

0037671<sup>2</sup>



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**Crecimiento y Reproducción de *Vanilla planifolia*  
(ORCHIDACEAE) en Usila, Oaxaca.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
**MAESTRIA EN CIENCIAS  
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)**  
P R E S E N T A  
**BIOL. MARIANA HERNANDEZ APOLINAR**

DIRECTORA DE TESIS: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

MEXICO, D. F.

JULIO 1997

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



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.

*A mis padres,  
a mis hermanos  
y a Mark*

# INDICE

## I. Introducción

I.1 Presentación del estudio	1
I.2 El cultivo de la vainilla	2
I.3 Marco conceptual y teórico	4
I.3.1 Asignación de recursos	4
I.3.2 El costo de reproducción y el esfuerzo reproductivo	5
I.3.3 Evaluación de los costos de reproducción	6
I.3.3.1 Estimación de la biomasa	6
I.3.3.2 Estimación del costo neto de la reproducción: método alternativo	7
I.3.4 Costos de la reproducción en orquídeas	9
I.4 Objetivos e hipótesis del estudio	11
I.5 Organización de la tesis	11

## II. Historia natural de *Vanilla planifolia*

II.1 <i>Vanilla</i>	12
II.2 Biología reproductiva	12
II.3 Forma de crecimiento de <i>Vanilla planifolia</i>	14
II.3.1 Arquitectura	14
II.3.2 Módulo de crecimiento	15

## III. Materiales y métodos

III.1 Sitio de estudio	17
III.2 Selección de individuos	19
III.3 Evaluación de los costos de reproducción	20
III.3.1 Experimentos de polinización	20
III.3.2 Criterios generales para la polinización manual en los dos experimentos	21
III.4 Variables para evaluar la producción de estructuras reproductivas y el crecimiento vegetativo	22

### A) Reproducción

III.4.1 Efecto de los tratamientos sobre la producción de frutos ("fruit set")	22
III.4.1.1 Variación individual de la producción anual de frutos maduros por planta	23
III.4.1.2 Producción anual de frutos maduros por tratamiento	25
III.4.1.3 Efecto acumulado de la aplicación continua del tratamiento sobre la producción de frutos maduros	25
III.4.1.4 Pérdida de frutos a lo largo de su período de desarrollo	26

III.4.1.5 Efecto del nivel de polinización sobre el volumen de los frutos	27
<b>B) Crecimiento vegetativo</b>	
III.4.2 Dinámica de la producción de meristemos y módulos	28
III.4.3 Cambio relativo promedio del número de meristemos apicales o número de módulos	29
III.4.4 Efecto anual de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos)	29
III.4.5 Efecto acumulado de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número de total de módulos)	30
<b>IV. Resultados</b>	
<b>A) Reproducción</b>	
IV.1 Experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8)	31
IV.1.1 Efecto de la frecuencia de polinización sobre la producción de frutos ("fruit set")	31
IV.1.1.1 Variación individual de la producción de frutos maduros por planta	31
IV.1.1.2 Producción anual de frutos maduros por tratamiento	33
IV.1.1.3 Efecto acumulado de la aplicación continua del tratamiento sobre la producción de frutos maduros	37
IV.1.1.4 Pérdida de frutos a lo largo de su periodo de desarrollo	39
IV.1.1.5 Efecto de la frecuencia de polinización sobre el volumen de los frutos	41
IV.2 Experimento de intensidad de polinización (I0, I50 e I100)	42
IV.2.1 Efecto de la frecuencia de polinización sobre la producción de frutos ("fruit set")	42
IV.2.1.1 Variación individual de la producción de frutos maduros por planta	43
IV.2.1.2 Producción anual de frutos maduros por tratamiento	47
IV.2.1.3 Efecto acumulado de la aplicación continua del tratamiento sobre la producción de frutos maduros	49
IV.2.1.4 Pérdida de frutos a lo largo de su periodo de desarrollo	51
IV.2.1.5 Efecto de la frecuencia de polinización sobre el volumen de los frutos	53
<b>B) Crecimiento vegetativo</b>	
IV.3 Experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8)	54
IV.3.1 Dinámica de la producción de meristemos y módulos	54
IV.3.1.1 Meristemos apicales	54
IV.3.1.2 Módulos	54

IV.3.2 Cambio relativo promedio del número de meristemas apicales o módulos a través del tiempo	57
IV.3.2.1 Meristemas apicales	57
IV.3.2.2 Módulos	57
IV.3.3 Efecto anual de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos)	59
IV.3.4 Efecto acumulado de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos)	60
<b>IV.4 Experimento de intensidad de polinización (I0, I50 e I100)</b>	<b>60</b>
IV.4.1 Dinámica de la producción de meristemas y módulos	60
IV.4.1.1 Meristemas apicales	60
IV.4.1.2 Módulos	61
IV.4.2 Cambio relativo promedio del número de meristemas apicales o módulos a través del tiempo	61
IV.4.2.1 Meristemas apicales	61
IV.4.2.2 Módulos	61
IV.4.3 Efecto anual de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos)	65
IV.4.4 Efecto acumulado de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos)	65
<b>V. Discusión</b>	
<b>V.1 Evaluación de los costos de reproducción</b>	<b>67</b>
V.1.1 Reproducción	68
V.1.2 Crecimiento	70
V.1.3 Efectos acumulados	74
V.1.3.1 Reproducción	74
V.1.3.2 Crecimiento	76
V.1.4 Plantas con reproducción intermitente	77
<b>V.2 Otros factores que afectan la fructificación</b>	<b>79</b>
V.2.1 Endogamia y depredación	79
V.2.2 Floración, limitación por polinizadores y autogamia en <i>Vanilla planifolia</i>	79
<b>V.3 Manejo comercial de <i>V. planifolia</i></b>	<b>82</b>
<b>VI. Conclusiones</b>	<b>86</b>
<b>Referencias</b>	<b>88</b>
<b>Apéndice A</b>	<b>98</b>

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a las personas involucradas en la asesoría y revisión de esta tesis: M. en C. Irene Pisanty Baruch, Dr. Jorge Meave del Castillo, Dr. James Ackerman, Dr. Miguel Franco Baqueiro, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Dra. María Teresa Valverde Valdés y Dra. Ana Mendoza Ochoa.

Muy especialmente quisiera agradecer a Javier Múgica Amaya y Miguel Angel Soto Arenas el haberme invitado a participar en el Proyecto “Diversificación de cafetales”, donde se inserta la presente investigación. Nuevamente a Miguel Angel Soto Arenas y Jorge Meave del Castillo por su ayuda en el diseño de la metodología. Asimismo, a María del Carmen Mandujano e Yvonne Vargas por su valiosa colaboración en el análisis y la discusión de los datos.

No debo olvidar el apoyo económico y administrativo brindado para el desarrollo de esta tesis del Programa de Aprovechamiento Integral de los Recursos Naturales (PAIR-UNAM), la Asociación Agrícola Local de Usila y la Asociación Morada de Colibríes de la misma comunidad.

El apoyo académico y laboral de Javier Múgica, Irene Pisanty y Teresa Valverde ha sido fundamental en mi desempeño.

El trabajo de campo y gabinete hubiese sido muy pesado y aburrido sin la ayuda de Javier Múgica, Miguel Angel Soto, Jorge Meave, Irene Pisanty, Gabriela Montes, Efraín Tovar, Manuel Vargas, Longino Tenorio, Lydia Martínez, Irene Sánchez, Sergio Mendoza, Eduardo Pérez, Ligia Esparza y Elena Vilchis, gracias!

Finalmente, de manera muy especial debo agradecer a todos los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología, Laboratorio de Ecología y del Programa de Aprovechamiento Integral de los Recursos Naturales su apoyo, compañía y amistad brindada.

# I. INTRODUCCION

## I.1 Presentación del estudio.

En este trabajo de tesis se aborda el aspecto de la producción de frutos en *V. planifolia* a través del análisis de los costos de la reproducción, concebido según la teoría de historias de vida (Waller, 1988; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*). Evitando los métodos destructivos, los costos de la reproducción sobre el crecimiento vegetativo pueden evaluarse a partir de conteos y mediciones de la unidad básica de construcción de las plantas (módulo, *sensu* Harper, 1981). Este método indirecto fue propuesto por Silvertown y Rabinowitz en 1984 (*inédito*). Así, bajo este punto de vista, los cambios en el patrón de construcción de una planta pueden ser interpretados, en términos económicos, como el resultado de los compromisos ("trade-offs") que existen entre los distintos componentes de la historia de vida de una planta (*i.e.* crecimiento, reproducción y sobrevivencia). En el presente estudio se abordan aspectos relacionados con la asignación diferencial de recursos a la producción de estructuras reproductivas y vegetativas (*i.e.* esfuerzo reproductivo). Para ello, se define el módulo de *Vanilla planifolia* y se evalúan dos parámetros, crecimiento vegetativo y producción de flores y frutos, en individuos bajo distintos niveles de polinización.

La investigación ha sido apoyada por el Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales (PAIR), Facultad de Ciencias, UNAM, y pretende fortalecer la producción de vainilla en la zona de la Chinantla a través de varias investigaciones reunidas en el Proyecto: "Producción de vainilla en Usila, Oaxaca". Bajo un esquema que contempla tanto la investigación como el desarrollo, se han abordado tres líneas de estudio: 1) producción de flores y frutos; 2) propagación y establecimiento de esquejes (segmentos de tallos) en viveros y 3) condiciones y estructura de las plantaciones (Múgica A., 1992). Los resultados de estos trabajos permitirán dar las bases para el manejo óptimo del cultivo, a fin de que la producción de vainilla sea planificada y acorde con las características propias de la especie y la región de la Chinantla.

El Proyecto "Producción de vainilla en Usila, Oaxaca" se inserta en una investigación de mayor escala titulada "Diversificación de cafetales", centrada en la búsqueda de alternativas de manejo

para los cafetales de baja altura en la región, cuyos propietarios se vieron gravemente afectados por el desplome del precio comercial del café a finales de la década de los 80's. Dado que este fenómeno económico tiende a ser recurrente, es preferible tener varias alternativas rentables, acordes a las condiciones naturales, y que no impliquen un detrimento en la alta diversidad biológica de la región de la Chinantla (Hernández *et al.*, 1988; Múgica A., 1992; López-Paniagua, *inédito*).

### **1.2 El cultivo de la vainilla.**

El sabor y el aroma de la vainilla son fácilmente reconocidos en el mundo. Estos son característicos de los frutos de vainilla fermentados a través de un proceso conocido como "curado" o "beneficio". El género *Vanilla* cuenta con más de 100 especies (Correll, 1944; Purseglove *et al.*, 1981), sin embargo, en el mercado internacional sólo se manejan tres de ellas: *Vanilla planifolia* Andrews, *Vanilla pompona* Schiede y *Vanilla tahitiensis* Moore (Medellín M., 1993). Los frutos curados de estas plantas, por sus propiedades químicas, se utilizan ampliamente en la industria alimenticia, farmacéutica y de perfumería (Castillo M., 1989). *V. tahitiensis* se usa exclusivamente en la perfumería y *Vanilla planifolia* es la especie con más demanda en las otras actividades. Por ello, es la especie de vainilla más ampliamente cultivada en el mundo (Gunston, 1971; Purseglove *et al.*, 1981).

Antiguamente, los frutos de vainilla ("tlilxóchitl": flor negra, en nahuatl) formaban parte del tributo exigido por los aztecas a los pueblos Totonacos y Chinantecos, ya que se utilizaban en su imperio como saborizante del chocolate (Código Mendocino, en Dillon, 1942; Weitlaner y Castro, 1973; Bevan, 1987).

Después de la llegada de los europeos al Nuevo Mundo, la vainilla formó parte de las numerosas plantas tropicales con valor comercial que fueron introducidas a Europa (Childers *et al.*, 1959). En Europa hubo varios intentos por iniciar su producción, especialmente en sus colonias del trópico, pero la baja densidad y/o la ausencia de polinizadores fueron las principales limitantes en la expansión del cultivo (Conley, 1980). Por esta razón, durante mucho tiempo los principales abastecedores de esta especie fueron los países de donde la vainilla era nativa (*i.e.* México y Centroamérica; Gordillo G., 1988). A mediados del Siglo XIX, un hecho que modificó este marco

fue el descubrimiento de la autocompatibilidad en las flores de la especie (*i.e.* fecundación posible con el propio polinario; Purseglove *et al.*, 1981; Davis, 1983). Este carácter significó un cambio radical en el cultivo de la vainilla y a partir de este momento la ausencia de polinizadores no implicó pérdidas económicas, ya que a través de distintos métodos de polinización manual se garantizó la producción de frutos (Conley, 1980; Davis, 1983 y *inédito*). Bajo este esquema, se intensificó el cultivo de vainilla y pasó de ser uno de tipo artesanal a uno comercial (Conley, 1980).

La polinización manual de las flores de vainilla es común hoy en día, pero se ha observado que un amplio número de flores por inflorescencia es polinizado en la práctica, hecho que puede significar un descenso en el tiempo de vida media reproductiva, o incluso la muerte de las plantas (Leakey, 1971; Davis, 1983, *inédito*; Gordillo G., 1988; Castillo M., 1989). Con base en estas observaciones, en algunas zonas de México y el mundo se ha tratado de regular la producción de frutos por individuo (Davis, 1983). No obstante, se ha observado que generalmente el número de flores que se poliniza y el número de frutos que se deja madurar cambia entre regiones y se basa principalmente en la experiencia del productor (Leakey, 1971).

La región de Papantla, Veracruz ha sido la principal productora de vainilla en México (Curti, 1985; Medellín M., 1993). Una de las prácticas agrícolas recomendada por la Dirección General de Culturas Populares para esta zona, es la polinización y mantenimiento de cinco flores y frutos por inflorescencia (Curti, 1985; Sr. Raymundo Pérez, *com. pers.*). Sin embargo, no se conoce la justificación o la base para recomendar este número y lo más probable es que se base en la experiencia empírica de los cultivadores de la especie. Ante una polinización excesiva de flores que pretende cosechas también abundantes, este valor ha representado el límite máximo de flores polinizadas y frutos mantenidos por inflorescencia ("cargado").

Esta misma práctica de manejo se ha implementado en la región de la Chinantla, en el municipio de San Felipe Usila, Oaxaca (Sr. Refugio Medinilla, *com. pers.*). Esta región es relativamente joven en la producción comercial de vainilla, a pesar de que cuatro especies y una variedad del género *Vanilla* son nativas del lugar: *V. planifolia* Andrews ex Jackson, *V. planifolia* var. *sylvestris* Schiede, *V. odorata* Prest, *V. pompona* Schiede y *V. inodora* (M. A. Soto Arenas, *com. pers.*).

Dado que aparentemente entre los chinantecos el cultivo de la vainilla no forma parte de una tradición cultural, como es el caso de Papantla, la Unidad Papantla de Culturas Populares brindó la asesoría necesaria para el establecimiento del cultivo en la Chinantla (Hernández *et al.* 1988). Así, se puede afirmar que, de manera general, el sistema productivo de *Vanilla planifolia* en la zona chinateca es una réplica del modelo papantleco en todos sus aspectos.

De acuerdo con Davis (1983; *inédito*), el éxito del cultivo comercial de la vainilla requiere de un manejo apropiado para cada sitio, a fin de producir frutos con una calidad aceptable en el mercado. De esta forma, el traslado de modelos productivos de una localidad a otra sin ninguna modificación o adecuación puede dar lugar a grandes fracasos financieros, o a incrementos en el tiempo de rentabilidad de los cultivos. Dicho de otra forma, la producción de un cultivo y su expansión hacia nuevas zonas debe estar sustentada por una serie de estudios que permitan establecer las estrategias de manejo para cada región en particular.

