igual que en Bactris spp, las flores masculinas de A. mexicanum forman en su conjunto la "unidad de atracción" hacia las inconspicuas flores femeninas localizadas en el interior de las inflorescencias. Esta característica puede ser

El reportaje y la literatura debe tener gran importancia en el campo de búsqueda del polinizador

"Lugos de búsqueda" de los Coleopteros ?

→ extent of xenogamia

importante en el caso de que los polinizadores que llegan a una inflorescencia de primer día, atraídos principalmente por el aroma, encuentren un sitio de cópula con alimentos en abundancia y permanezcan allí hasta ser atraídos por una inflorescencia en anthesis de primer día llevando el polen que ha sido liberado durante la noche.

podría estar de acuerdo la idea con algunas familias individuales que tienen relaciones

¿? que otros factores (después) sería relevante

Brewer's study in Costa Rica. Wild polination - ascertado?

Xenogamia en Cholcho: Causado x pres. de sel. en estos ambientes aciles son tus ideas respecto a que Chamaedorea (40 spp) en el mismo ambiente todos son dioico?

FENOLOGIA FLORAL DE LA POBLACION

Introducción.

La periodicidad de la floración en árboles de climas tropicales, donde las fluctuaciones anuales de temperatura son menos marcadas que en regiones templadas, puede ser muy pronunciada (Alvim, 1964, citado por Fournier, 1974).

Según el mismo Alvim (1974, citado por Fournier, 1976), se pueden reconocer cuatro hábitos de floración en plantas tropicales: especies siempre florecientes en producción continua de flores; especies con floración no estacional que muestran variaciones tanto entre individuos como entre las ramas de un mismo individuo; especies de floración gregaria, indefinida pero sincronizada en todas las plantas de una área dada; y especies con floración estacional.

Tradicionalmente, se consideraba a

los factores ambientales físicos como responsables de la floración. Se han llegado a mencionar incluso casos de especies con diferentes hábitos de floración cuando se encontraban en diferentes condiciones ambientales (Clements, 1956; Alvim, 1964, citados por Fournier y Salas, 1966).

Fournier y Salas, en su recopilación bibliográfica sobre fenología en zonas tropicales, señala las teorías de Waring y Hillman sobre las posibles causas que disparan la floración, como los estímulos fotoperiódicos y los cambios en el nivel de hormonas y carbohidratos.

El mismo autor sugiere que la fenología de floración en zonas tropicales está influenciada por variaciones climáticas ligeras de humedad y temperatura, que actúan como factor-gatillo de la misma.

Frankie et al (1974), en su recopilación de estudios de biología floral en árboles tropicales de las selvas de Costa Rica, mencionan que

en la Selva Alta Perennifolia ("Bosque Tropical Lluvioso") existe un hábito de floración con periodicidad regular, pudiendo existir un marcado ciclo estacional de dicho fenómeno.

Investigadores como Janzen (1967) y Holtum (1953, citado por Frankie et al, 1974) sugieren que la sucesión de temporadas de sequía y humedad son importantes para "disparar" la respuesta de floración y que la mayor parte de la misma ocurre en los períodos de "estación seca".

Entre los principales factores señalados como posibles "gatillos" de la floración, se cuentan la humedad y los cambios en el fotoperíodo (Njoku, 1958-63, citado por Frankie et al, 1974), lo que según Scott (1966, citado por Fournier y Salas, 1966) permite condiciones favorables de germinación para la época de lluvias subsiguientes.

En esta sección se describen los eventos fenológicos durante el período de floración en la Selva Alta Perennifolia de "Los Tuxtlas", Ver.

Metodología.

El comportamiento poblacional durante la floración se siguió en los individuos reproductivos de A. mexicanum de cuatro de los sitios permanentes de observación para la demografía de la palma (Piñero et al, 1977). Tres de estos sitios son los llamados "sitios estables" A, B, y C, cada uno con una área aproximada de 600 m². El cuarto sitio es un "sitio perturbado", D, que presenta una abertura en el dosel, causada por la caída de un árbol hace aproximadamente ocho años, y que tiene una área aproximada de 650 m² (Martínez, 1980). Asimismo, se siguió este comportamiento en los individuos marcados para las observaciones del desarrollo de las yemas florales.

En estos sitios se registraron cada dos a cuatro mañanas, durante 46 días del 12 de marzo de 1978 al 27 de abril del mismo año, el número de inflorescencias abiertas y su posible edad, el número de inflorescencias del ciclo pasado (inflorescencias secas) y el número de inflorescencias

dañadas (abiertas y comidas).

La edad de las inflorescencias se calculó en función de sus características florales en las primeras horas de su primero, segundo y tercer día. En cada individuo de A. mexicanum se siguió el destino de cada una de ellas anotando: la fecha de registro de la espata (primera vez que se detectó); la fecha de apertura y la fecha en que por primera vez se detectó daño en algunas de ellas. (ver tabla 6).

Resultados y discusión.

Las yemas de las inflorescencias comienzan a emerger desde mediados de febrero hasta mediados de marzo.

Según se puede observar en la figura 9, la apertura de las inflorescencias se verifica desde principios de abril hasta principios de mayo, registrándose la mayor cantidad de aperturas entre el 5 y el 25 de abril.

Tabla 6.- Relación de las inflorescencias de individuos de A. mexicanum en los sitios permanentes de observación para la demografía de la palma. El número de inflorescencias registradas corresponde al ciclo de 1978. Fecha final de registro: 24 de marzo.

sitio	No de inflorescencias.	No de individuos	No de inflorescencias/individuo.	No de inflorescencias abiertas.	No de inflorescencias dañadas.	No de inflorescencias cerradas.
A	74	43	1.72	68	3	3
B	47	27	1.74	39	3	2
C	14	11	1.27	11	1	2
D	125	40	3.12	80	22	16
Total	260			208	29	23

Si asumimos que A. mexicanum tiene un sistema de polinización cruzada, las posibilidades de que una inflorescencia en receptividad femenina sea polinizada y fecundada dependen de la disponibilidad de polen viable en este momento, es decir de la presencia de inflorescencias en anthesis masculina y de la posibilidad de que el vector lo transporte viable a ella.

Para conocer la posibilidad, en cada uno de los sitios A, B, C y D, de que una inflorescencia de primer día sea polinizada con polen proveniente de una inflorescencia de segundo día, se graficaron para cada sitio y para cada día el número de coincidencias entre ellas.