### **L.3 Marco conceptual y teórico.**

**L.3.1 Asignación de recursos.** La asignación de recursos es uno de los principales conceptos en la teoría de las historias de vida. Este concepto fue formalizado por Cody (1966) a través del "Principio de Asignación", que se basa en la idea de que existe una cantidad limitada de recursos, la cual debe ser asignada a las distintas funciones vitales de un individuo: el crecimiento, la reproducción y el mantenimiento o sobrevivencia (Cody, 1966; Thompson y Stewart, 1981; Bloom, 1986; Reekie y Bazzaz, 1987a,b; Ronsheim, 1988; Stearns, 1992). Con base en lo anterior, se establece que la asignación de recursos hacia una de las funciones vitales (mantenimiento, crecimiento o reproducción) excluye a las otras, generando compromisos o conflictos (*i.e.* "trade-offs") entre ellas (Ronsheim, 1986; Reznick, 1992; Stearns, 1992).

La asignación de recursos en las plantas es un proceso se refiere a la captura y transformación de energía, vía la fotosíntesis o la absorción de nutrientes, y la manera en la que son distribuidos entre los distintos órganos del individuo (Sarukhán, 1976; López M., 1986, entre otros). El patrón de asignación es un indicador de cómo los compromisos entre el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia han sido resueltos por los organismos (Antonovics, 1980). Debido a que el

patrón de asignación varía a lo largo del ciclo de vida, dependiendo de factores tales como la edad, el tamaño, el sexo y los cambios ambientales (Bell, 1984), resulta importante conocer cómo los organismos distribuyen sus recursos y cuál es el compromiso que existe entre sus distintas funciones vitales en el tiempo. Asimismo, a través de la descripción de los patrones de asignación, se pueden establecer hipótesis sobre el efecto de la selección natural en el reparto óptimo de los recursos y sus consecuencias sobre la adecuación de una población (Stearns, 1992).

**L3.2 El costo de reproducción y el esfuerzo reproductivo.** Una porción del presupuesto total de recursos es asignada a la reproducción y ha sido denominada costo de la reproducción (Reekie y Bazzaz, 1987a,b; Primack y Hall, 1990). En términos fisiológicos, este costo se refiere a los recursos que utiliza un individuo, en un momento dado, para su reproducción, por lo que no están disponibles para su uso presente ni futuro en ninguna otra de las funciones vitales del organismo (Lloyd, 1980; Stephenson, 1981; Reznick, 1985; Primack y Hall, 1990; Stearns, 1992; Primack *et al.*, 1994).

La proporción de los recursos asignados a la reproducción está relacionada con la frecuencia o el número de eventos reproductivos en la vida (Schaffer y Gadgil, 1975; Begon *et al.*, 1986). Los individuos pueden concentrar su actividad reproductiva en un sólo episodio, denominados semélparos, o pueden reproducirse repetidamente, en cuyo caso se conocen como iteróparos (Begon *et al.*, 1986; Bazzaz y Ackerly, 1992). En el primer caso generalmente las plantas mueren después de haberse reproducido, ya que maximizan la asignación de recursos hacia la producción de flores, frutos y semillas (Silvertown y Lovett-Doust, 1993), lo que implica que prácticamente no quedan recursos para continuar viviendo y creciendo. Como en el segundo caso las plantas se reproducen varias veces a lo largo de su vida, el desempeño reproductivo en un momento dado afectará positiva o negativamente, pero no hacen imposible, el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia posteriores (Shaffer y Gadgil, 1975; Stearns, 1976, 1992; Silvertown y Lovett-Doust, 1993). Por ejemplo, en las orquídeas *Tipularia discolor* y *Tolumnia variegata* se ha observado que las altas tasas de reproducción en un año implican descensos en el crecimiento vegetativo posterior (Snow y Whigham, 1989; Calvo, 1993).

El análisis del esfuerzo reproductivo es una forma de evaluar los costos de reproducción (Reznick, 1975, 1992). En las plantas, el esfuerzo reproductivo implica la desviación de recursos de la actividad vegetativa hacia la reproducción (Bazzaz y Ackerly, 1992). Bajo esta perspectiva, los costos de la reproducción implican en las plantas una asignación de energía distinta entre la producción de estructuras reproductivas y vegetativas (Waller, 1988; Lu y Watson, *inédito*; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*). Los compromisos que surgen durante la asignación de recursos han sido poco evaluados en las plantas (Reekie y Bazzaz, 1987, a,b; Horvitz y Schmeske, 1988; Snow y Whigham, 1989; Fox y Stevens, 1991). Los dos métodos que se conocen para evaluar los costos de reproducción en las plantas son, por un lado, la estimación de la biomasa reproductiva y, por el otro, el costo neto de la reproducción, es decir, el análisis de la correlación entre la reproducción y el crecimiento vegetativo.

### **1.3.3 Evaluación de los costos de la reproducción.**

**1.3.3.1 Estimación de la biomasa.** En la mayoría de los estudios sobre el esfuerzo reproductivo, éste ha sido evaluado de manera puntual en el tiempo a través de la relación entre el peso seco de las distintas estructuras reproductivas sobre el peso seco total de la planta (Thompson y Stewart, 1981; Reekie y Bazzaz, 1987a; Lovett-Doust, 1989; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*). Este método se ha difundido ampliamente y está fundamentado en los siguientes supuestos: 1) los recursos son asimilados y almacenados en forma de carbono y 2) los constituyentes principales del peso seco en las partes de una planta son los compuestos de carbono, de ahí que el peso seco sea una medida fácil para aproximarse a la asignación de energía y carbono. Dada la importancia de la biomasa, los modelos teóricos se han centrado principalmente en ésta variable (Antonovics, 1980). No obstante la amplia difusión de este método se ha cuestionado por diversas razones, entre las que se destacan las siguientes:

En primer lugar, el peso seco de las partes de una planta puede no reflejar exactamente los patrones de asignación de los recursos (Thompson y Stewart, 1981; Lovett-Doust, 1989), es decir, la calidad de los recursos puede ser mayor en una estructura reproductiva que en una vegetativa, aunque ambas tengan el mismo peso (Lovett-Doust, 1989).

Por otra parte, en la práctica es difícil separar las partes vegetativas de las reproductivas, además de que no hay un consenso acerca de si las estructuras accesorias en las inflorescencias (*i.e.* raquis, tallos, escapos, etc.) forman parte de la biomasa reproductiva (Thompson y Stewart, 1981; Lovett-Doust, 1989). Asimismo, la separación en términos funcionales (vegetativos o reproductivos) es complicada, ya que existen inflorescencias, flores, frutos, brácteas, pedúnculos y corolas fotosintéticamente activos y por lo tanto, son parcialmente autosuficientes, por lo que pueden modificar el cálculo de los costos de la reproducción (Bazzaz *et al.*, 1979; Reekie y Bazzaz, 1987a,b; Lovett-Doust, 1989; Tran *et al.*, 1995; Silvertown y Rabinowitz, *médito*). Así, la distinción de partes vegetativas y reproductivas evita la sobreestimación de los costos de la reproducción (Silvertown y Rabinowitz, *médito*).

En tercer lugar, la construcción modular y la consecuente dinámica de crecimiento de las plantas han sido ignoradas al evaluar la asignación de recursos a través de la medida de proporciones estáticas de biomasa (Silvertown y Rabinowitz, *médito*).

En cuarto lugar, la descendencia en las plantas se ha evaluado generalmente en términos sexuales, la mayoría de los trabajos han medido el desempeño de los individuos de acuerdo con las estructuras sexuales y pocos han tomado en cuenta la influencia de la propagación vegetativa en los patrones de asignación (Waller, 1988; Newell, 1991).

Finalmente, debido a que las evaluaciones de biomasa se efectúan realizando una sola cosecha, se ignora que la asignación de recursos es distinta a lo largo del ciclo de vida (McGraw y Garbutt, 1990 a, b; Silvertown y Rabinowitz, *médito*). A través de varias cosechas en el tiempo se ha tratado de dar solución a este problema, pero se ha reconocido que la integración de la información puede ser difícil, especialmente cuando no se tiene forma de saber si los individuos no reproductivos y reproductivos difieren en términos fisiológicos, genéticos y morfológicos (Primack y Hall, 1990).

**1.3.3.2 Estimación del costo neto de la reproducción; un método alternativo.** A nivel fenotípico la mejor forma de evaluar el esfuerzo reproductivo es demostrando que la reproducción tiene un efecto de disminución del crecimiento posterior, es decir, se debe reconocer un

compromiso entre el crecimiento y la reproducción (Waller, 1988; Lovett-Doust, 1989; Snow y Whigham, 1990; Stearns, 1992). La forma más directa para evaluar este compromiso es a través de la manipulación de estructuras reproductivas en individuos adultos, alterando así el patrón de asignación de recursos (Primack y Hall, 1990; Primack *et al.*, 1994; Lēhūla y Syrjānen, 1995; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*). En este método la manipulación (manual) se refiere al incremento o disminución controlada (total o parcial) del número de estructuras reproductivas (inflorescencias, flores, frutos y semillas). Como en teoría las plantas tratadas de esta manera reasignarán los recursos de crecimiento hacia la reproducción y viceversa, las diferencias en el crecimiento entre los distintos tratamientos que se lleven a cabo indicarán de manera indirecta, el costo reproductivo (asignación reproductiva). Es decir, proporcionarán una medida de la fracción del presupuesto de recursos que no está dedicando la planta a su crecimiento o reproducción (Primack y Hall, 1990; Snow y Whigham, 1990 Primack *et al.*, 1994; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*).

La base para interpretar en términos económicos esta disyuntiva son el análisis de la morfología y los patrones de construcción de una planta (White, 1984; Waller, 1988; McGraw y Garbutt, 1990 a,b; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*). En este caso, aún cuando el costo de reproducción se determine a nivel individual, su evaluación a una escala fina (*i.e.* a través del seguimiento de la dinámica modular) permite describir el desempeño de las plantas a varias escalas: la planta total, la ramificación o crecimiento vegetativo, la producción de ramets y la producción de inflorescencias, flores y semillas (Waller, 1988; Silvertown y Rabinowitz, *inédito*).

Las asociaciones entre los caracteres reproductivos y vegetativos deben analizarse cuidadosamente, ya que se pueden confundir y "enmascarar" los efectos de varios factores. Por ello, a fin de comprender los procesos que tiene lugar en una planta, se deben analizar los datos sobre su crecimiento como el resultado de las asociaciones entre los efectos de distintas variables tales como los sistemas de entrecruzamiento, los polinizadores y síndromes de dispersión, y las variaciones ambientales. Así, con base en estas asociaciones es posible hacer predicciones teóricas al observar las diferencias en la asignación relativa al crecimiento y la reproducción (Waller, 1988).

Considerando los patrones de construcción, pero desde un punto de vista práctico y no para explicar procesos, varios agrónomos, horticultores e ingenieros forestales han desarrollado estudios en especies de importancia económica (White, 1984).

El método del costo neto de la reproducción intenta resolver los siguientes problemas que se han presentado en el método de estimación de la biomasa (Silvertown y Rabinowitz, *inédito*):

1) Con la remoción de las estructuras reproductivas la planta transfiere los recursos asignados a la reproducción hacia el crecimiento. Con este corte se elimina la posible contribución de las estructuras reproductivas a los costos de reproducción; 2) la asignación reproductiva se ve como un proceso dinámico que afecta el crecimiento de las plantas, impacto que es evaluado a través del análisis de la dinámica modular en el tiempo y 3) al evaluar los patrones de asignación en individuos adultos se evita suponer un comportamiento fisiológico similar en plantas con distinto estadio de vida.

El método de la evaluación del costo neto de la reproducción tiene algunas variantes, ya que los costos de reproducción se han determinado con base en el número de descendientes (*i.e.* plántulas, semillas, frutos, inflorescencias y brotes) en una estación y la tasa de sobrevivencia, fecundidad y crecimiento futuro en los progenitores (Horvitz y Schemske, 1988; Ackerman y Montalvo, 1990; Primack y Hall, 1990). En la mayoría de los casos se han manipulado estructuras reproductivas y vegetativas relacionando su respuesta con la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad en los años subsiguientes a la práctica (Horvitz y Schemske, 1988; Ackerman, 1989; Snow y Whigham, 1989; Zimmerman y Aide, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990; Fox y Stevens, 1991; Jennersten, 1991; Primack *et al.*, 1994; Lehtilä y Syrjänen, 1995). Como en éstos casos, en el presente estudio se manipulan las estructuras reproductivas de *Vanilla planifolia* y se evalúa la respuesta en términos de crecimiento a corto y mediano plazo.

**1.3.4 Costos de la reproducción en orquídeas.** Dentro de las plantas vasculares, las orquídeas resultan ser un grupo excelente para explorar la amplia variedad de historias de vida debido, principalmente, a que se puede modificar la asignación de recursos a la reproducción con

sólo controlar los niveles de polinización a través de la manipulación de los polinarios (conjunto de granos de polen). De esta forma, el compromiso en la asignación relativa de recursos al crecimiento y la reproducción puede ser descrito con más detalle (Calvo, 1990; Nilsson, 1992).

La mayoría de los estudios de costos de reproducción en las orquídeas se han hecho con plantas epífitas (Ackerman, 1989), donde se ha observado que existen comportamientos relacionadas con los patrones de polinización, hábitats y fenología (Snow y Whigham, 1989).

En las orquídeas con polinización cruzada comúnmente se ha observado una baja proporción de frutos en relación con el número de flores formadas (Nilsson, 1992). Esta respuesta parece ser un fenómeno común en la familia (Darwin, 1887 en Bawa y Webb, 1984; Bierzychudek, 1981; Rico-Gray y Thien, 1987; Zimmerman *et al.*, 1989; Calvo, 1993) y generalmente se ha interpretado en términos de la escasez y eficiencia de los polinizadores (Janzen *et al.* 1980; Schemske, 1980; Zimmerman y Aide, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990). Por otra parte, en varios de los estudios donde se han evaluado experimentalmente los costos de la reproducción se ha concluido que en el corto plazo (*i.e.* estacional) el esfuerzo reproductivo tiene efectos sobre la asignación de recursos al crecimiento y la reproducción (Ackerman, 1989; Snow y Whigham, 1989; Zimmerman y Aide, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990). Esto se ha concluido a partir de las observaciones hechas en individuos adultos reproductivos y no reproductivos.

El resultado anterior fue observado al manipular manualmente la producción de frutos en individuos de *Cypripedium acaule* (Cochran, 1986 en Primack y Hall, 1990), *Ionopsis utricularioides* (Montalvo y Ackerman, 1987), *Encyclia krugii* (Ackerman, 1989), *Tipularia discolor* (Snow y Whigham, 1989), *Aspasia principissa* (Zimmerman y Aide, 1989), *Epidendrum ciliare* (Ackerman y Montalvo, 1990), *Cyclopogon cranichoides* (Calvo, 1990) y *Cypripedium acaule* (Primack y Hall, 1990; Primack *et al.*, 1994) y asociar un incremento en la producción de frutos a un descenso en el crecimiento, medido generalmente como una reducción en el incremento del área foliar y a reducción en la reproducción posterior, dado por una menor producción de flores y frutos en años subsecuentes.

#### **1.4 Objetivos e hipótesis del estudio.**

El objetivo general fue determinar las consecuencias de distintos niveles de polinización, definidos por el número o porcentaje de flores polinizadas por inflorescencia, sobre el crecimiento y la reproducción de *Vanilla planifolia*.

Particularmente, se evaluaron y describieron los efectos a corto plazo de los distintos niveles de polinización controlada sobre el patrón de producción de frutos y el crecimiento vegetativo de *Vanilla planifolia* (costos de reproducción en la misma estación reproductiva). Asimismo, se evaluaron y describieron los efectos de los distintos niveles de polinización controlada sobre el crecimiento vegetativo y la reproducción de *Vanilla planifolia* al término del segundo y tercer año de aplicación de un mismo tratamiento (costos de reproducción acumulados). A partir de esta información, se conjuntaron elementos para sentar las bases de un manejo comercial más eficiente de la vainilla.