La figura 9 muestra, para cada sitio el número de inflorescencias abiertas y la figura 10 el número de coincidencias de inflorescencias de primero y segundo día del 1 al 30 de abril.

El sitio D presenta 64 inflorescencias abiertas por día y un número de coincidencias equivalente a 2.0, es decir 2 coincidencias por día durante

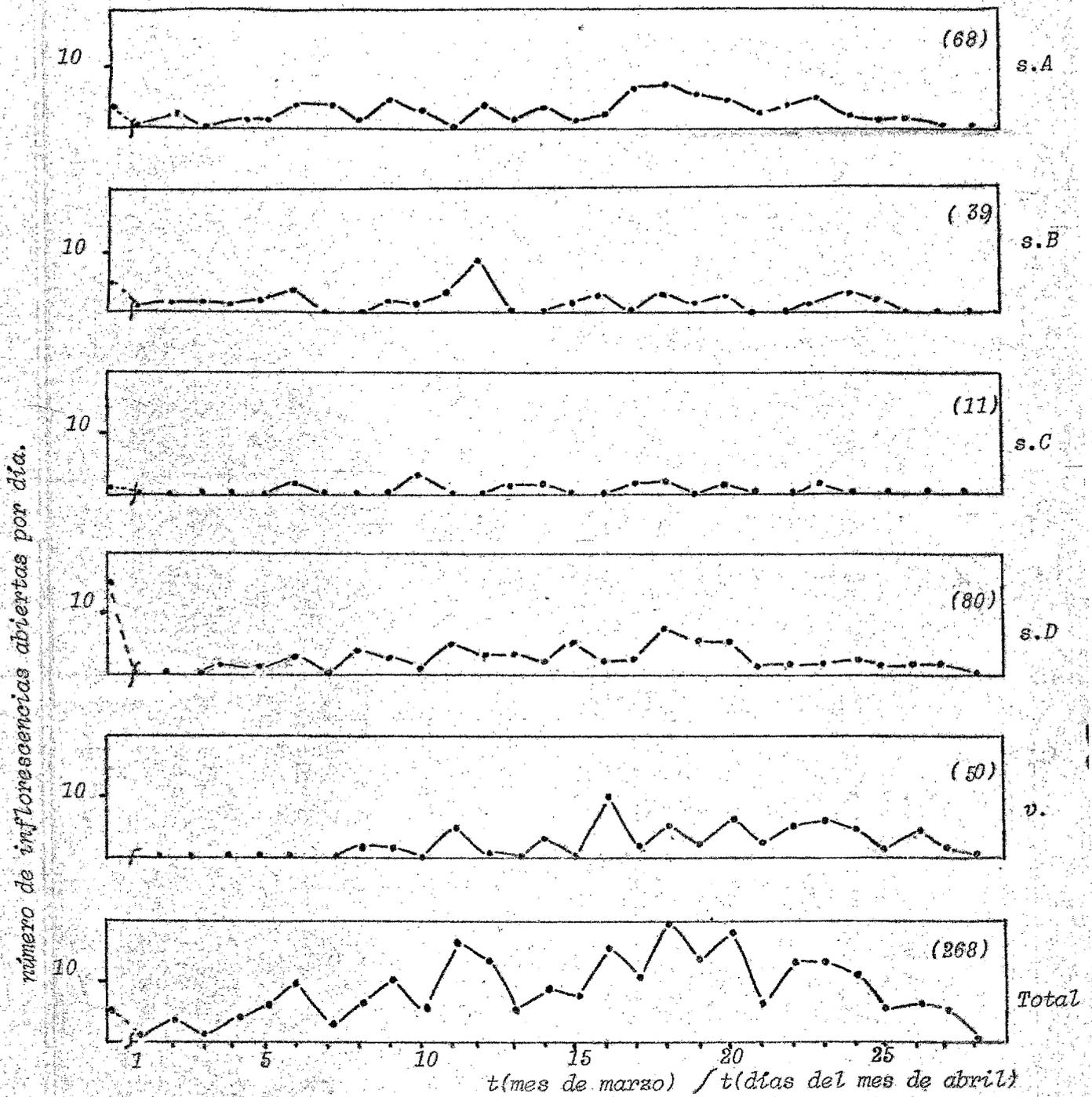


Figura 9 .- Número de aperturas de inflorescencias por día durante la floración. (s.A;B;C y D) sitios permanentes de observación. (v) inflorescencias seguidas en su desarrollo. Entre paréntesis el número de inflorescencias.