En el presente estudio se supuso que el incremento reproductivo en *Vanilla planifolia* tiene consecuencias negativas sobre el crecimiento y la reproducción futura. Así, este costo de la reproducción se vería reflejado en una menor producción de inflorescencias y flores por individuo en el siguiente periodo reproductivo, además de un descenso en el crecimiento vegetativo durante el periodo correspondiente entre dos o más eventos reproductivos.

#### **1.5 Organización de la tesis.**

La tesis está dividida en seis capítulos. El Capítulo II describe los aspectos sobresalientes de la historia natural de *V. planifolia*. La metodología que se siguió para evaluar los costos de reproducción en la especie de estudio se presenta en el Capítulo III. Los resultados, la discusión y las conclusiones de la investigación se abordan en los Capítulos IV, V, VI, respectivamente. Además, se incluyeron el listado de las referencias bibliográficas y un Apéndice (A).

## **II. HISTORIA NATURAL DE *Vanilla planifolia*.**

### **II.1 *Vanilla*.**

El género *Vanilla*, perteneciente a la familia Orchidaceae, fue descrito por Swartz en 1799 y comprende más de 100 especies (Porteres, 1954; Correll, 1978; George, 1981). Dentro de este amplio grupo, *Vanilla planifolia* Andrews ex Jackson es la especie más conocida en el mundo debido a las propiedades organolépticas de sus frutos beneficiados (Fig. 1). Sus nombres comunes son vainilla y vaina de vainilla (Dillon, 1942; Correll, 1978).

*V. planifolia* es una planta hemiepífita de hábito trepador. Esta orquídea es nativa de México y Centroamérica y se distribuye en bosques tropicales húmedos desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 1,100 m de altitud (Correll, 1978; Davis, 1983; Gordillo G., 1988). Sus individuos presentan tallos cilíndricos, succulentos, flexibles, de color verde oscuro. Los entrenudos son muy conspicuos y miden de 5-15 cm de longitud y ca. 2 cm de diámetro (Fig. 1). Las hojas son alternas, subsésiles, succulentas, elípticas a lanceoladas y miden de 8-25 cm de largo por 2-8 cm de ancho (Correll, 1978; Purseglove *et al.*, 1981). Las raíces adventicias se desarrollan perpendiculares a la hoja, generalmente una a nivel del nudo; con estas estructuras la vainilla se adhiere al soporte o árbol hospedero. En contacto con el suelo, las plantas forman una red de raíces basales (Roux, 1954; Purseglove *et al.*, 1981).

### **II.2 Biología reproductiva.**

Generalmente, en México el periodo de floración en *V. planifolia* abarca de marzo a mayo. Las inflorescencias son racimos axilares, opuestos a la hoja, con 15 o más flores de color amarillo-verdoso (Purseglove *et al.*, 1981). Se abre una flor por día, ocasionalmente dos, en dirección basal-apical (inflorescencia acropétala) y cada flor vive de seis a ocho horas (07:00-15:00 hr; Dillon, 1942).

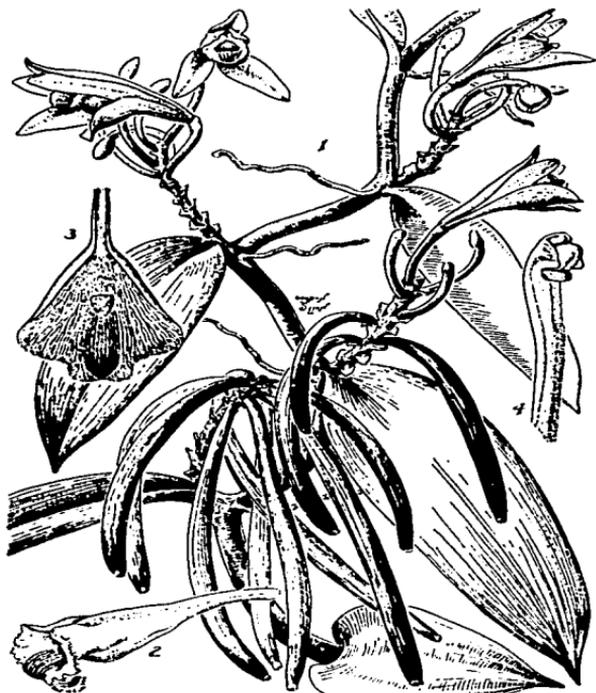


Fig. 1 - *Vanilla planifolia* Andrews ex Jackson

- 1) tallo vegetativo (X  $\frac{1}{2}$ )
- 2) labelo: posición natural, vista frontal (X 1)
- 3) labelo extendido (X 1)
- 4) columna: vista frontal (X 1)

(Tomado de Ames y Correl, 1952).

Los polinizadores son atraídos por el néctar que se produce en la base del labelo (pétalo basal modificado) y por el aroma dulce de sus flores. Hasta el momento, se desconoce al polinizador natural de las flores de *V. planifolia*. Algunos autores como Dillon (1942) y Purseglove *et al.* (1981) han propuesto a las abejas del género *Melipona* y a los colibríes como polinizadores potenciales. En contraste, M. A. Soto Arenas (*com. pers.*), con base en el aroma, forma de la flor y observaciones de campo propone a las abejas Euglossinae como los polinizadores efectivos de la vainilla. Por su parte, J. D. Ackerman (1983) propone al género *Euglossa* y en particular a *Euglossa tridentata*, especie observada en Panamá portando polen de *V. fragrans* (sinonimia de *V. planifolia*).

Es notorio que en las poblaciones naturales la producción de frutos es muy baja, no obstante la autocompatibilidad de sus flores (Leakey, 1971; Purseglove *et al.*, 1981; Davis, 1983), lo cual sugiere que los polinizadores no son particularmente eficientes. Los frutos son cápsulas péndulas, aproximadamente cilíndricas, de hasta 25 cm de largo y 18 mm de diámetro. Los frutos maduran en un período que fluctúa entre 9 y 10 meses, y cada uno contiene miles de semillas pequeñas, las cuales poseen una cubierta seminal lignificada, característica única dentro de la familia (Correll, 1978; Parra Q., 1988; Castillo M., 1989). Los frutos inmaduros son acuosos y no tienen ni aroma ni sabor (Dillon, 1942).

### **II.3 Forma de crecimiento de *Vanilla planifolia*.**

**II.3.1 Arquitectura.** *V. planifolia* es una planta trepadora con hábito de crecimiento monopodial (Roux, 1954; French, 1977; Purseglove *et al.*, 1981; Schneckeburger, *inédito*), es decir, existe dominancia de un meristemo o yema apical en el crecimiento de cada individuo. Roux (1954) menciona que los traumatismos pueden provocar cambios en la forma de crecimiento original, por lo cual una o varias de las yemas laterales, situadas en la axila de las hojas, se activan dando origen a nuevos ejes (ramas). Estos meristemos pueden formar ramas con dominancia terminal. La producción de ramas no es periódica, esto es, la posición de éstas es aleatoria y no depende de un número determinado de entrenudos ni del orden de la ramificación (*obs. pers.*). Las plantas en condiciones naturales pueden medir más de 100 m de longitud (M. A. Soto Arenas, *com. pers.*).

En condiciones de cultivo la vainilla se propaga vegetativamente a través de cortes de tallo llamados comúnmente esquejes o estacas (Leakey, 1971; Gordillo G., 1988; Medellín M., 1993). Los esquejes generalmente no presentan una yema apical y durante el establecimiento una o más yemas axilares se activan para dar origen a nuevas ramas (*obs. pers.*). En las plantas adultas los meristemas axilares pueden diferenciarse y producir una rama o una inflorescencia. Ocasionalmente una yema puede producir un eje vegetativo, que más tarde se diferencia en una inflorescencia terminal (fenómeno conocido como reversión *sensu* Goh, 1976; *obs. pers.*). Estas ramas se caracterizaron por presentar entrenudos con un tamaño mucho menor al promedio y que, después de dar origen a una inflorescencia, no continuaron su crecimiento vegetativo (*obs. pers.*).

Tomando en cuenta los elementos antes mencionados, se puede establecer que *V. planifolia* presenta un modelo de crecimiento arquitectural que consiste de varios ejes vegetativos monopódicos, todos equivalentes y plagiotrópicos. La dificultad para diferenciar un eje principal y la ausencia de crecimiento rítmico en las plantas de vainilla dificultan señalar su correspondencia con modelos ya establecidos, incluyendo los descritos para lianas por Hallé *et al.* (1986).

**II.3.2 Módulo de crecimiento.** En las plantas de vainilla los ejes vegetativos (ramas) están compuestos por la acumulación de entrenudos y presentan dominancia de una yema terminal. En ellos puede distinguirse que el módulo (*sensu* Harper, 1981), que es la unidad estructural básica que se repite, se forma por un nudo, un entrenudo, una hoja, una raíz adventicia y una yema axilar a la altura de la hoja (Fig. 2). Esta última puede diferenciarse en una rama (crecimiento vegetativo) o en una inflorescencia (reproducción).

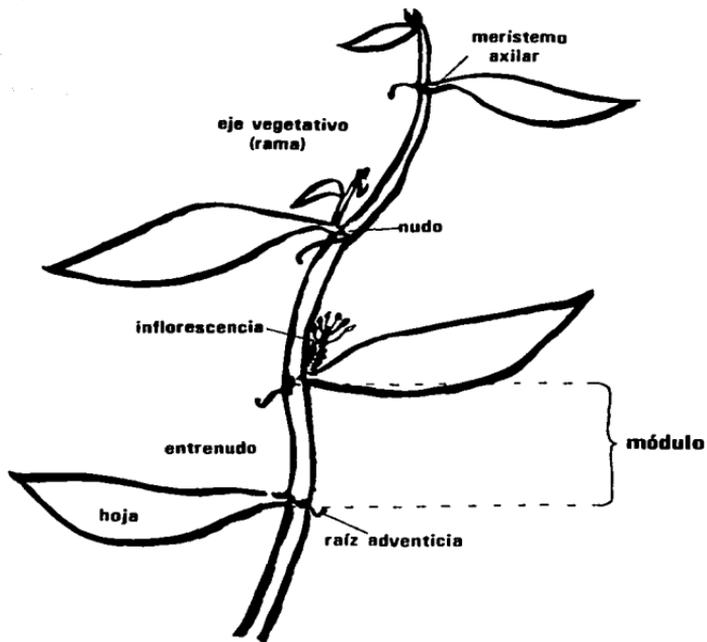


Fig. 2- La unidad básica de construcción (módulo) en *Vanilla planifolia*.

## III. MATERIALES Y METODOS

### III.1 Sitio de estudio.

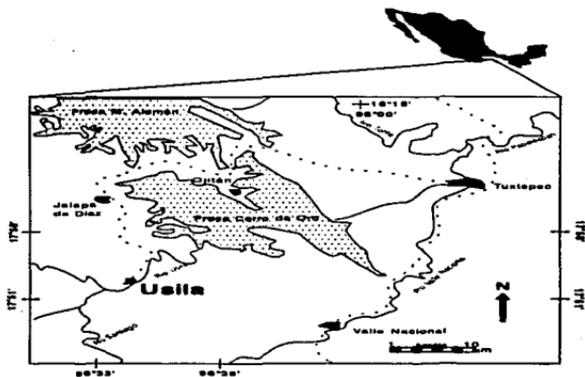
El estudio se realizó en la comunidad de San Felipe Usila, cabecera del municipio con el mismo nombre, en Oaxaca. Este municipio se encuentra aproximadamente a 23 Km al SE de la Ciudad de Tuxtpec y sus coordenadas geográficas extremas son: 17° 58' a 17° 51' latitud N y 96° 26' a 96° 33' longitud W (Fig. 3a).

De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988), el clima del municipio corresponde a un cálido húmedo con lluvias en verano, cuyas siglas son Am(w)(i)g. La temperatura media anual es 24.2°C; las temperaturas máximas extremas se presentan entre mayo y julio, y alcanzan hasta 40°C (Fig. 3b). El periodo de menor temperatura abarca de diciembre a febrero, siendo enero el mes más frío del año, con una temperatura media de 19.7 °C (Múgica A., 1994).

En la región llueve durante todo el año. El periodo de mayor precipitación corresponde de mayo a diciembre y julio es el mes más lluvioso (Fig. 3b). La época de menor precipitación se extiende de enero a abril, siendo febrero y marzo los meses más secos del año con 44 y 49 mm de precipitación, respectivamente. La precipitación media anual es de aproximadamente 306.5 mm (García, 1988; Múgica A., 1994).

En el valle de San Felipe Usila se seleccionó para el estudio un cafetal semiproductivo, es decir, un sitio donde la producción de café ha pasado a un papel secundario y donde la producción de vainilla es la principal actividad hoy día. Dicho sitio se encuentra a una altitud de 120 m s.n.m y tiene una extensión aproximada de 0.5 ha. Este cafetal se caracteriza por tener un manejo tradicional, es decir, las especies arbóreas utilizadas como sombra del café son nativas de la región y estas mismas ahora son tutores de la vainilla. En este sitio se pueden diferenciar un estrato medio (1-5 m) y uno superior (5-15 m). Los árboles tutores pertenecen generalmente al estrato medio y entre ellos se encuentran *Hamelia patens*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *Eupatorium* sp., *Lonchocarpus* sp.,

a)



b)

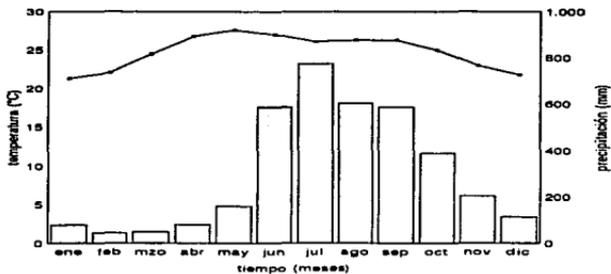


Fig. 3.- a) Localización de la Comunidad de San Felipe Usila, Oaxaca; b) Climograma de temperatura y precipitación de Usila. Se presentan valores promedio del periodo 1954-1994 (Modificado de Múgica A., 1994).

*Tabernaemontana alba*, *Psychotria limonensis*, *Erythrina* sp., *Gliricidia septium* y *Vismia camparaguey*. Considerando las especies establecidas y la historia del lugar se puede clasificar al sitio como un acahal maduro, derivado de selva alta perennifolia (Hernández *et al.*, 1988; Múgica A., 1994).

El cafetal seleccionado fue uno de los primeros predios en donde fue sembrada la vainilla, la cual fue introducida en la comunidad de Usila en 1987. Como se mencionó en la introducción, las prácticas de manejo que se llevan a cabo en el cafetal, y en general en el Municipio, han sido adoptadas de Papantla, Veracruz (Hernández *et al.*, 1988).

### **III.2 Selección de individuos.**

Se hicieron varias prospecciones de campo a fin de caracterizar a la especie. Con base en las observaciones se decidió marcar individuos completos distribuidos aleatoriamente en la plantación. El tamaño de la muestra (plantas de vainilla) se vio restringido a las plantas en flor, siendo a floración el principal atributo en la selección de individuos.

En el primer año de trabajo (1992) se seleccionaron 38 individuos para el experimento de frecuencia de polinización. En marzo de 1993 se aumentó la muestra con 41 plantas, las cuales fueron asignados al experimento de intensidad de polinización. Todos los individuos (n=80) fueron marcadas con cinta plástica de distinto color de acuerdo con el tratamiento asignado. Cada 70 días en promedio se evaluaron (Apéndice A, Tabla 1) por individuo las siguientes variables: A) la producción de estructuras reproductivas (*i.e.* inflorescencias, flores y frutos) y B) el crecimiento vegetativo (*i.e.* módulos). Los dos experimentos de polinización se prolongaron hasta noviembre de 1994.

En este estudio el período productivo o año productivo se entiende como el intervalo entre la floración y la cosecha (aproximadamente 8 meses, de marzo a noviembre).