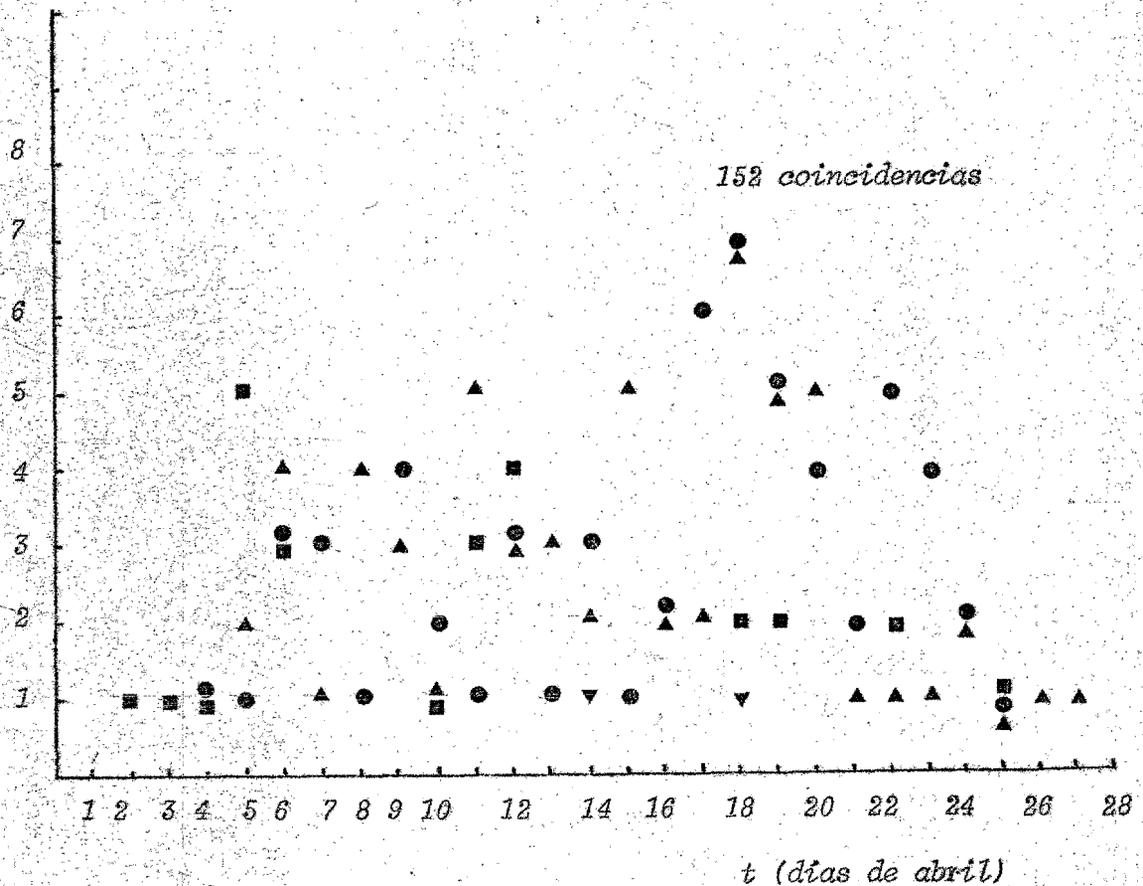


Figura 10 .- Número de coincidencias de inflorescencias en antesis femenina con inflorescencias en antesis masculina durante el mes de abril.

(●) inflorescencias en antesis femenina del sitio A.
 (■) inflorescencias en antesis femenina del sitio B.
 (▼) inflorescencias en antesis femenina del sitio C.
 (▲) inflorescencias en antesis femenina del sitio D.

Antesis femenina

Dubitación

treinta días, a pesar de que, para el 25 de marzo, el 16 % de las inflorescencias habían abierto sin que se pudiera anotar el día de su apertura, por lo cual no se pudieron calcular las coincidencias.

El sitio A presentó 65 inflorescencias abiertas durante el mes de abril, y 2.07 coincidencias por día. El sitio B, con 26 inflorescencias abiertas, presentó 0.87 coincidencia por día. Y el sitio C, con 10 inflorescencias abiertas en el mismo lapso de tiempo, tuvo un número de coincidencias igual a 0.07, es decir 0.07 posibilidades diarias de que, en un mes de floración, una inflorescencia de primer día sea alcanzada por polen proveniente de una inflorescencia de segundo día en una área de 600 m².

En promedio, para los 4 sitios, se encontraron $43.5^{+26.3}$ inflorescencias abiertas, con $38^{+29.4}$ coincidencias en 30 días, lo que significa 1.27 coincidencias por día durante el mes de abril en 600m², es decir aproximadamente una coincidencia diaria.

En los trabajos sobre fenología en zonas tropicales, se reconoce ampliamente la interacción entre la fenología floral y los sistemas de polinización, así como la influencia que sobre la fenología tienen los factores físicos y bióticos. Existe relación entre las condiciones físicas, el tiempo en el que ocurre la floración y ciertas condiciones del comportamiento de los polinizadores (Eisikowitch, 1975).

Contrariamente a lo propuesto por Auvréville (1938), Høltum (1953) y Shimper (1963) (citados por Frankie et al, 1974), sobre la coincidencia de la mayor parte de la floración de árboles tropicales de bosque húmedo durante los períodos de clima seco, Frankie et al encuentran que en el bosque tropical húmedo de Costa Rica la floración no se realiza estacionalmente, sino en forma extendida. Sin embargo, muchas especies florecen durante la primera temporada seca, entre los meses de enero y abril, y la primera temporada húmeda,

entre abril y agosto.

Los mismos autores ponen de relieve que en dichas selvas existe una organización estacional y espacial, tanto de los sistemas de polinización o "recursos florales" como de los frutos y semillas. Esta organización genera patrones de periodicidad arbórea que nos ayudan a entender las relaciones de las plantas con los animales que se alimentan de ellas. Dicho de otro modo, señalan patrones de polinización que pueden ser influenciados por la actividad de los polinizadores, como podría ser el caso de la "no-superposición" de los períodos de floración de especies congéneres, quienes podrían estar evitando así la competencia por los "servicios" de los polinizadores (Janzen, 1966, 1968.).

Si bien, en el estrato inferior de una *Salva Alta Perennifolia* predomina la floración extendida, existen algunas especies que florecen estacionalmente y en forma masiva, al igual

de lo que ocurre para las especies del estrato superior(Frankie, 1975).

En el caso de Astrocaryum mexicanum, habiendo revisado las variaciones en humedad y temperatura para los meses de marzo y abril de 1978, encontramos que aparentemente la apertura de las espatas no tiene relación con los pequeños cambios climáticos ocurridos durante la floración. Esta especie florece en la segunda parte de la época de sequía, con periodicidad anual y en forma masiva. Tiene por consiguiente una floración sincronizada.

Este tipo de floración masiva concuerda con el síndrome de cantarofilia, y es precisamente durante esta época seca cuando los pequeños insectos tienen dificultades para mantener grandes poblaciones, pues las fuentes de humedad son reducidas, a excepción de los coleópteros e himenópteros visitantes de flores(Janzen, 1968).

No sería extraño pues que los cambios en la comunidad de insectos, asociados con las ca-

racterísticas de la estación seca, influenciaran a las plantas utilizadas por los insectos y viceversa. (Janzen, 1948).

En el caso de A. mexicanum cabría preguntarse en qué medida la posibilidad de un encuentro exitoso entre una inflorescencia en antesis femenina y otra en antesis masculina depende de la capacidad de vuelo y de la actividad de visita de los insectos, y ésta a su vez de la densidad de inflorescencias presentes en un sitio dado.

La existencia de tasas diferenciales de desarrollo en las yemas de inflorescencias de la palma muestra una tendencia a coincidir en un período de floración, más allá de cuyos límites aumentan las posibilidades de una floración infructuosa. Aparentemente, para 1978, la floración no tiene relación directa con las variaciones climáticas ocurridas durante su temporada. Sin embargo, la floración se localiza al final de la época de "secas", cuando se alcanzan las temperaturas máximas más

altas y quizá sea la época de mayor variación térmica diaria.