### **III.3 Evaluación de los costos de reproducción.**

**III.3.1 Experimentos de polinización.** En *Vanilla planifolia* los efectos causados por el esfuerzo reproductivo fueron evaluados a través de dos experimentos de tipo factorial: a) frecuencia de polinización y b) intensidad de polinización. En estos experimentos los niveles de polinización correspondieron al número absoluto y al porcentaje de flores fecundadas por inflorescencia, respectivamente, en cada individuo de un tratamiento determinado.

**a) Frecuencia de polinización.** Tomando como base la práctica tradicional de manejo, polinización y el mantenimiento de cinco frutos por inflorescencia, se llevó a cabo un experimento factorial para evaluar los efectos de la modificación de este número, aumentándolo o disminuyéndolo, sobre el esfuerzo reproductivo de *V. planifolia*. Los factores incluidos en el diseño del experimento fueron i) el tratamiento y ii) el año productivo. El primer factor tuvo tres niveles que correspondieron a la polinización manual de flores y mantenimiento de tres, cinco u ocho flores fecundadas en todas las inflorescencias de cada individuo. Los períodos productivos 1992, 1993 y 1994 representan los niveles del segundo factor. Para el experimento se eligieron aleatoriamente 39 individuos, los cuales se asignaron al azar a cada uno de los niveles de frecuencia de polinización, para tener por tratamiento 13.

En lo sucesivo a los tratamientos del experimento de frecuencia se les denomina F3, F5 y F8, según el número de flores fecundadas por inflorescencia en cada individuo.

**b) Intensidad de polinización.** En el experimento anterior, se tuvieron problemas al tratar de polinizar y mantener cierto número de flores y frutos en el primer año de trabajo, especialmente, en F5 y F8. Esto se debió a la enorme variación del número de flores por inflorescencia (*i.e.* de 4 a 35). Considerando lo anterior, se realizó en 1993 un segundo experimento centrado en la intensidad de polinización en el cual se polinizó un porcentaje diferente de flores por inflorescencia en cada planta. Con lo anterior, se evaluó el efecto que tiene la proporción de flores polinizadas por inflorescencia sobre el esfuerzo reproductivo de *V. planifolia*.

El diseño del experimento de intensidad de polinización consistió de dos factores: i) el tratamiento y ii) el año productivo. El primer factor tuvo tres niveles que correspondieron a la polinización manual del 0, 50 y 100% de las flores en cada inflorescencia por individuo, respectivamente. El segundo factor está representado por los períodos productivos 1993 y 1994. Para este experimento se eligieron al azar 41 plantas, de las cuales se asignaron 13 al tratamiento de 0% y 14 en cada uno de los dos casos restantes (tratamientos 50% y 100%). Las flores no se manipularon en el tratamiento 0% y para evitar su fecundación por algún vector, se cubrieron las inflorescencias con bolsas de tela de muselina (15x25 cm). En lo sucesivo, estos tratamientos serán referidos como I0, I50 e I100.

Por otra parte, se hicieron observaciones adicionales sobre los insectos polinizadores (potenciales y efectivos) por 12 hr, repartidas en cuatro días.

### **III.3.2 Criterios generales para la polinización manual en los dos experimentos.**

Durante la polinización fue necesario estandarizar algunos factores en los experimentos de frecuencia y de intensidad de la polinización:

- Se aplicó un solo tratamiento en todas las inflorescencias de una misma planta y este fue el mismo en los subsiguientes períodos productivos.
- Todas las flores fueron polinizadas con su propio polinario, por tanto no existió entrecruzamiento. En las flores únicamente se desplazó el rosetelo a fin de que se unieran el estigma y el polinario.
- Las flores fueron siempre polinizadas antes de las 12:00 h, tomando en cuenta que su vida media oscila entre 6 y 8 horas.
- Se polinizó diariamente una flor por inflorescencia, de acuerdo con los patrones fenológicos de floración en *V. planifolia* (una flor por inflorescencia por día). En caso de que dos flores abrieran al mismo tiempo, se polinizaron ambas.

- Se polinizaron dos flores más que el número requerido por inflorescencia en cada tratamiento de frecuencia o intensidad. Con esto se evitó que el número inicial de frutos fuera menor al que se deseaba obtener en cada tratamiento como consecuencia de una mala polinización. El criterio no se aplicó en I0 e I100. Sin embargo, sólo se dejó madurar el número de frutos requerido.

- Cuando el número de flores producidas por inflorescencia fue menor al requerido en F3, F5 y F8, se polinizaron todas las flores disponibles.

- Se polinizaron preferentemente las flores más cercanas a la base, puesto que los frutos localizados en estas posiciones son los más rectos y por tanto de mejor calidad comercial (Davis, *inédito*; Gordillo, G. 1988; Castillo M., 1989).

### **III.4 Variables para evaluar la producción de estructuras reproductivas y el crecimiento vegetativo.**

El efecto del esfuerzo reproductivo en los seis tratamientos de polinización se evaluó por tratamiento y año productivo en términos de A) la producción de estructuras reproductivas (*i.e.* Reproducción) y B) del crecimiento vegetativo (*i.e.* Crecimiento Vegetativo). Las variables considerados en cada caso se describen a continuación:

#### **A) Reproducción.**

**IV.4.1 Efecto de los tratamientos sobre la producción de frutos ("fruit-set").** El efecto que cada tratamiento tuvo sobre la producción de frutos fue difícil de distinguir a través de un análisis estadístico estándar. Lo anterior se debió a una serie de factores que oscurecieron los resultados, entre los que se destacan los distintos tamaños de las plantas marcadas, la enorme variabilidad en la producción de flores por inflorescencia y de inflorescencias por individuo, y la reducción del tamaño de la muestra por tratamiento a lo largo del tiempo a causa de que no todas las plantas se reprodujeron en años consecutivos. Así, a fin de reconocer los efectos de cada

tratamiento y separar las variables que actuaron de manera simultánea, se simplificaron y desarrollaron análisis estadísticos de manera compartimentalizada (estratificada), a modo de tener distintos niveles (Crawley, 1993).

Los datos fueron analizados por medio de modelos log-lineales (logit), para lo cual se utilizó el programa GLIM (Generalized Linear Models). Los análisis se conformaron por uno o más factores y en cada caso el efecto de un tratamiento sobre la producción de frutos fue analizado como una proporción; por ello, en los modelos se consideró que los errores tenían una probabilidad de distribución tipo binomial (Crawley, 1993).

En todos los análisis log-lineales que a continuación se describen, el grado de independencia entre los factores se estimó ajustando todos los modelos posibles, iniciando por el de tipo saturado (*i.e.* aquél que toma en cuenta el efecto de todos los factores simultáneamente y sus interacciones, Crawley, 1993). La bondad del modelo ajustado se evaluó a través de valores de  $\chi^2$  (Crawley, 1993). La significancia del efecto de un factor o interacción en particular fue determinada al comparar el cambio en la devianza al eliminar cada factor del modelo y evaluando este cambio a través de  $\chi^2$  (Crawley, 1993). Cuando el efecto principal de un factor (*i.e.* "tratamiento" o "año") fue significativo, se pudo descomponer el efecto en componentes separados (niveles del factor) a través de pruebas de contrastes pareados; utilizando pruebas de *t* de Student (Crawley, 1993).

#### **III.4.1.1 Variación individual de la producción anual de frutos maduros por planta.**

Las diferencias en la producción anual de frutos maduros entre los individuos, por tratamiento, se determinó a partir del análisis de dos factores. Los factores que e incluyeron en el análisis fueron "planta" (*i.e.* variación individual) y el "número de flores por inflorescencia". Este análisis se llevó a cabo para cada tratamiento y año productivo de manera independiente. El último factor fue considerado dada la enorme variación que se observó en el número de flores por inflorescencia (Fig. 4a). A fin de disminuir dicha variación, el número de flores por inflorescencia fue categorizado de la siguiente manera: i) 1-12; ii) 13-18 y iii) >18. La producción, por individuo, en cada tratamiento y por año productivo fue evaluada a partir del cociente del número de frutos maduros sobre el número

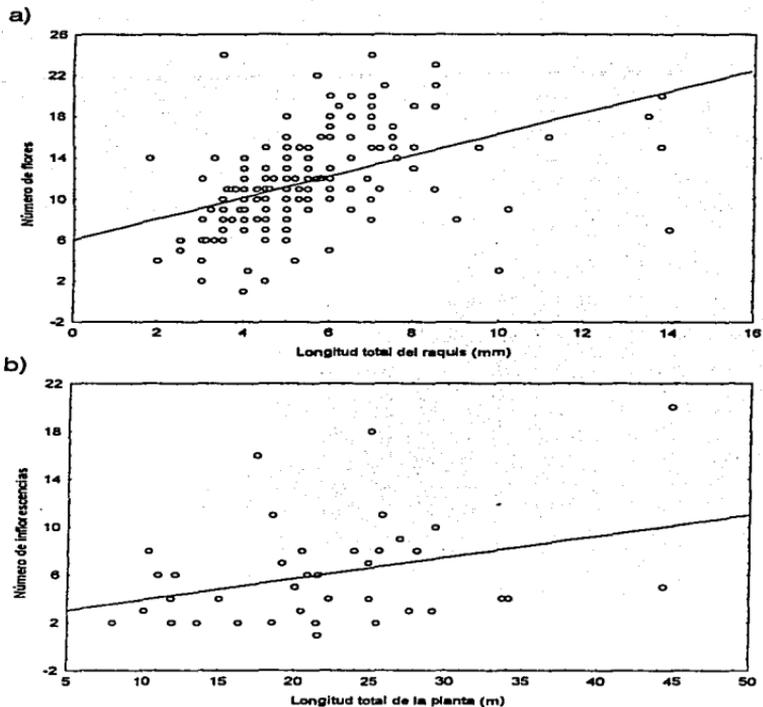


Fig. 4.- Regresión lineal simple: a) número de flores contra longitud del raquis en las inflorescencias de *V. planifolia* ( $r^2 = 12.05$ ; gl.= 38;  $p < 0.05$ ); b) número de inflorescencias contra tamaño de los individuos de *V. planifolia* ( $r^2 = 26.54$ ; gl.= 186;  $p < 0.05$ ).

de flores fecundadas por inflorescencia. En el ajuste al modelo se incluyó la interacción: "planta"\*"número flores por inflorescencia", éste último fue el factor aleatorio y la planta el factor fijo (Crawley, 1993).

**III.4.1.2 Producción anual de frutos maduros por tratamiento.** El efecto de los niveles de polinización en la producción anual de frutos se determinó a partir de la comparación de los frutos cosechados por tratamiento. La comparación se hizo a través del análisis de dos factores: el "tratamiento" (*i.e.* F3, F5 y F8 o I0, I50 e I100) y la intensidad de floración ("número de inflorescencias por planta"). Este análisis se repitió de manera independientemente para cada año productivo. La proporción de frutos por tratamiento se determinó por medio del cociente del número total de frutos maduros sobre el número total de flores fecundadas por individuo. Dependiendo del experimento se consideraron como niveles del primer factor a F3, F5 y F8 o I0, I50 e I100. Los primeros niveles están relacionados con el manejo tradicional (cinco frutos por inflorescencia) y los segundos con los niveles de máxima y mínima o nula producción de frutos. Dada la enorme variación que existe en el número de inflorescencias y el tamaño de los individuos (Fig. 4b) fue necesario incorporar las siguientes categorías como niveles del segundo factor: i) 1 a 3; ii) 4 a 6 y iii) más de 7 inflorescencias. En el ajuste del modelo log-lineal se incluyó la interacción: "tratamiento" \* "número de inflorescencias por planta", donde la intensidad de floración es un factor aleatorio y el nivel de polinización es un factor fijo (Crawley 1993).

**III.4.1.3 Efecto acumulado de la aplicación continua del tratamiento sobre la producción de frutos maduros.** Los efectos de un tratamiento no siempre se detectan durante el mismo año en el que se aplica. Por ello, los costos de la reproducción acumulados pasan a ser, en algunos casos, más importantes que las diferencias dentro un mismo año (Primack y Hall, 1990). Así, a fin de determinar si existieron efectos acumulados debido a la aplicación de un tratamiento a través del tiempo, se comparó la producción promedio de frutos en los distintos tratamientos de cada experimento. La comparación se realizó a través de un análisis log-lineal con los siguientes factores: "tratamiento", "número de inflorescencias por planta", "año" y "planta". Los niveles del "año" fueron 1992, 1993 y 1994, para la "planta" fueron cada uno de los individuos marcados, y los

correspondiente para los primeros dos factores ya fueron descritos antes. En este análisis la proporción de frutos se evaluó a partir del cociente del número total de frutos maduros sobre número total de flores fecundadas por planta en cada año productivo. Además, en el modelo se analizó el efecto de la interacción: "año"\*"tratamiento"\*"número de inflorescencias por planta".

El análisis se llevó a cabo por separado para los dos experimentos de polinización y en ellos se tomó en cuenta únicamente a los individuos que se reprodujeron consecutivamente a los largo del trabajo. En el experimento de frecuencia, 20 plantas de un total de 39, produjeron frutos en tres años consecutivos: seis tanto en F3 como en F5 y ocho en F8. En lo que respecta al experimento de intensidad, únicamente ocho plantas, de un total de 48, tuvieron una reproducción consecutiva: tres en I50, cinco en I100 y ninguna en el I0. A fin de disminuir la variación se balanceó el tamaño de la muestra por tratamiento. En el experimento de frecuencia de polinización se balanceó a seis individuos, sin embargo, no fue posible hacer un balanceo en el experimento de intensidad de la polinización dado el tamaño de muestra tan pequeño en los tratamientos.

**III.4.1.4 Pérdida de frutos a lo largo de su período de desarrollo.** El éxito en la fecundación de las flores de vainilla puede identificarse dos o tres días después de la polinización, puesto que, de ser exitosa, se engrosa el pedicelo (*i.e.* frutos iniciados; *obs. pers.*). Después de 40 días, los frutos alcanzan su tamaño máximo (*i.e.* frutos jóvenes) y, se mantienen en la planta hasta el momento de la cosecha (*i.e.* frutos maduros) por un espacio aproximado de 8 meses (Purseglove *et al.*, 1981). No todas las flores fecundadas se desarrollan hasta producir frutos jóvenes y no todos los frutos jóvenes llegan al momento de la cosecha, es decir, algunos frutos se pierden durante el desarrollo.

Con objeto de determinar si existe un cambio significativo en la proporción de frutos que alcanzan la fase de fruto joven o la de fruto maduro en cada tratamiento, se realizó un análisis log-lineal de un factor (estadio del fruto) con dos niveles (fruto joven y fruto maduro). La proporción de frutos en cada estadio tuvo como referencia el número de flores fecundadas por tratamiento.

**III-4.1.5 Efecto del nivel de polinización sobre el volumen de los frutos.** Por su trascendencia económica, uno de los elementos más importantes en el cultivo de vainilla es la obtención de frutos de primera calidad, los cuales se caracterizan por ser largos, gruesos y pesados. El volumen de los frutos relaciona dos aspectos importantes que determinan su calidad: la longitud y el grosor. El volumen de los frutos producidos se analizó en los tres tratamientos de cada experimento a través del tiempo. Debido a la amplia variación en el tamaño y grosor de los frutos, se prefirió comparar el volumen promedio de los frutos por inflorescencia (a pesar de que a este nivel también había mucha variación).

A cada fruto cosechado se le midió la longitud y el diámetro (Fig. 5) y se anotó su peso. El volumen de cada fruto se estimó a través de la fórmula para un cuerpo elipsoidal (Anónimo, 1977):

$$[4\pi(\text{longitud}/2)*(\text{radio}^2)]/3$$

El radio del fruto se midió en la parte más ancha de los mismos (Fig. 5).

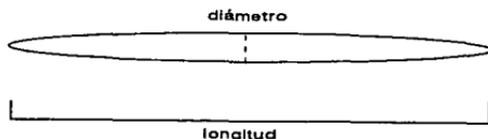


Fig. 5.- Medidas de longitud y diámetro consideradas para calcular el volumen de los frutos de *V. planifolia*.

Con base en un análisis de varianza de dos vías, se comparó el volumen promedio de los frutos cosechados por inflorescencia en cada tratamiento y entre los años de producción. El análisis se llevó a cabo por separado para cada experimento. Como en varias de las infrutescencias se perdieron frutos, en el experimento de frecuencia sólo se analizaron las inflorescencias que llegaron a término con el número de frutos requerido por tratamiento. En el experimento de intensidad ninguna de las inflorescencias mantuvo hasta el final el porcentaje de frutos requerido para el análisis, razón por la cual se incluyeron en el mismo, sin distinción, el volumen promedio de los frutos cosechados de todas las infrutescencias. La prueba de Tukey fue utilizada para hacer las comparaciones múltiples de medias (Zar, 1996).

## **B) Crecimiento vegetativo.**

**III.4.2 Dinámica de la producción de meristemos y módulos.** El tamaño de los módulos de *V. planifolia* es relativamente constante en longitud ( $\bar{X}=10.60 \pm 3.25$  cm) y en diámetro ( $\bar{X}=0.93 \pm 0.23$  cm;  $n=150$ ). Considerando lo anterior, a partir de la longitud total de los individuos, la cual incluye también las ramificaciones, fue posible estimar el número inicial de módulos. La longitud inicial de las plantas seleccionadas se midió en marzo de 1992 para el experimento de frecuencia y en marzo de 1993 para el experimento de intensidad de polinización. En cada planta se colocaron marcas plásticas de colores en el penúltimo módulo de los ejes vegetativos con meristemos apicales activos; además, se marcaron y cuantificaron los módulos que habían perdido su única hoja. El marcaje de estos módulos se hizo con una gota de pintura de aceite, teniendo cuidado de no dañar la yema axilar. Las plantas seleccionadas no fueron del mismo tamaño (*i.e.* de 42 a 462 módulos; Apéndice A, Tablas 2 y 3), dado el número restringido de individuos adultos en flor en la plantación.

En los censos siguientes se cuantificó, por individuo, el incremento del número de módulos a partir de las marcas dejadas. Se registró el número de ramas con meristemos apicales activos, incluyéndose las nuevas cohortes, y en todas éstas se colocaron nuevas marcas en el penúltimo módulo. Se contó el número de yemas apicales, de hojas y de módulos muertos para cada planta

completa. Los módulos que perdieron su hoja fueron marcados y se arrancaron los módulos muertos. Se hicieron observaciones sobre la posible presencia de herbívoros o patógenos.

**III.4.3 Cambio relativo promedio del número de meristemas apicales o número de módulos.** La tasa de eficiencia del crecimiento vegetativo en las plantas de vainilla está estrechamente relacionada con el número de meristemas apicales y de módulos. Los primeros representan puntos de reclutamiento de módulos y los segundos son unidades de construcción que incrementan el tamaño de la planta y por lo tanto, su capacidad fotosintética y reproductiva. La tasa de eficiencia se evaluó a través de la Tasa Relativa de Crecimiento de meristemas apicales y de módulos por unidad de tiempo (McGraw y Garbutt, 1990 a, b)

$$TR = \frac{\ln n_2 - \ln n_1}{t_2 - t_1}$$

Dónde: TR = Tasa relativa del incremento o pérdida de meristemas o módulos por individuo  
 $\ln n_2$  = ln del número de meristemas o módulos presentes en el tiempo  $t_2$   
 $\ln n_1$  = ln del número de meristemas o módulos en el periodo anterior ( $t_1$ )  
 $t_2 - t_1$  = tiempo transcurrido entre dos muestreos (días)

Estos valores se calcularon por individuo a partir de la diferencia en el número de meristemas o módulos durante un tiempo determinado. Con base en esto, se obtuvo un promedio por tratamiento y muestreo. En ambos casos, el valor promedio por año se obtuvo a partir de tamaños de muestras distintos, ya que se eliminaron las plantas que no produjeron flores y frutos en los periodos consecutivos a lo largo del estudio. Dado que el tiempo transcurrido entre los muestreos no fue constante (Apéndice A, Tabla 1) se calculó el valor promedio diario para TR.

**III.4.4 Efecto anual de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta** (número total de módulos). A través de un análisis de covarianza (ANCOVA) se analizó el efecto del nivel de polinización sobre el crecimiento anual de las plantas. La variable de respuesta fue el tamaño absoluto de la planta (número de módulos) al final de un periodo productivo (cosecha) y la

variable independiente fue el tratamiento de polinización. Se usó como covariable el tamaño inicial de la planta para el intervalo correspondiente. Se hicieron transformaciones logarítmicas del número inicial y final de módulos. Por cada año productivo se hizo una comparación múltiple de medias por tratamiento a través de la prueba de Tukey (Zar, 1996).

**III.4.5 Efecto acumulado de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos).** El efecto acumulado sobre el crecimiento vegetativo de las plantas resultante de la aplicación de un mismo tratamiento durante dos o tres años fue analizado a partir de un análisis de covarianza (ANCOVA). La covariable en todos los análisis se mantuvo constante y correspondió al tamaño inicial (número de módulos) de las plantas en 1992 ó 1993, según el experimento. El efecto acumulado se determinó a partir de la comparación del tamaño (variable de respuesta) que alcanzan las plantas al momento de la cosecha del segundo o tercer año en cada tratamiento de polinización (variable independiente). Se hizo una transformación logarítmica del número de módulos. Con una prueba de Tukey se hizo una comparación múltiple de medias por tratamiento (Zar, 1996).

## **IV. RESULTADOS**

Los efectos causados por la frecuencia e intensidad de polinización sobre la reproducción y el crecimiento se describen a continuación en dos secciones.

### **A) Reproducción.**

#### **IV.1 Experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8).**

**IV.1.1 Efecto de la frecuencia de polinización sobre la producción de frutos ("fruit-set").**

**IV.1.1.1 Variación individual de la producción de frutos maduros por planta.** En el experimento de frecuencia de polinización, la producción anual de frutos por individuo generalmente se vio influida por la variación individual ("planta") y por el número de flores por inflorescencia (Apéndice A, Tablas 4, 5 y 6; Fig. 6). En la tabla 2 (Apéndice A) se puede observar la amplia variación contenida en ambos factores.

No obstante la alta significancia del factor individual, es importante señalar que en general en cada año productivo la cosecha de frutos maduros fue semejante en la mayoría de las plantas de un mismo tratamiento (Tabla 1), por lo que dicha significancia estuvo relacionada a un bajo número de individuos (Tabla 2). Estas plantas se caracterizaron por presentar los menores porcentajes de frutos maduros por inflorescencia, de tal manera que al ser comparados con el resto de los individuos de un mismo tratamiento y año contrastaban de forma definitiva. Sólo la planta #9 (F5, 1992) presentó una proporción alta de frutos: 98% (Tabla 2). Esta baja proporción de frutos se trató de relacionar con el número de inflorescencias y el número de módulos, sin embargo, debido a la amplia variación en éstas dos variables no se pudo determinar ningún patrón reproductivo que explicara estas bajas cosechas. En otras palabras, se observaron las proporciones bajas de frutos maduros tanto en plantas pequeñas ( $\leq 100$  módulos), como en medianas ( $\leq 250$ ) y grandes

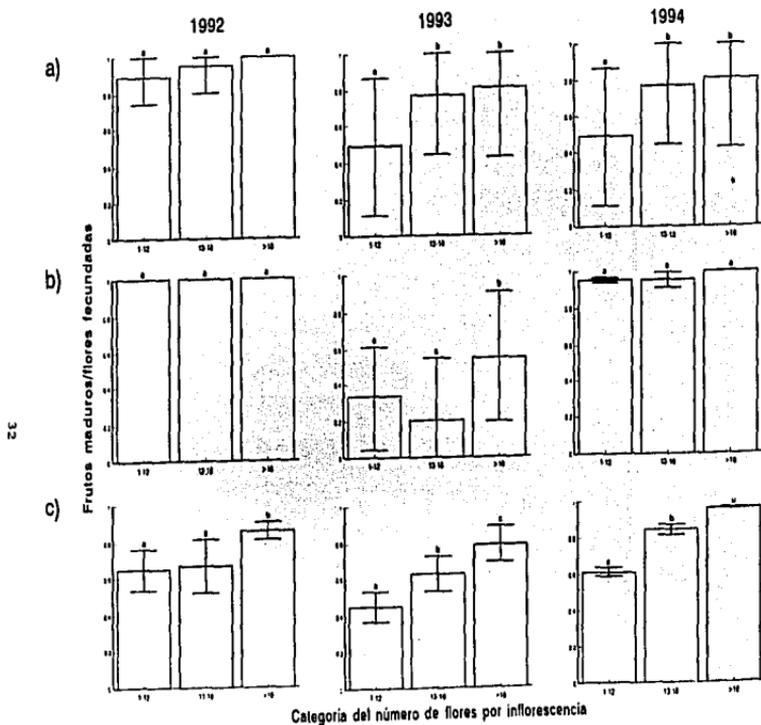


Fig. 6- Proporción de frutos maduros producidos en relación al número de flores por inflorescencia en el experimento de frecuencia de polinización F3 (a), F5 (b) y F8 (c). Los análisis y la comparación de entre pares de medias se calcularon por tratamiento y año de manera independiente (ver texto). Letras iguales implican diferencias no significativas y las líneas indican errores estándar por categoría.

(>251), las cuales presentaron indistintamente una a tres, cuatro a seis o más de siete inflorescencias (Tabla 2; Apéndice A, Tabla 2).

Tabla 1. Proporción promedio anual de frutos por inflorescencia ( $X \pm e. e.$ ) en las plantas del experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8). Tamaño de muestra (n).

Tratamiento	Año		
	1992	1993	1994
F3	0.856 $\pm$ 0.058 (44)	0.541 $\pm$ 0.110 (102)	0.885 $\pm$ 0.045 (28)
F5	0.834 $\pm$ 0.073 (71)	0.511 $\pm$ 0.132 (71)	0.867 $\pm$ 0.029 (22)
F8	0.637 $\pm$ 0.125 (86)	0.466 $\pm$ 0.085 (119)	0.857 $\pm$ 0.020 (50)

La interacción de la variación individual y las flores presentes en las inflorescencias de las plantas fue muy significativa, especialmente en F5 y F8 en los tres años de estudio (Apéndice A, Tablas 4, 5 y 6). La interacción de estos dos factores implica que en la mayoría de las plantas de vainilla la producción de frutos depende del efecto de la planta individual y del efecto del número de flores por inflorescencia. A pesar de las excepciones, se puede observar una cierta tendencia de incremento de la producción a medida que aumenta el número de flores por inflorescencia (Fig. 6).

**IV.1.1.2 Producción anual de frutos maduros por tratamiento.** En 1992 y 1993, la producción anual de frutos maduros fue similar en F3 y F5, y en ambos casos fue mayor que en F8 (Fig. 7a). En contraste, en 1994 la cosecha de frutos fue equivalente en los tres tratamientos de frecuencia (Fig. 7a; Tabla 3). Es importante mencionar que los registros más bajos de frutos maduros correspondieron a los de 1993. En este año la producción de frutos no rebasó el 60% de las flores polinizadas, observándose una cosecha particularmente baja en F8 (*i.e.* 46%; Fig. 7a). Las cosechas obtenidas en F3 y F5 en 1992 fueron muy semejantes a las observadas en 1994 (*ca.* 80%), en cambio en F8 este valor incrementó de 66 a 84% (Fig. 7a).

Tabla 2 - Frutos promedio cosechados en los individuos del experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8). El valor promedio se obtuvo en relación al total de inflorescencias presentes por individuo. Se comparó entre pares de plantas la proporción promedio de frutos por tratamiento y año. Sólo se presentan resultados de los tratamientos donde hubo diferencias en los años 1992, 1993 y 1994. Nota =  $p < 0.05$ , ns= diferencias no significativas

Plantas	Proporción de frutos (mediana por individuo)												
<b>F3 1993</b>													
21	0.8	21	18	11	17	21	3	18	14	41			
18	0.75		ns	ns	ns	ns	ns	ns					
11	0.67												
17	0.67			ns	ns								
20	0.62				ns								
3	0.56												
18	0.46		*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns			
14	0.17	ns	*	ns									
41	0.17	*	*	ns									
<b>F5 1992</b>													
4	1	4	27	29	31	9	25	19	30	8	10	33	
27	1	*				ns	ns	ns	ns	ns	ns		
31	1	ns	ns	ns		ns	ns	ns	ns	ns	ns		
9	0.96	ns	ns	ns		ns	ns	ns	ns	ns	ns		
25	0.83	ns				*		ns	ns	ns	ns		
19	0.8	ns				*		ns	ns	ns	ns		
36	0.8	ns	*										
30	0.77	ns	*										
8	0.73	ns				ns	ns	ns	ns	ns	ns		
10	0.6	ns				ns	ns	ns	ns	ns	ns		
33	0.5	ns											
<b>F5 1993</b>													
28	0.67	28	8	27	29	19	25	4					
8	0.63		ns	ns	ns	ns	ns	ns					
27	0.6		ns	ns	ns	ns	ns	ns					
29	0.53	ns	ns	ns		ns	ns	*					
19	0.5					ns	ns						
25	0.5					ns	ns						
4	0.34					ns	ns						
36	0.34	ns											
<b>F8 1992</b>													
33	0.9	35	26	22	22	6	1	7	13	16	23	24	12
26	0.86		ns										
32	0.84		ns										
22	0.81		ns										
6	0.73					ns							
1	0.71					ns							
7	0.7					ns							
13	0.63					ns							
16	0.64					ns							
23	0.64			*	ns								
24	0.44	*	*	*	ns	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns
40	0.34			*	ns	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns
12	0.21			*	ns	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns
<b>F8 1993</b>													
13	0.69	13	24	26	1	7	12	6	18	23			
24	0.63		ns										
26	0.61		ns										
1	0.6					ns	ns	ns	ns	ns			
40	0.54	ns	ns	ns		ns	ns	ns	ns	ns			
7	0.51					ns	ns	ns	ns	ns			
12	0.5					ns	ns	ns	ns	ns			
6	0.42					ns	ns	ns	ns	ns			
16	0.42	ns				ns	ns	ns	ns	ns			
23	0.21	*				ns	ns	ns	ns	ns			
<b>F8 1994</b>													
32	1	32	23	16	24	7	12	6					
23	0.99		ns	ns	ns	ns	ns	ns					
14	0.97		ns	ns	ns	ns	ns	ns					
24	0.88		ns	ns	ns	ns	ns	ns					
7	0.84					ns	ns	ns					
1	0.83					ns	ns	ns					
12	0.61					ns	ns	ns					
6	0.71	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns					
40	0.71	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns					

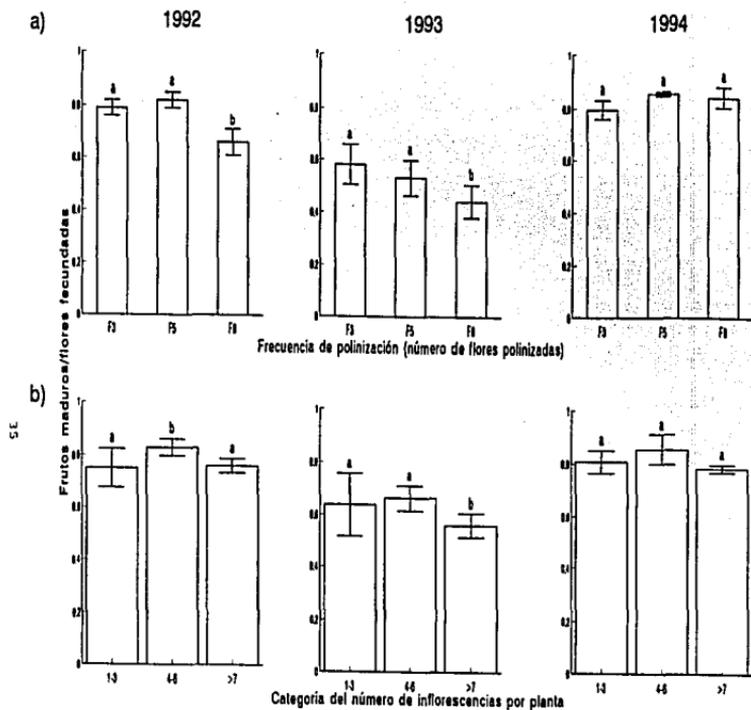


Fig. 7.- Comparación de la producción de frutos maduros en el experimento de frecuencia de polinización en los años 1992, 1993 y 1994. a) Proporción de frutos maduros en los tratamientos de polinización F3, F5 y F8 y b) proporción de frutos obtenidos por intensidad de floración. Letras iguales implican diferencias no significativas, las líneas indican errores estándar.