Podría ser en este caso que las inflorescencias de Astrocaryum mexicanum proporcionarían a los insectos sitios húmedos, resguardados, con alimento y protegidos de los cambios de temperatura.

MECANISMOS DE CRUZA

Introducción.

El concepto de sistemas genéticos fue acuñado por Darlington en 1939 (Grant, 1975). Según Grant, se define por el conjunto de factores que determinan el balance entre la copia de los genotipos y la variabilidad genotípica en la reproducción.

El hecho más importante en este balance es el nivel de equilibrio que se establece entre la adecuación para asegurar la supervivencia inmediata y la flexibilidad para una respuesta adaptativa potencial a los futuros cambios en el medio (Stebbins, 1950).

Para White (1954, citado por Stern y Roche, 1974) los sistemas genéticos incluyen los siguientes factores: tipos de reproducción en las poblaciones y su relación con la dinámica y carac-

terísticas demográficas de éstas, como por ejemplo densidad poblacional, grado de panmixia o de autofecundación, proporción de sexos, grado de entrecruza; ciclo cromosómico (según si la meiosis es normal en ambos sexos o anormal en uno o ambos), índice de recombinación y presencia de polimorfismo.

Según Darlington y Mather (citados por Grant, 1975), el sistema de cruzamiento o "breeding system" se define por todos aquellos componentes de los sistemas genéticos que determinan el grado de diferencias genéticas entre los gametos que van a formar cigotos.

Los sistemas de cruzamientos son todos aquellos mecanismos fisiológicos y morfológicos que controlan la relativa frecuencia de fertilización cruzada o autofertilización en una población o grupo taxonómico (Heywood, 1975).

Como lo han tratado Elridge (1975), Proctor y Yeo (1973), Bawa y Setter (1969), la influencia de los sistemas de cruzamiento opera a nivel

de la población, ya que regula las posibilidades de recombinación de los gametos a través del mecanismo de la reproducción.

Existe una gran diversidad de sistemas de cruzamiento, que incluye en sus extremos a la polinización cruzada y a la autopolinización, respectivamente. Las variadas mezclas de autopolinización y polinización cruzada pueden darse, ya sea por combinación de hermafroditismo y autocompatibilidad, o bien por la existencia en una misma planta de flores cleistógamas (que no se abren y son necesariamente autógamas) y de flores clasmógamas (abiertas y con estambres y estigmas expuestos) (Grant, 1975).

El mismo autor apunta en sus trabajos de sistemas de cruzamientos que la polinización cruzada se lleva a cabo mediante el dioicismo, la heterostilia, el hermafroditismo con autoincompatibilidad y el monoicismo con autoincompatibilidad. Sin embargo, aunque no está asegurada por ellos,

la polinización cruzada está fomentada por el monoicismo, el ginodioicismo, la autoincompatibilidad incompleta y el hermafroditismo combinado con protandria o protogínea.

La autopolinización por su parte se cumple con la cleistogamia y autogamia de yemas florales, y es fomentada por la autogamia predominante (Grant, 1975).

Dentro de la gran diversidad de sistemas genéticos, que según Grant (1975) "forman un amplio espectro desde los más abiertos hasta los más cerrados", numerosas hipótesis se han planteado para explicar bajo qué condiciones resultan favorecidas las especies o representa para ellas una ventaja selectiva el tener determinado tipo de sistema (Gadgil y Solbrig, 1972; Grant, 1958; Salisbury, 1942; Stebbins, 1950.).

Grant considera que dentro de una población vegetal la "apomixis obligada" es un sistema de recombinación cerrado, que la "autogamia" es un sistema de recombinación restringido,

Respecto a breeding systems:
Tienen algunos ideas respecto a lo aparentemente enorme
paradoja entre: i) la variabilidad genética causada x siste de
rep. abierto y ii) las cantidades enormes de carga genética
(genetic load) detectados en varias poblaciones?

98

y que la "fecundación cruzada" es un sistema de re-combinación abierto.

Las plantas que poseen un sistema de recombinación restringido producen una nueva variación a intervalos, y las que poseen un sistema de recombinación abierto tienen un flujo de variaciones que generan nuevas combinaciones de genes a cada generación, los cuales estarán siendo eliminados por medio de la Selección Estabilizante.

Actualmente, se reconoce una correlación entre el tipo de sistema de cruzamiento y los diferentes estadios sucesionales desde los habitats perturbados de los estadios sucesionales tempranos, donde se encuentran sistemas de cruzamiento ("sistemas de recombinación", Grant, 1975) cerrados como autogamia y/o autocompatibilidad (Stebbins, 1958, citado por Cruden, 1976) hasta los estadios sucesionales tardíos ("habitats cerrados", según la clasificación de Salisbury, 1944, citado por Grant, 1975), donde encontramos sistemas de cruzamiento abiertos, es decir con tendencia a la xenogamia.

Cruden, en 1976, propone una correlación entre la relación P-0 (número de granos de polen-número de óvulos) de una especie y el hábitat o el estadio sucesional en que se encuentra, puesto que los P-0 son una parte integrante del sistema de cruzamiento. Y, al igual que la relación entre los extremos del espectro autogamia-xenogamia, se encuentra una variación entre las relaciones polen-óvulos, que se incrementa significativamente desde los hábitats perturbados hasta los últimos estadios sucesionales.

Bawa(1973), en su estudio de los sistemas de cruce en una comunidad tropical, menciona cómo, después de haberse creído que en los sistemas tropicales predominaba la autocompatibilidad, debido a la presencia de floración sincrónica, a la escasa movilidad en distancia de los polinizadores y a las bajas densidades de población en árboles de Selva Alta Perennifolia ("Bosque Tropical Lluvioso"), se presenta un cambio a partir de los trabajos de Ashton(1969) y Janzen(1971), quienes hablan de la

predominancia de especies arbóreas que presentan polinización cruzada.

El mismo Bawa encuentra en una comunidad de aproximadamente 130 especies arbóreas un 54 % de ellas que son autoincompatibles, un 4 % autocompatibles, 22 % dióicas y 10 % monóicas.

Levin(1975), en un estudio exhaustivo de los trabajos sobre los sistemas de recombinación en selvas tropicales, ha encontrado sistemas de recombinación abiertos y una gran proporción de dioicismo. Dentro de los sistemas de cruzamiento que promueven la polinización cruzada, este autor resume los siguientes: autoincompatibilidad, floración asincrónica, largos períodos de cruzamientos (Frankie, Baker y Opler, 1974), y presencia de polinizadores a larga distancia (Dresler, 1967; Janzen, 1971; Williams y Dodson, 1972; Heinrich y Gilbert, 1973).

En el estudio del sistema de cruzamiento de un organismo, además de la biología floral, es preciso determinar el sistema de polinización y la naturaleza misma de los sistemas de cruza, es

decir establecer los porcentajes relativos de autocompatibilidad y autoincompatibilidad (Bawa, 1974).

En esta sección se exploran para A. mexicanum la presencia de autocompatibilidad o la de autoincompatibilidad.

Metodología.

Las metodologías empleadas se irán detallando a lo largo de cada uno de los apartados.

Resultados y discusión.

1. Polinizaciones controladas.

Para estos experimentos se seleccionaron 82 individuos de A. mexicanum con yemas florales. La selección se realizó con base en la accesibilidad de las inflorescencias, por lo que se trata de individuos situados a la orilla de las veredas o cercanos a zonas con aberturas en el dosel.

En todos los casos, las yemas de las inflorescencias se aislaron con bolsas de poliniza-

ción varios días antes de su apertura, así como después de haber efectuado los tratamientos. Las bolsas utilizadas fueron fabricadas con malla de nylon ("malla fina"), blancas, y algunas de color verde. Las inflorescencias se emascularon cortando las raquillas que portan las flores masculinas y retirando las flores masculinas de las triadas de la base de las raquillas. Los tratamientos se efectuaron durante el período de gomosidad del estigma que se había localizado en las observaciones de la secuencia fenológica de floración.

El polen utilizado para las polinizaciones cruzadas se tomó de raquillas de inflorescencias previamente embolsadas que se encontraban en antesis masculina, esto es en su segundo día de apertura. Para las autopolinizaciones se utilizó el polen de una raquilla de la misma inflorescencia en su primer día.

Posteriormente a los tratamientos, y antes de la época de la caída de los frutos, en los meses de agosto y septiembre (Piñero, 1979), se colec-

taron y contaron para cada inflorescencia el número de frutos desarrollados y el número de flores femeninas no desarrolladas. Se midió por otra parte el tamaño y el peso de los frutos y finalmente se contó el número de cicatrices florales femeninas que corresponde al número de flores femeninas en la inflorescencia. En los casos en los que no se pudo contar el número de cicatrices, debido al estado de pudrición del eje de la inflorescencia, se midió el largo de éste, pues existe una relación alométrica entre el número de flores femeninas y el largo del eje.

El primer experimento de polinizaciones se realizó en inflorescencias emasculadas a las que se polinizó con "polen externo", es decir proveniente de otra inflorescencia en antesis masculina. Los tratamientos se efectuaron a las 0, 3, y 9 h a partir de la apertura de la espata (ver tabla 7).

Es interesante notar que en las inflorescencias recién abiertas no se obtuvo ningún fruto.

El porcentaje de frutos desarrollados va aumentando a medida que aumenta el tiempo entre la apertura de la espata y el de la polinización, hasta alcanzar un máximo (84.5% de frutos desarrollados) en los tratamientos efectuados a las 6 horas de abrirse la inflorescencia, aproximadamente entre las 09:00 y las 10:00 h. (Figura 1).

Con el objeto de comparar con los anteriores tratamientos, se trataron inflorescencias que no habían sido previamente aisladas, permitiendo así el acceso a los visitantes. En este caso se procedió a emascular y aislar a las inflorescencias, habiéndolas dejado respectivamente 0, 3, 5 y 7 horas expuestas a los visitantes (ver tabla 8).

Al igual que en el primer experimento, no se desarrollaron frutos en inflorescencias con 0 hora de exposición, y el porcentaje máximo de frutos desarrollados se encontró hacia las 6 y 7 horas de expuesta la inflorescencia.

De ambos experimentos se desprende

Tabla 7.- Polinizaciones controladas. Porcentajes de frutos desarrollados en inflorescencias emasculadas, polinizadas y aisladas.

<i>horas después de abierta la inflorescencia.</i>	<i>porcentaje de frutos desarrollados</i>	
0	0.0 %	0.0 %
3	37.5 %	38.7 %
6	37.3 %	57.6 %
9	48.0 %	

Tabla 8.- Polinizaciones controladas. Porcentajes de frutos desarrollados en inflorescencias emasculadas y aisladas, que se habían dejado previamente al acceso de los vitidadores.

<i>horas después de abierta la inflorescencia.</i>	<i>porcentaje de frutos desarrollados</i>	
0	0.0 %	0.0 %
3	61.0 %	67.4 %
5	82.75%, 86.5%, 44.8%	
7	76.0 %	89.21 %

que en el período localizado entre las 3 y 8 horas después de abrirse la inflorescencia, la mayoría de las flores femeninas son receptivas. El estigma, pues, no es receptivo al abrirse la inflorescencia, y la polinización se completa entre las 6 y 8 horas posteriores, plazo que corresponde al período de gomosidad del estigma encontrado en la secuencia fenológica de floración.

2. Exclusión selectiva.

Se aislaron inflorescencias inmaduras pertenecientes a 36 individuos de A. mexicanum distribuidos en una área de 900m² y divididos en dos clases de altura: individuos de 1 a 2 m e individuos de más de 2 m. En cada clase de 18 individuos se aislaron grupos de 6 inflorescencias, a razón de una por individuo, con bolsas de tres tamaños diferentes de abertura de malla: malla fina, con una abertura de 300 μ ; malla mediana, con una abertura de .15 cm; y malla gruesa, con abertura de 0.25 cm.

Las bolsas de malla fina utilizadas para el experimento eran de nylon, mientras que las de malla mediana y gruesa eran de material plástico(1).

Con la malla gruesa quedaron excluidos los coleópteros de mayor tamaño, es decir de aproximadamente 0.42 cm a 0.95cm de diámetro. Con la malla mediana se excluyeron principalmente trigonas y estafilínidos grandes, de aproximadamente 0.23 a 0.25 cm de diámetro, dejando pasar a dípteros y coleópteros de talla pequeña, menores a 0.14 cm de diámetro. Por último, con la malla fina se excluía a todos los visitantes.