Tabla 3. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) sobre la proporción de frutos cosechados por tratamiento. Se presentan resultados de análisis independientes para tres años de estudio.

Año	Terminos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
1992	Constante	207.43	35			
	Tratamiento (a)	147.65	33	32.20	2	<0.001
	Inflorescencias/planta (b)	196.46	33	10.97	2	<0.01
	Interacción a.b	129.40	27	78.04	8	<0.001
1993	Constante	176.62	27			
	Tratamiento (a)	162.45	25	14.17	2	<0.001
	Inflorescencias/planta (b)	154.76	23	7.69	2	<0.05
	Interacción a.b	37.65	19	38.97	8	<0.001
1994	Constante	43.71	20			
	Tratamiento (a)	42.21	2	1.50	2	>0.05
	Inflorescencias/planta (b)	38.60	2	5.11	2	>0.05
	Interacción a.b	28.82	12	14.89	8	>0.05

El efecto de la intensidad de floración ("número de inflorescencias por planta") sobre la producción de frutos maduros fue significativo en 1992 y 1993 (Tabla 3; Fig. 7b). En 1994 la producción de frutos en los individuos fue independiente de la intensidad de floración (Fig. 7b).

La interacción de la frecuencia de flores polinizadas ("tratamiento") y la intensidad de floración fue altamente significativa en 1992 y 1993 (Tabla 3). Esta interacción mostró que con excepción de 1994 la producción de frutos en los distintos tratamientos disminuyó conforme se incrementó la frecuencia de la polinización, siendo ésta mayor en las plantas con cuatro a seis inflorescencias en 1992 y en aquellas con una a tres y cuatro a seis inflorescencias en 1993 (Fig. 7b).

**IV.1.1.3 Efecto acumulado de la aplicación continua del tratamiento sobre la producción de frutos maduros.** Después de aplicar durante tres años cierta frecuencia de polinización (*i.e.* F3, F5 o F8) se reconocieron diferencias en la producción promedio de frutos por tratamiento (Fig. 8a), por periodo productivo (8b) y por intensidad de floración (8c). En este análisis sólo el tercer factor tuvo una significancia marginal (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del ajuste del modelo log-lineal para probar el efecto acumulado de la aplicación consecutiva de un tratamiento de polinización (F3, F5 y F8) sobre la producción de frutos. En el análisis sólo se tomó en cuenta a las plantas que se reprodujeron año con año.

Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
Constante	527.85	53			
Año (a)	326.45	51	201.40	2	<0.001
Tratamiento (b)	467.44	51	60.41	2	<0.001
Planta (c)	428.78	34	99.07	15	<0.001
Inflorescencias/planta (d)	517.52	51	10.33	2	<0.05
Interacción a*b*d	230.34	43	297.50	10	<0.001

Globalmente, se reconoció que los tratamientos donde se polinizaron tres y cinco flores por inflorescencia fueron aquellos donde se produjo una mayor proporción de frutos maduros, siendo éste último el de mejores resultados (75%; Fig. 8a). También se determinó que la menor proporción de frutos se obtuvo en 1993 y que la de 1994 fue mayor a la de 1992 (Fig. 8b). Asimismo, como se muestra en la figura 8c se observó que los individuos con una a tres inflorescencias fueron aquellos donde se produjo la menor proporción promedio de frutos maduros.

La interacción altamente significativa de la frecuencia de polinización (*i.e.* "tratamiento"), el año productivo (*i.e.* "año") y la intensidad de floración (*i.e.* "número de inflorescencias por planta") implicó que la producción de frutos maduros no fue independiente de los valores que alcanzaron estos factores a lo largo de tres años (Tabla 4). Esta interacción muestra que conforme disminuye o aumenta la frecuencia de polinización en torno a F5 desciende la proporción de frutos cosechados (Fig. 8a), de igual forma que cuando disminuye la disponibilidad de agua de lluvia (*i.e.* 1993; Fig. 8b), y conforme disminuye el número de inflorescencias por individuo (Fig. 8c).

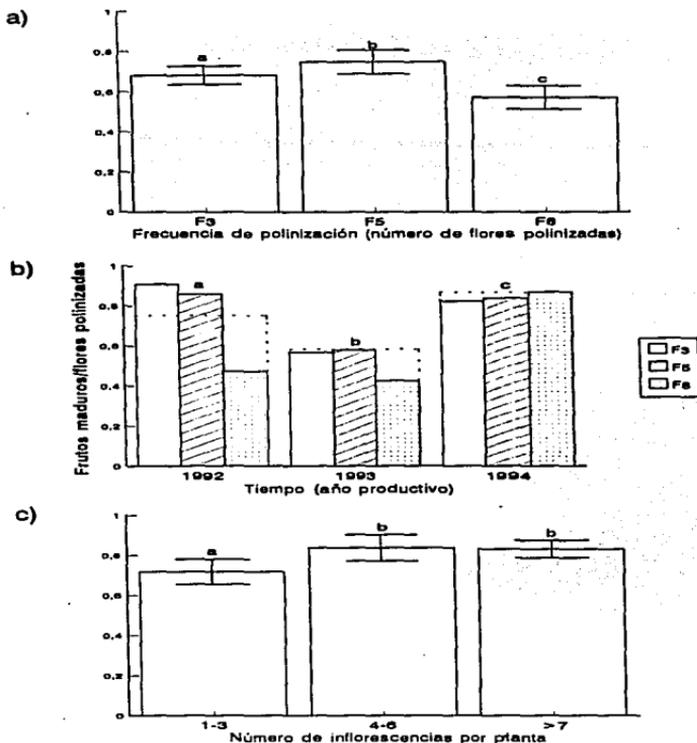


Fig. 8.- Producción consecutiva de frutos en el experimento de frecuencia de polinización. a) proporción promedio de frutos producidos por tratamiento en tres años de estudio; b) proporción promedio de frutos totales producidos en cada año productivo y proporción promedio por tratamiento en cada período productivo; c) proporción de frutos producidos por intensidad de floración. Letras semejantes indican diferencias no significativas, las líneas errores estándar.

En la Tabla 4 se observa que la variación individual (*i.e.* planta) fue significativa, sin embargo, ésta no se tomó en cuenta debido a la imposibilidad de tener repeticiones por individuo.

Por otra parte, dado que en esta sección sólo se han considerado los individuos que se reprodujeron año con año, es relativamente más sencillo reconocer si hubo efectos acumulados en las plantas de *V. planifolia*. Tomando en cuenta lo anterior, se desglosó la contribución promedio de los seis individuos año con año en cada tratamiento de polinización. La contribución se presenta en la figura 8b, donde se observa que la tendencia a la reducción en la producción de frutos en 1993, principalmente para F8, no se mantuvo unidireccionalmente en 1994. El comportamiento de estos resultados indican que no existe "memoria" temporal en estas plantas, como ya se había supuesto a partir de la figura 7a.

**IV.1.1.4 Pérdida de frutos a lo largo del periodo de desarrollo.** En todos los tratamientos se perdieron varios frutos durante su periodo de desarrollo y maduración. Esto es, la transición de fruto joven a fruto maduro implicó una pérdida significativa en la cosecha (Tabla 5). Solamente F3 en 1992 y F5 en 1994 retuvieron igual proporción promedio de frutos jóvenes que frutos maduros (Fig. 9). Asimismo, de manera general, mientras menor fue el número de flores polinizadas se mantuvo una mayor proporción de frutos juveniles y maduros.

Las mayores pérdidas de frutos entre una y otra etapa se presentaron durante 1993 en los tres tratamientos. En ese año, del total de flores fecundadas llegaron hasta la fase de fruto joven entre el 61 y el 75% (Fig. 9b). Posteriormente, después de ocho meses la proporción de frutos jóvenes resultó ser significativamente distinta de la de frutos maduros en todos los tratamientos. La proporción de frutos maduros retenidos hasta la cosecha fue alrededor del 52% del total de flores fecundadas; siendo mayor en F3 (57%) y menor en F8 (48%; Fig. 9b).

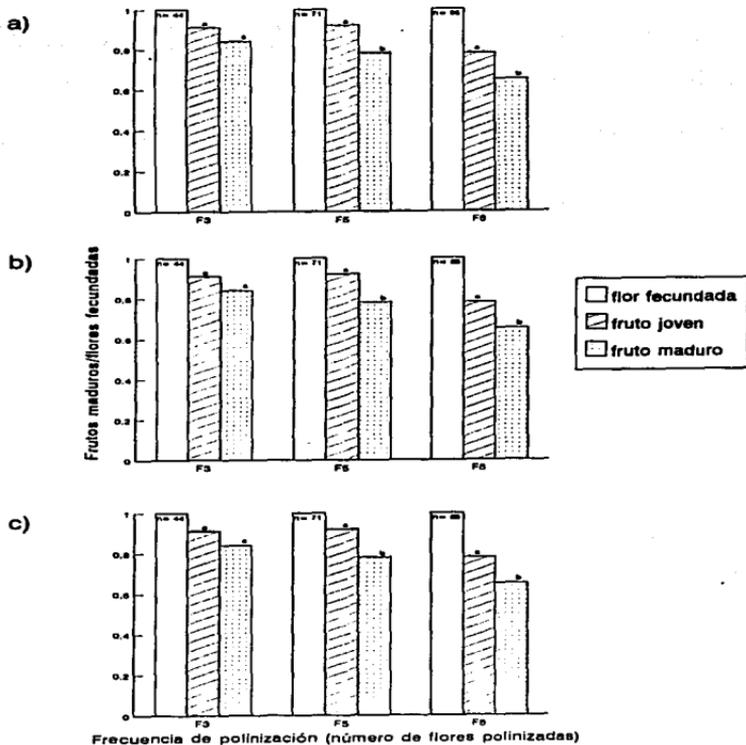


Fig. 9.- Transición de fruto joven a maduro en 1992 (a), 1993 (b) y 1994 (c) en el experimento de frecuencia de polinización: F3, F5 y F8. En los tres años se comparó la proporción promedio de frutos jóvenes contra la de maduros independientemente para cada tratamiento. Letras semejantes indican diferencias no significativas. n= número total de inflorescencias en la muestra.

Tabla 5. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para el experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) para probar el efecto del factor "estadio de desarrollo" (fruto joven y maduro) sobre la producción observada de frutos. Los análisis fueron realizados de manera independiente por tratamiento y año.

Tratamiento	Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
F3	1992	Constante	103.50	87	2.1	1	> 0.05
		Estadio fruto	101.33	86			
	1993	Constante	485.02	203	23.3	1	<0.001
		Estadio fruto	461.74	202			
	1994	Constante	43.05	55	9.06	1	< 0.01
		Estadio fruto	33.98	54			
F5	1992	Constante	317.67	141	16.6	1	<0.001
		Estadio fruto	301.11	140			
	1993	Constante	477.42	141	25.19	1	<0.001
		Estadio fruto	452.14	140			
	1994	Constante	63.64	43	2.24	1	> 0.05
		Estadio fruto	61.40	42			
F8	1992	Constante	737.91	171	30.18	1	<0.001
		Estadio fruto	707.73	170			
	1993	Constante	1101.00	239	32.48	1	<0.001
		Estadio fruto	1068.50	238			
	1994	Constante	195.44	99	78.81	1	<0.001
		Estadio fruto	116.63	98			

En los otros dos años, el porcentaje final de frutos estuvo por encima del 80%, con excepción de F8 en 1992 con 65% (Fig. 9a y 9c). En 1994 se observó la mayor proporción de frutos retenidos en los tres tratamientos y en ambos estadios (Fig. 9c). Este aumento fue especialmente notorio en el caso de F8, donde la proporción de frutos por inflorescencia se incrementó notablemente (20 a 30 puntos porcentuales), respecto a las de 1992 y 1993.

**IV.1.1.5 Efecto de la frecuencia de polinización sobre el volumen de los frutos.** En el presente análisis únicamente se compararon las inflorescencias que mantuvieron hasta la cosecha el número requerido de frutos por tratamiento, es decir, aquellas que mantuvieron hasta la cosecha el número de flores fecundadas que correspondían a cada tratamiento (*i.e.* 3, 5 u 8).

La comparación del volumen promedio de los frutos cosechados en el experimento de frecuencia de polinización indicó efectos significativos del tratamiento de polinización y del año sobre el volumen promedio de los frutos (Apéndice A, Tabla 7). A partir de los resultados de la comparación múltiple de medias se determinó que el mayor volumen promedio de los frutos por inflorescencia se presentó en F3, siendo este distinto al de F5 y F8, los cuales fueron iguales entre sí (Tabla 6). También se determinó que los distintos años productivos tuvieron un efecto significativo sobre el volumen de los frutos, siendo 1993 el periodo en que los frutos presentaron el volumen menor (Tabla 7).

Tabla 6. Volumen promedio de los frutos de *V. planifolia* en el experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) durante los periodos productivos 1992-1994. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de frutos	Volumen promedio cm <sup>3</sup>	Grupos homogéneos
F3	73	40.49	a
F5	77	36.67	b
F8	58	37.90	b

Tabla 7. Volumen promedio por año para los frutos de *V. planifolia* en el experimento de frecuencia de la polinización (F3, F5 y F8) durante los periodos productivos 1992-1994. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de frutos	Volumen promedio cm <sup>3</sup>	Grupos homogéneos
1992	59	42.91	a
1993	53	30.60	b
1994	96	43.12	a

#### IV.2 Experimento de intensidad de polinización (10, 150 e 1100).

**IV.2.1 Efecto de la intensidad de polinización sobre la producción de frutos ("fruit-set").** En los siguientes incisos de esta sección no se tomará en cuenta 10, ya que en este caso se evitó la polinización (ver métodos) con la finalidad de medir el efecto de la ausencia de frutos sobre el crecimiento. No obstante, cabe señalar que algunas de estas plantas produjeron un bajo número

de frutos (del total de flores producidas 4% en 1993 y 6% en 1994; Tabla 8), mismos que, de acuerdo con los objetivos, fueron eliminados manualmente en su fase juvenil, aproximadamente 40 días después de haberse iniciado. En los dos años de trabajo, I50 e I100 superaron por más de seis veces la producción de frutos de I0 (Tabla 8).

Tabla 8. Estructuras reproductivas promedio por individuo ( $X \pm e.e.$ ) y frutos totales producidos por tratamiento (%) en el experimento de intensidad de polinización (I0, I50 e I100). Tamaño de muestra (n).

Tratamiento	1993			1994		
	Inflorescencias por individuo	Flores por individuo	Frutos/ flores	Inflorescencias por individuo	Flores por individuo	Frutos/ flores
I0	6.9 $\pm$ 6.1 (89)	16.0 $\pm$ 0.8 (1343)	4.1% (55)	4.3 $\pm$ 1.2 (30)	13.9 $\pm$ 0.9 (418)	6.0% (25)
I50	6.2 $\pm$ 1.2 (87)	17.6 $\pm$ 0.7 (1429)	28.1% (16)	2.0 $\pm$ 0.4 (16)	17.1 $\pm$ 1.4 (273)	39.6% (108)
I100	7.5 $\pm$ 1.3 (112)	16.4 $\pm$ 0.6 (1738)	25.5% (10)	1.7 $\pm$ 1.3 (10)	18.1 $\pm$ 1.2 (181)	65.7% (119)

En I0 las flores permanecieron turgentes alrededor de ocho horas, aproximadamente, el mismo tiempo que aquellas polinizadas en los demás tratamientos. La presencia de frutos en las plantas sometidas a este tratamiento implicó que sus flores se fecundaron con sus propios granos de polen, sin la presencia de un vector.

Al inicio del estudio, los números promedio de inflorescencias y de flores por inflorescencia por individuo fueron más o menos similares entre I0, I50 e I100 (Tabla 8). Sin embargo, en 1994 se observó cierta tendencia a producir más inflorescencias y menos flores por inflorescencia en las plantas de I0 (Tabla 8).

**IV.2.1.1 Variación individual de la producción de frutos maduros por planta.** A excepción de I100 en 1994, en el experimento de intensidad de polinización, la producción de frutos se vio afectada por la variación individual (i.e. "planta", Apéndice A, Tablas 8 y 9). No obstante la significancia de este factor y su amplia variación en los dos años de estudio (Apéndice A, Tabla 3), es importante señalar que la mayoría de las plantas de I50 e I100

tuvieron una proporción semejante de frutos maduros al final de cada año productivo (Tabla 9). Esto implica que la significancia de este factor en cada periodo productivo estuvo determinado por un escaso número de individuos (Tabla 10). Estos individuos presentaron los menores porcentajes en frutos, con excepción de la planta 70 (I50, 1994). Al igual que en el experimento de frecuencia, la amplia variación en el tamaño de las plantas (número de módulos) y en su número de inflorescencias no permitió definir un patrón que explicara la baja proporción de frutos de éstos individuos (Apéndice A, Tablas 3).

El efecto del número de flores por inflorescencia sobre la cosecha de frutos maduros en I50 e I100 sólo fue significativo durante 1993 (Apéndice A, Tabla 8 y 9; Fig. 10). En I50 se obtuvo una menor proporción de frutos en las plantas con inflorescencias con menos de 18 flores, mientras que en I100 en aquellas con 13 a 18. La amplia variación de este factor en los dos años de estudio se ilustra en la tabla 3 (Apéndice A).

Tabla 9 Proporción promedio anual de frutos por inflorescencia ( $\bar{X} \pm e.e.$ ) en las plantas del experimento de intensidad de polinización (I50 e I100). Tamaño de muestra (n).

Tratamiento	Año	
	1993	1994
I50	0.421 $\pm$ 0.059 (78)	0.194 $\pm$ 0.023 (12)
I100	0.809 $\pm$ 0.042 (108)	0.628 $\pm$ 0.036 (7)

En los dos periodos de estudio, la interacción entre los factores "planta" y "número de flores por inflorescencia" resultó ser significativa para los dos tratamientos de intensidad de polinización (Apéndice A, Tablas 8 y 9). Esto significa que la proporción de frutos maduros depende del efecto de la variación individual y del efecto de las flores presentes en las inflorescencias de los individuos. En 1993 se obtuvo una mayor proporción de frutos en las inflorescencias con más de 18 flores (I50= 0.46; I100= 0.29). En 1994 no hubo diferencias significativas en las tres categorías para la relación entre flores fecundadas y frutos cosechados; sin embargo, es importante hacer notar que la

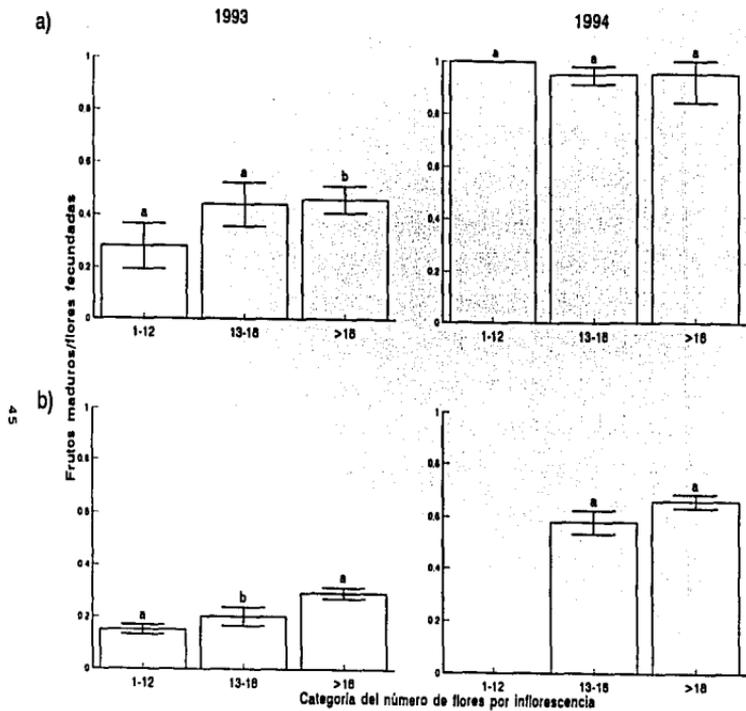


Fig 10 - Proporción de frutos maduros producidos en relación al número de flores por inflorescencia en el experimento de intensidad de polinización: 150 (a) e 1100 (b). Los análisis y la comparación entre pares de medias se calcularon por tratamiento y año de manera independiente (ver texto). Letras iguales implican diferencias no significativas, las líneas indican errores estándar

Tabla 10.- Frutos promedio cosechados por en los individuos del experimento de intensidad de polinización (150 e 1100). El valor promedio se obtuvo en relación al total de inflorescencias presentes por individuo. Se comparó entre pares de plantas la proporción promedio de frutos por tratamiento y año. Sólo se presentan resultados de los tratamientos donde hubo diferencias en los años 1993 y 1994. Nota: \*  $p < 0.05$ ; ns= diferencias no significativas

Planta	Proporción de frutos maduros por individuo												
<b>150 1993</b>													
50	0.63	50	68	53	48	61	54	42	*	49	62	66	47
68	0.37	ns	*	ns	*	*							
53	0.56	ns		ns	ns			ns	ns				*
48	0.54							ns	ns				*
61	0.42	ns											
54	0.41	ns	ns	ns	ns			ns	ns	ns			ns
42	0.4							ns	ns				*
49	0.35				ns			ns	ns				ns
62	0.34	*	ns	*		62	ns	ns	ns	ns			ns
66	0.33	ns	ns	ns	ns	66	ns	ns	ns	ns	ns		ns
47	0.23												ns
<b>150 1994</b>													
70	0.94	50	66	68	54								
50	0.93	ns	ns	*	ns								
66	0.73	ns			ns								
68	0.68	ns	ns		ns								
54	0.67	ns			ns								
<b>1100</b>													
51	0.38	51	44	56	5	45	69	73	63	64	43	59	
74	0.36	ns	ns	ns	ns	*			*	*	*	*	
44	0.30				ns	ns						*	
56	0.29	ns	ns	ns	ns	ns						*	
5	0.25											*	
45	0.24	ns	ns	ns	ns				ns	ns		*	
69	0.24	ns	*	ns	ns	ns			ns	ns	ns	*	
73	0.13	*	*	*	*	*	ns		ns	ns	ns	*	
63	0.12	*	*	*	*	*			ns	ns	ns	*	
64	0.09	*	*	*	*	*			ns	ns	ns	*	
43	0.05	*	*	*	*	*			ns	ns	ns	ns	
59	0.04	*	*	*	*	*					ns	ns	

proporción de frutos aumentó notablemente de 1993 a 1994, pasando de 46 a 100% en 150 y de 30 a 66% en 1100, valores máximos respectivamente (Fig. 10).

**IV.2.1.2 Producción anual de frutos maduros por tratamiento.** En 1993 y 1994 la proporción de frutos maduros cosechada fue distinta entre 150 e 1100 (Tabla 11). En ambos años la mayor proporción de frutos se obtuvo en las plantas donde se polinizó el 50% de las flores de cada inflorescencia (*i.e.* 150; Fig. 11a). En 150 en 1993 se cosechó menos del 50% de las flores polinizadas, 20 puntos porcentuales más que en 1100 (Fig. 11a). En 1994, en ambos tratamientos la proporción de frutos maduros aumentó notablemente (*ca.* 80%), aunque en ese año también se mantuvieron las diferencias entre ambos tratamientos (Fig. 11a).

En este experimento, los dos factores analizados ("tratamiento" y "número de inflorescencias por planta") afectaron de manera distinta la producción de frutos maduros en los dos años de estudio (Tabla 11). En 1993, la producción de frutos maduros se vio afectada por la interacción entre el porcentaje de polinización ("tratamiento": 150 o 1100) y la intensidad de floración, pero sólo el efecto principal de este último factor fue significativo (Tabla 11). En 1994 la cosecha de frutos maduros sólo se vio modificada por el porcentaje de flores polinizadas (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la intensidad de polinización (150 e 1100) sobre la proporción de frutos cosechados por tratamiento. Se presentan resultados de análisis independientes para dos años de estudio.

Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
1993	Constante	350.20	25			
	Tratamiento (a)	199.10	24	151.10	1	<0.001
	Inflorescencias/planta (b)	348.94	22	1.26	2	>0.05
	Interacción a.b	168.85	20	181.30	5	<0.001
1994	Constante	19.83	7			
	Tratamiento (a)	11.63	6	8.20	1	<0.001
	Inflorescencias/planta (b)	19.83	0	0	0	>0.05
	Interacción a.b	19.83	0	0	0	>0.05

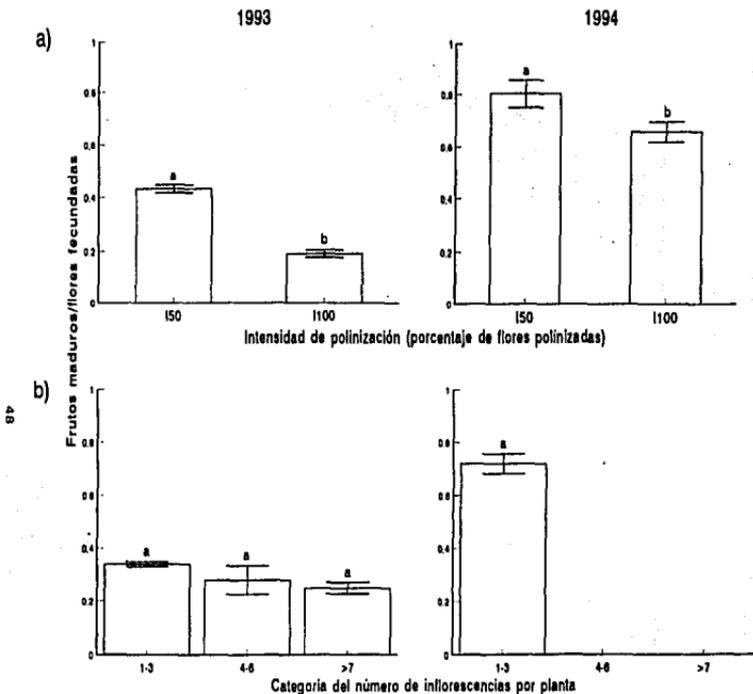


Fig. 11.- Comparación de la producción de frutos maduros en el experimento de intensidad de polinización en los años 1993 y 1994. a) Proporción de frutos maduros en los tratamientos de polinización 150 e 1100 y b) proporción de frutos obtenidos por intensidad de floración. Letras iguales implican diferencias no significativas, las líneas indican errores estándar

La interacción significativa entre el porcentaje de flores polinizadas ("tratamiento") y la intensidad de floración en 1993 implica que la producción de frutos en los distintos tratamientos disminuyó conforme se incrementó la intensidad de la polinización., produciéndose igual proporción de frutos entre las plantas con intensidad de floración distinta (Fig. 11b).

**IV.2.1.3 Efecto acumulado de la aplicación continua del tratamiento sobre la producción de frutos maduros.** Después de haber aplicado por dos años la misma intensidad de polinización (i.e. 150 o 1100) se reconocieron diferencias significativas en la producción de frutos por tratamiento (Fig. 12a) y por período productivo (Fig. 12b). El efecto principal de ambos factores sobre la producción de frutos fue muy significativo, a diferencia de la intensidad de floración que no fue significativa (Tabla 12; Fig. 12c).

Tabla 12. Resultados del análisis log-lineal para probar el efecto acumulado de la aplicación consecutiva de un tratamiento de polinización (i.e. 150 e 1100) en la producción de frutos. En los análisis sólo se tomaron en cuenta las plantas que se reprodujeron año con año.

Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
Constante	355.74	23			
Año (a)	196.14	22	159.60	1	<0.001
Tratamiento (b)	286.73	22	69.01	1	<0.001
Planta (c)	279.60	13	76.14	10	<0.001
Inflorescencia/planta (d)	354.79	21	0.95	2	>0.05
Interacción a*b*d	102.68	17	253.10	6	<0.001

La comparación global de la producción promedio de frutos entre los tratamiento de intensidad de polinización mostró que después de dos años la menor cosecha correspondió a 1100 (30%), que produjo 20 puntos porcentuales menos en frutos que 150 (Fig. 12a). Asimismo, se determinó que la mayor cosecha promedio se obtuvo en el año de 1994 (Fig. 12b).

La interacción de los factores "tratamiento", año productivo e intensidad de floración fue muy significativa, aunque la influencia de la intensidad de floración fue marginal (Tabla 12). Esta interacción indica que la producción de frutos se vio afectada por los valores que alcanzaron en el tiempo los tres factores involucrados. Es decir, conforme aumentó la intensidad de polinización

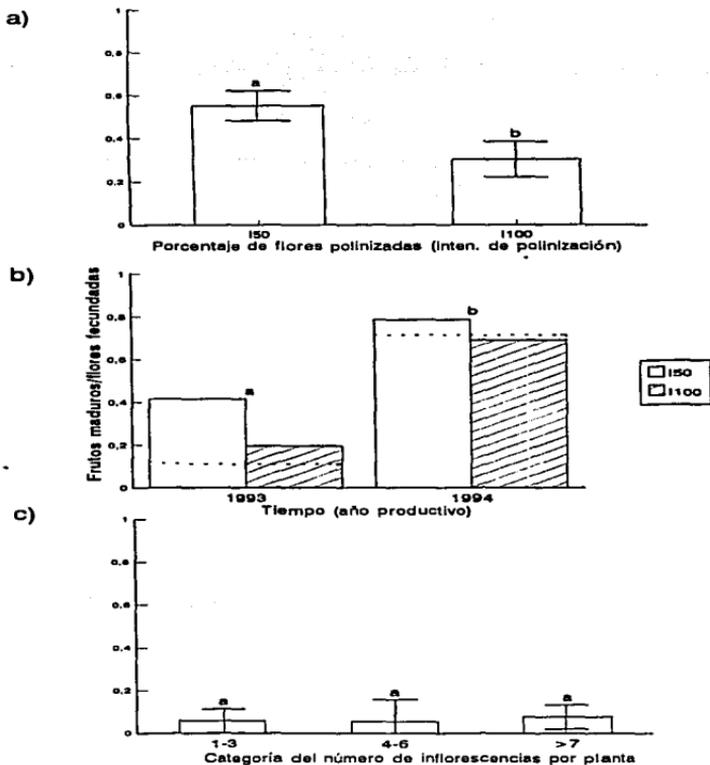


Fig. 12.- Producción consecutiva de frutos en el experimento de intensidad de polinización. a) proporción promedio de frutos producidos por tratamiento en dos años de estudio; b) proporción promedio de frutos totales producidos en cada año productivo y proporción promedio por tratamiento en cada periodo productivo; c) proporción de frutos producidos por intensidad de floración. Letras iguales indican diferencias no significativas, las líneas errores estándar.

disminuyó la proporción de frutos cosechados (Fig. 12a), lo cual también estuvo relacionado con la disponibilidad de agua de lluvia (*i.e.* 1993; Fig. 12b) y con la intensidad de floración en los individuos (Fig. 12c).