En la tabla 9 se evidencia el porcentaje de frutos desarrollados en inflorescencias previamente aisladas con los tres tamaños de abertura de malla.

(1) La abertura de las mallas se midió en diagonal entre dos vértices de la abertura.

En las inflorescencias de individuos pertenecientes a la categoría de 2 o más metros, embolsadas con malla fina, se encontró un 27.2 % de frutos desarrollados y ninguno en las inflorescencias pertenecientes a individuos de 1 a 2 m.

En las inflorescencias aisladas con malla mediana se encontró un 93 % de frutos desarrollados en ambas clases de altura.

Por último, en las inflorescencias aisladas con malla gruesa se desarrollaron 96.7 % de las flores femeninas de los individuos entre 1 y 2 m y 92 % de las de los individuos de más de 2 m.

Con el fin de evaluar los resultados obtenidos en inflorescencias tratadas con las diferentes aberturas de malla, se comparó el porcentaje de frutos desarrollados por medio de la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1974). Dicha prueba, no paramétrica, utiliza los rangos de variación entre muestras (ver tabla 9).

Tabla 9 .- Porcentaje de frutos desarrollados en inflorescencias de A. mexicanum aisladas con bolsas de tres diferentes tamaños de abertura de malla. Entre paréntesis se indica el número de inflorescencias tratadas en cada caso. Los valores no unidos por una línea indican diferencias significativas. $p < 0.001$ %.

tamaño de los individuos.	porcentaje promedio de frutos desarrollados.		
	malla fina	malla mediana	malla gruesa
1-2 m	0.0% (18)	93.0% (5)	96.7% (6)
> 2 m	27.2% (8)	93.0% (5)	92.0% (4)

Nota: cuando no se podía contar el número de flores femeninas, debido al estado de pudrición del eje, se estimó éste mediante una correlación entre el número de flores femeninas y el largo del eje de la inflorescencia. ($r=0.6061197$, $m=3.32630$, $b=2.63422$) donde y =total de flores femeninas de una inflorescencia y x =largo del eje de la inflorescencia.

Prueba de Kruskal-wallis = H_c no paramétrica con factor de corrección para rangos "atados".

Why? ←

How? ↓

Se encontraron diferencias significativas entre los resultados obtenidos con la malla fina y mediana y los obtenidos entre la fina y la gruesa. En cambio, entre los resultados obtenidos con las mallas mediana y gruesa, no aparecieron diferencias significativas.

Con estos experimentos de aislamiento selectivo se evidencia el concurso de un vector de polinización capaz de pasar a través de las mallas mediana y gruesa y no así por la malla fina.

Entre las inflorescencias aisladas con bolsas de malla gruesa, con las que se excluían los escarábidos grandes, y las aisladas con malla mediana, de las que se excluían las trigonas y los estafilínidos grandes, no se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos. Este hecho descarta la posibilidad de que los polinizadores sean trigonas o estafilínidos de talla grande, quedando como posibles vectores los dípteros y coleópteros pequeños.

En las inflorescencias aisladas con malla fina se encontró un pequeño porcentaje de producción de frutos, debido quizá a daños en las bolsas correspondientes, hechas de material más blando que el de las otras. Si no se toman en cuenta estos porcentajes, la falta de producción de frutos en las inflorescencias aisladas con la malla fina descarta la posibilidad de autogamia y posiblemente la existencia de polinización por viento.

3. Sistemas de cruzamiento.

Con el fin de conocer los mecanismos de cruzamiento, se hicieron polinizaciones controladas. Las autopolinizaciones se efectuaron con polen proveniente de flores masculinas de la misma inflorescencia en antesis femenina y las polinizaciones cruzadas con polen de flores masculinas proveniente de una inflorescencia de segundo día, es decir en antesis masculina.

Todos los experimentos se realizaron entre las 08:00 y 12:00 horas, en inflorescencias

que habían sido aisladas con bolsas de malla fina antes de su apertura. Se hicieron cuatro repeticiones de cada tratamiento (ver tabla 10).

Los resultados arrojan un promedio de 15.25 % de frutos desarrollados en el caso de la autopolinización. Y en los experimentos de polinización cruzada se obtuvo un 68 % de frutos.

En condiciones naturales la única posibilidad de autopolinización se daría por medio de los movimientos de los pequeños visitantes entre las flores femeninas y masculinas de una misma inflorescencia durante el período de receptividad femenina.

Sin embargo, según vimos en los experimentos de polinizaciones controladas, tanto para las inflorescencias polinizadas artificialmente como para las que se habían dejado al acceso libre de los polinizadores, la mayor producción de frutos se da entre las 3 y 8 horas después de abierta la inflorescencia, cuando las flores masculinas aún no

Tabla 10 .- Porcentaje de frutos desarrollados en los tratamientos de autopolinización y polinización cruzada.

Tratamiento	% de frutos desarrollados	% promedio de frutos desarrollados.
autopolinización con polen inmaduro de una flor masculina de la misma inflorescencia.	0.0	
	0.0	+ 33.2
	32.0	15.25
	41.0	- 15.25
	42.5	
polinización cruzada con polen de una inflorescencia en antesis masculina.	70.0	
	57.2	+ 10
	64.1	68.5
	80.0	- 19

han entrado en antesis y el polen no ha sido liberado. Por lo tanto, si consideramos que en antesis femenina el polen de las flores masculinas de la misma inflorescencia está inmaduro, la única forma de que un vector de polen llegue a una flor femenina receptiva sería aquel proveniente de una inflorescencia de segundo día, donde el polen ha sido expuesto y puede ser acarreado.

Los frutos desarrollados de flores femeninas polinizadas con polen proveniente de la misma inflorescencia carecen de embriones, lo que pone de relieve la autoincompatibilidad, ya sea por dicogamia o por incompatibilidad química. Esta incompatibilidad puede actuar en cualquier estadio entre la polinización y la fertilización, ya sea porque el polen no germine, porque el tubo polínico no penetre el estigma, o porque lo haga lentamente, todo esto controlado genéticamente. Como apunta Allard (1966), dioicismo e incompatibilidad están controlados genéticamente y aseguran una total polinización cruzada.

En el caso de A. mexicanum la separación temporal (dicogamia) sería el mecanismo que más influye para prevenir la autopolinización, aun y cuando los pequeños visitantes pudiesen sacar polen de las flores masculinas al escarbar en ellas para comer y depositarlo en los estigmas de las flores femeninas durante sus continuos movimientos por la inflorescencia.

Como apunta Ashton (1969), la eficiencia de la polinización cruzada depende en parte de la efectividad del vector, quien, a su vez, depende de la distancia que tiene que recorrer durante la vida del grano de polen, así como de los hábitos de forrajeo si se trata de un vector animal. Dicha eficiencia depende además de las propiedades intrínsecas de la planta, incluyendo las adaptaciones florales que favorecen la polinización cruzada y la simultaneidad de la floración.

En Astrocaryum mexicanum concurren monoicismo y dicogamia (protogínea) junto con auto-

incompatibilidad, mecanismos que asegurarían la polinización cruzada. Y aun considerando que los polinizadores no vuelen a través de grandes distancias, la densidad de la palma es alta, lo que facilita el número de encuentros exitosos de polen viable con estigmas receptivos.

A. mexicanum se propaga pues por medio de semillas derivadas de polinización cruzada entre individuos monóicos, con el concurso de pequeños coleópteros. Es, pues, una especie con individuos xenógamos y protogíneos.

CONCLUSIONES

Astrocaryum mexicanum presenta unidades de atracción que concuerdan con el síndrome de cantarofilia.

Entre las características de estas unidades, podemos señalar :

- a) presencia de una inflorescencia masiva.
- b) flores femeninas inconspicuas.
- c) flores masculinas como atrayentes principales por su polen y sus tejidos carnosos.
- d) desprendimiento de aroma durante la antesis femenina y masculina.

Asimismo encontramos características que representan o suponen paralelismos con otras especies de palmas como Bactris spp e Hydriastele microspadix que Essig (1973) agrupa en la categoría de palmas con flores polinizadas por pequeños escarabajos, protogíneas, que permiten alimentación

y apareamiento y que presentan floración masiva.

Las inflorescencias de la palma representan para los coleópteros un sitio importante de oviposición, como es el caso de Arum nigrum (Knoll, 1926, citado por Proctor y Yeo, 1978), o bien un sitio de apareamiento.

Estas características concuerdan con las proposiciones de la mayoría de los autores, según las que el color y el olor de la unidad de atracción reflejan la sensibilidad visual y olfativa de los polinizadores, al igual que la morfología floral refleja el tamaño y la actividad de forrajeo del animal. Esto es que ciertos factores que conforman la unidad de atracción y la unidad de polinización de una especie son reflejo de una evolución recíproca entre las especies y sus polinizadores.

En cuanto a las características de los sistemas de cruce de Astrocaryum mexicanum, se insistió en que ésta es una palma monóica, pro-

togénea e autoincompatible, con todo lo cual, según Grant (1951), quedaría asegurado un tipo de polinización cruzada.

Asimismo, podemos descartar la posibilidad de polinización por viento, siguiendo los resultados de los experimentos de exclusión selectiva.

Entre los visitantes de las inflorescencias de A. mexicanum, es probable que Coleópterus sp y Mistrops sp sean los polinizadores, por sus características de actividad y presencia durante los períodos de antesis femenina y masculina.

A. mexicanum florece al final de la época seca, en forma estacional y marcadamente masiva. Este hecho resulta contrario a la predominancia de floración extensiva en el estrato inferior de una Selva Alta Perennifolia, evocada por Frankie (1975). Estos hábitos de floración, aunados a las características florales de la palma, hacen de las inflorescencias de ésta sitios protegidos, húmedos

y con alimentos, disponibles para los pequeños
coleópteros polinizadores.

BIBLIOGRAFIA

- ALLARD , R.W. Principles of plant breeding (Wiley, New-York , 1966).
- ASHTON , P.S. "Speciation among tropical forest trees, some deductions in the light of recent evidence," (Biological Journal Linnean Society, 1, 155-196. 1969).
- BAKER , H.G. y I. BAKER . "Some anthecological aspects of the evolution of nectar-producing flowers, particulary amino-acid production in nectar", in V.H. HEYWOOD, Taxonomy and Ecology, pp 243-264 (London and New York, 1973).
- BAKER , H.G. "Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics." in Tropical trees as living systems, TOMLINSON y ZIMMERMAN, pp57-82 (Harvard, 1974.).
- BAKER , H.G. y I. BAKER "Studies of nectar constitution and pollinator-plant co-evolution." in GILBERT L.E. y P.H. RAVEN eds, Animal and plant co-evolution, pp 100-139. (Texas University Press, Austin, 1975).

- BAKER, H.G. "Mistake"pollination as reproductive system with special reference to the caricaceae.", in BURLEY J. y B.T. STYLES eds, Tropical trees variation, breeding and conservation, pp.161-169 (Linnean Society Symposiums series n°2, Academic Press, London, 1975).
- BAWA, K.S. "Breeding systems of trees species of a lowland tropical community, and their evolutionary significance.", *Evolution* 28, pp 85-92(1974).
- BURLEY, J. "Genetics systems and genetic conservation of tropical pines.", in BURLEY, J. y B.T.STYLES, eds, Tropical trees variation breeding and conservation, pp 80-100(Academic Press, London, 1975).
- CRUDEN, R.W. "Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios." in BURLEY, J. y B.T.STYLES eds, Tropical trees variation breeding and conservation, pp 171-178(Academic Press, London, 1975).
- CRUDEN, R.W. "Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants.", *Evolution* 31(1)pp 32-46 (1977).

- DRESSLER, R.L. "Pollination in euglossine bees.",
Evolution vol.22, pp 202-210(1968).
- EISIKOWITCH, D. "Mode of pollination as a consequence of ecological factors.", in HEYWOOD, V.H., ed, Taxonomy and Ecology, vol.5, pp 283-288(Academis Press, London, 1973).
- ESSIG, B.F. "Pollination in some New Guinea palms.",
Principes, vol.17(3), pp 75-90.(1973).
- ESSIG B.F. Observations on pollination in *bactris*"
Principes, vol.15(1)pp 20-24.(1971).
- FAEGRI, R. y L. VAN DER PIJL. The principles of pollination ecology, 2d ed.(Pergamon Press, Germany, 1971).
- FISHER, B.J. y E.H. MOORE jr "Multiple inflorescences in palms(arecaceae), their development and significance.", *Botanische Jahrbücher*, B.D. vol.98(4)pp 573-611(1977).
- FLORES, S. "Estudio de la vegetación del cerro "el Vigía" de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", Veracruz.", tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM(1971).
- FOURNIER, L.O. y S.SALAS "Algunas observaciones sobre la dinámica de floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón." *Revista de Biología Tropical*, vol.14(1)pp 75-85.(1966).

- FRANKIE, G.W. "Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with special emphasis on bee-pollination systems." in BURLEY, J. y B.T.STYLES eds. Tropical trees variation, breeding and conservation, pp 151-159 (Academis Press, London, 1975).
- FRANKIE, G.W. "Tropical forest phenology and pollinator plant co-evolution.", in GILBERT, L.E. y P.H.RAVEN eds. Animal and plant co-evolution, pp 192-209. (Texas University Press, Austin, 1975).
- FRANKIE, G.W., H.G.BAKER y P.A.OPLER "Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica." Journal of Ecology, vol. 62, pp 881-919. (1974).
- GARCIA, C. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (offset, Larios, México, 1964).
- GRANT, V. "The fertilization of flowers." Scientific American, vol. 184, pp 52-56. (1951).
- GRANT, V. Genetics and flowering plants. (Columbia University Press, New York, 1975).

- JANZEN, D.H. "Co-evolution of mutualism between ants and acacias in Central America." *Evolution*, vol. 20(3) pp 249-275 (1966).
- JANZEN, D.H. "Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants." *Science*, vol. 171, pp 203-205. (1971).
- JANZEN, D.H. y W.T. SHOENER. "Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season." *Ecology*, vol. 49(1), pp 96-110. (1968).
- KNUTSON, R.M. "Temperature measurements of the spadix of Symplocarpus foetidus L. Nutt." *American Midl Naturalist* 88, pp 251-254. (1972).
- LEVIN, D.A. "Pest pressure and recombination systems in plants." *American Naturalist* 109, pp 437-452. (1975).
- MARCIOR, L.W. "Co-evolution of plants and animals - systematic insight from plant-insect interaction." *Taxon*, vol. 20(1), pp 17-21. (1971).
- MARTINEZ, R.M. "Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una Selva Alta Perennifolia." Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, (1980).

- MEEUSE, B. J. D. The story of pollination, pp 82-201
(Ronald Press Co, 1961)
- MEEUSE, B. J. D. "Anthecology, floral morphology and Angiosperm evolution.", in HEYWOOD, V. H. ed. Taxonomy and Ecology, (London, 1973).
- MOGEA, J. P. "Pollination in *Salacca edulis*." Principes 22(2), pp 56-63. (1978).
- MOORE, H. E. jr "The major groups of palms and their distribution." Gentes Herbarium 11(2) pp27-141. (1973).
- PIÑERO, D. "El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical." Tesis Maestro en Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM (1979).
- PIÑERO, D. y J. SARUKHAN. "The average reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm." enviado para su publicación a Journal of Ecology (1981).
- PIÑERO, D, J. SARUKHAN y P. ALBERDI, "The cost of reproduction in a tropical palm." enviado para su publicación a Journal of Ecology (1981).

PIÑERO, D., J. SARUKHAN y E. GONZALEZ, "Estudios demográficos en plantas, A. mexicanum Lieb. Estructura de las poblaciones." Boletín de la Sociedad Botánica de México, 37, pp 69-118. (1977).

PENNINGTON, T., D. y J. SARUKHAN. Arboles tropicales de México. (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, S.A.G. y F.A.O. México, 1968).

PRANCE, T., G. y J., R. ARIAS, "A study of the floral biology of Victoria amazonica." Acta Amazonica 52(2) pp 109-139 (1975).

PROCTOR, M. y P. YEO, . The pollination of flowers. (Collins, London, 1973).

SARUKHAN, J. Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonica en la planicie costera del Golfo de México. Tesis Maestro en Ciencias, Colegio de posgraduados, E.N.A. Chapingo (México, 1968).

SARUKHAN, J. "Studies on the demography of tropical trees.", in TOMLINSON P., B. y N., H. ZIMMERMAN eds. Tropical trees as living systems. (Cambridge University Press, 1978.)

- SARUKHAN, J. "Demographic problems in tropical systems.", in SOLBRIG, O.T. ed. Demography and evolution in plant populations. Botanical Monographs, 15 (Blackwell Scientific Publ., Oxford, 1980).
- SCHMID, R. "Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). I: inflorescence and floral morphology; phenology." *Principes* 14(1) pp 3-9 (1970).
- SCHMID, R. "Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). II: pollination by syrphid flies." *Principes* 14(2), pp 39-49. (1970).
- SCHROEDER, C.A. "Temperature elevation in palm inflorescences." *Principes* 5, pp 26-28 (1978).
- SOLBRIG, O.T. "On the relative advantages of cross and self fertilization." *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63, pp 262-276. (1976).
- SOTO, M. "Algunos aspectos climáticos de la región de "los Tuxtlas", Ver.", in GOMEZ POMPA, A. et al. Regeneración de selvas. (C.E.C.S.A., México, 1976.).

- SOUSA, M. "Ecología de las leguminosas de "los Tuxtias", Ver.". *Anales del Instituto de Biología*, 39, serie botánica, pp 121-160. (UNAM, 1968).
- STEBBINS, G.L. Variation and Evolution in plants. (Columbia University Press, New-York, 1950.).
- STERN, R. y L. ROCHE. Genetics of forest ecosystems. 6. Ecological Studies, (Springer Verlag, New York, 1974).
- TOMLINSON, P.B. y P.K. SODERHOLM, "The flowering and fruiting of *Corypha elata* in south Florida.". *Principes* 19(3), pp 83-99 (1975).
- UHL, N.W. y H.E. MOORE, jr, "Correlations of inflorescence, Flower struture and floral anatomy with pollination in some palms.", *Biotropica* 9 (3), pp 170-190. (1977).
- UHL, N.W. y H.E. MOORE, jr, "The protection of pollen and ovules in palms.". *Principes* 17(4) pp 111-150. (1973).
- ZAR, J.H. Biostatistical Analysis. (Prentice Hall, London, 1974).