Por otra parte, a diferencia del experimento de frecuencia de polinización, en el experimento de intensidad en los dos años de estudio se observó que a medida que se incrementó el nivel de polinización se mantuvo una reducción en la cosecha de frutos (Fig. 12b). Sin embargo, debido al aumento en la proporción de frutos obtenidos en 1994 (ca. 50% más que en 1993) no se puede determinar propiamente un efecto acumulado de los tratamientos sobre el éxito reproductivo de las plantas, por lo que es probable que este sea resultado de la influencia de otras variables distintas de la "memoria" temporal de las plantas.

**IV.2.1.4 Pérdida de frutos a lo largo del período de desarrollo.** La transición de fruto joven a maduro en 150 e 1100 estuvo acompañada de una pérdida importante de frutos, observándose un efecto distinto del factor "estado de desarrollo" en los dos años de estudio del experimento de intensidad (Tabla 13). En 1993 la significancia del factor fue muy alta en los dos tratamientos, reconociéndose que mientras mayor fue el porcentaje de flores polinizadas, menor fue la proporción de frutos retenido de una a otra etapa de desarrollo (Fig. 13a). En 1994 este comportamiento se mantuvo sólo en 150, en 1100 se observó igual proporción de frutos jóvenes que maduros (Fig. 13b). Nótese que la menor porción de frutos a lo largo del experimento se presentó en 1100 en 1993 (Fig. 13a).

Tabla 13. Resultados del ajuste de modelos log-lineales en el experimento de intensidad de polinización (150 e 1100) para probar el efecto del factor "estado de desarrollo" (fruto joven y maduro) sobre el número de frutos cosechados. Los análisis fueron realizados de manera independiente por tratamiento y año.

Tratamiento	Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
150	1993	Constante	518.32	157			
		Estado fruto	498.56	156	19.76	1	< 0.001
	1994	Constante	56.31	23			
		Estado fruto	51.32	22	4.99	1	<0.05
1100	1993	Constante	657.38	199			
		Estado fruto	636.68	198	20.69	1	<0.001
	1994	Constante	34.18	13	20.69		
		Estado fruto	30.66	12	3.52	1	>0.05

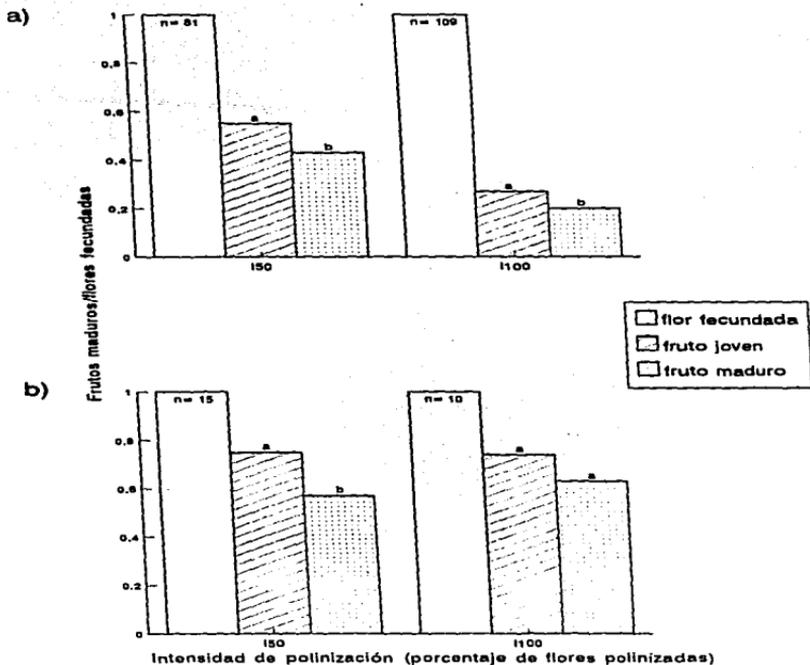


Fig. 13- Transición de fruto joven a maduro en 1993 (a) y 1994 (b) en el experimento de intensidad de polinización: 150 e 1100. En los dos años se comparó la proporción promedio de frutos jóvenes contra la de maduros independientemente para cada tratamiento. Letras iguales indican diferencias no significativas, las líneas errores estándar. n= número total de inflorescencias en la muestra.

**IV.2.1.5 Efecto de la frecuencia de polinización sobre el volumen de los frutos.** A diferencia del experimento de frecuencia de polinización, en el de intensidad de polinización ninguna de las inflorescencia mantuvo el número de flores fecundadas que representaba la proporción del tratamiento (50 ó 100%) hasta la última etapa de maduración de los frutos (8 meses); por esta razón en el análisis se comparó el volumen promedio de todos los frutos que se cosecharon por inflorescencia en cada tratamiento.

La comparación del volumen promedio de los frutos cosechados mostró diferencias significativas en los dos años de estudio, pero no entre los tratamientos (Apéndice A, Tabla 10). La comparación múltiple de medias indicó que los frutos promedio por inflorescencia en 150 e 1100 son semejantes en volumen (Tabla 14) y que en 1994 las vainas presentaron el mayor volumen que en 1993 (Tabla 15).

Tabla 14. Volumen promedio de los frutos de *I. planifolia* en el experimento de intensidad de polinización (150 e 1100) durante los periodos productivos 1993-1994. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de frutos	Volumen promedio cm <sup>3</sup>	Grupos homogéneos
150	81	32.44	a
1100	86	34.56	a

Tabla 15. Volumen promedio por año de los frutos de *I. planifolia* en el experimento de intensidad de polinización (150 e 1100) durante los periodos productivos 1993-1994. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Año	Número de frutos	Volumen promedio cm <sup>3</sup>	Grupos homogéneos
1993	142	24.43	a
1994	25	39.58	b

## **B) Crecimiento vegetativo.**

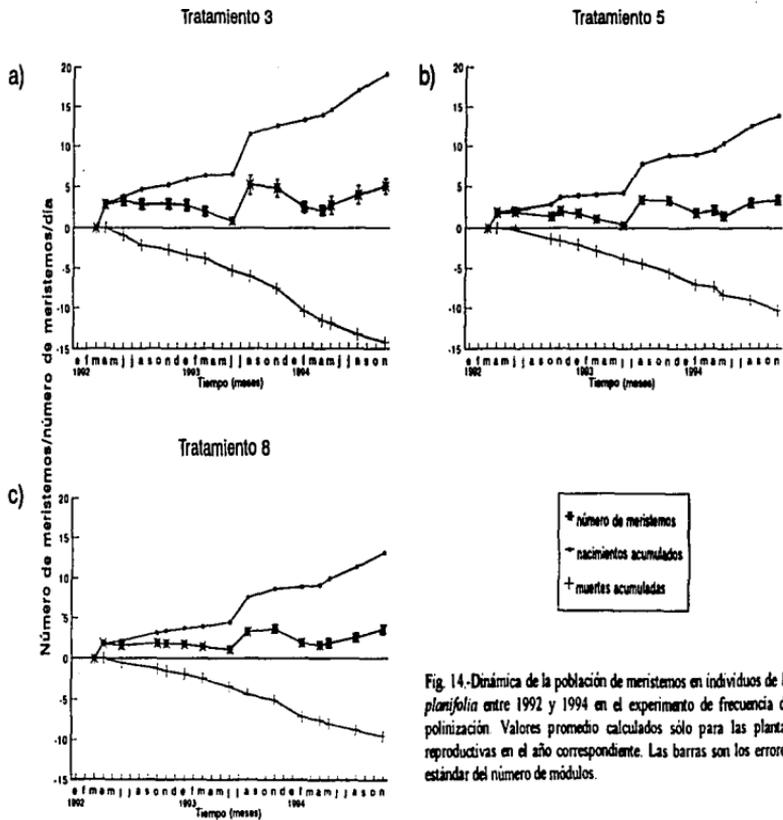
### **IV.3 Experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8).**

#### **IV.3.1 Dinámica de la producción de meristemos y módulos.**

**IV.3.1.1 Meristemos apicales.** El número promedio de meristemos activos por individuo osciló, de manera general, alrededor de tres (Fig. 14). Nunca se presentaron en promedio más de seis meristemos activos por planta, siendo agosto y noviembre de 1993 los puntos donde el valor alcanzó sus máximos. En todos los tratamientos de frecuencia de polinización el menor número de meristemos se presentó en mayo de 1993. Los números de nacimientos y muertes acumuladas tendieron a crecer de manera constantes a lo largo del tiempo. Como se observa en la figura 14, en F3 hubo mayores números de nacimientos y muertes, lo cual refleja un recambio más activo de estructuras vegetativas.

**IV.3.1.2 Módulos.** El resultado global del proceso del proceso dinámico de nacimiento y muerte de módulos puede caracterizarse como un incremento constante en el número promedio de estas estructuras por planta (Fig. 15). En F3 pueden observarse dos períodos en los cuales no cambió el número de módulos: de marzo a junio de 1993 y de noviembre de 1993 a abril de 1994 (Fig. 15). El primero de estos períodos es posterior a la producción de flores y frutos, mientras que el segundo es anterior a dicho evento. En general, la producción de módulos no mostró cambios drásticos a través de los casi tres años de observaciones, como se muestra en las curvas de la figura 15. La pérdida de módulos en el tiempo fue muy baja y más o menos constante en los tres tratamientos, por lo que las curvas de los módulos presentes y los nacimientos acumulados en algunas ocasiones se traslaparon o se mantuvieron paralelas con la misma tendencia positiva.

Al final del estudio, en F3 se obtuvo el promedio máximo del número de módulos por planta (678±56). En este tratamiento se observó una mayor fluctuación en el número de módulos promedio en el tiempo, así como también una acumulación mayor de nacimientos y muertes.



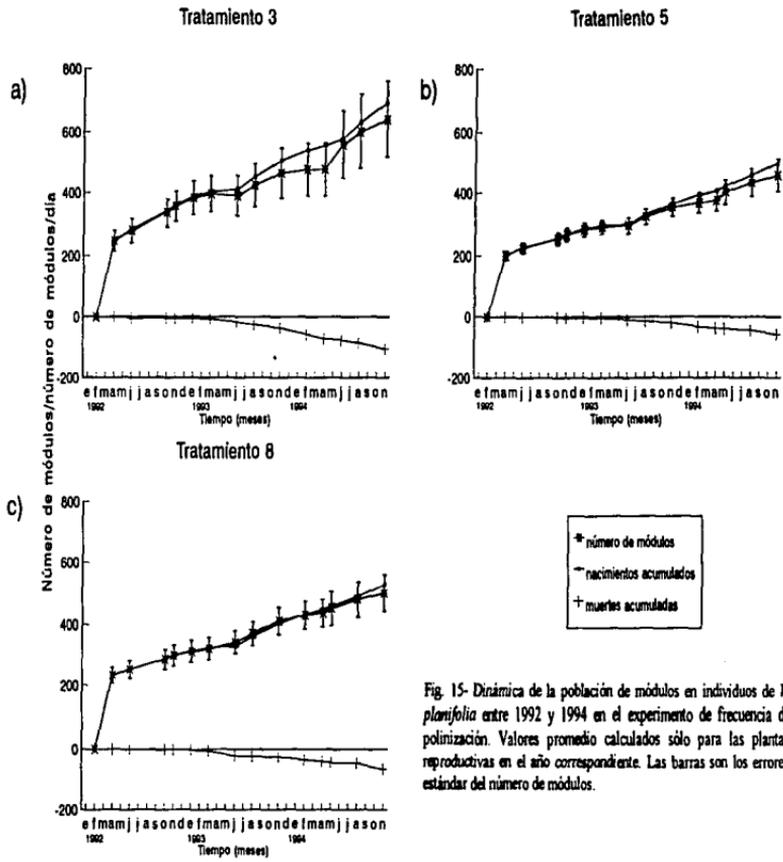


Fig. 15- Dinámica de la población de módulos en individuos de *V. planifolia* entre 1992 y 1994 en el experimento de frecuencia de polinización. Valores promedio calculados sólo para las plantas reproductivas en el año correspondiente. Las barras son los errores estándar del número de módulos.

**IV.3.2 Cambio relativo promedio del número de meristemos apicales o módulos a través del tiempo.**

**IV.3.2.1 Meristemos apicales.** De manera general, en agosto de 1993 se observaron los picos de producción de meristemos activos por día (0.008-0.0148 ln meristemos/ln meristemos/día). En F5 se presentó uno más en noviembre de 1992. Antes y después del pico de agosto se presentaron dos descensos muy prolongados: uno de noviembre de 1992 a junio de 1993, y otro de agosto de 1993 a febrero de 1994 (Fig. 16a). La producción media diaria de meristemos fue muy semejante entre los tres tratamientos, no obstante, se observaron algunos puntos que difirieron del patrón (*i.e.* F5: mayo y noviembre de 1994; F8: junio, octubre, noviembre de 1992 y enero de 1993).

La tendencia global y la superposición de las barras de los errores estándar indican que los tratamientos de polinización no tuvieron un efecto importante en la tasa relativa de incremento de meristemos apicales. Los únicos puntos donde no hay superposición de las barras son: octubre y noviembre de 1992, y abril y noviembre de 1994.

**IV.3.2.2 Módulos.** Durante el primer año, entre abril de 1992 y marzo de 1993, el cambio en la producción de módulos presentó un punto máximo de módulos por día en junio de 1992 (Fig. 16b). En 1993 el período agosto-noviembre reportó las mayores tasas de incremento en módulos, mientras que en 1994 los valores de producción de módulos fueron más o menos constantes en el tiempo, con excepción de principio de año (febrero), donde hubo un descenso que se prolongó en F3 hasta abril. La tasa media de incremento de módulos tendió a aumentar en la época de floración y al iniciarse el desarrollo de los frutos (marzo-mayo) en 1992 y 1994. En contraste, en 1993 el incremento se dio al inicio de la etapa de maduración de los frutos (*i.e.* inicio de la época de lluvias).

Aunque durante el primer año la tasa relativa de incremento del número de módulos fue mayor en F3 que en los demás tratamientos, los errores estándar de la figura 16b indican que estas diferencias fueron significativas sólo entre junio y octubre de 1992. En términos generales, la frecuencia de polinización no tuvo efectos sobre la tasa de cambio en las estructuras de crecimiento (*i.e.*

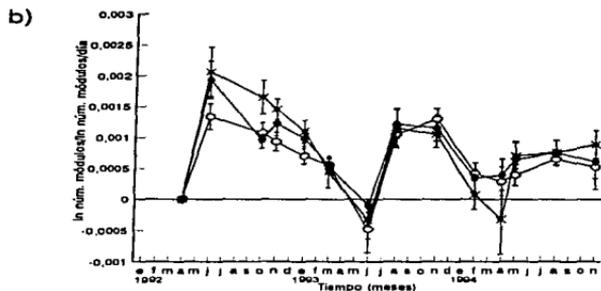
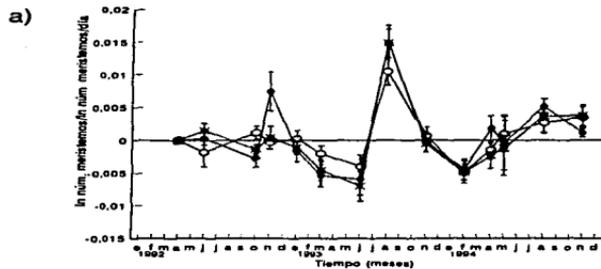


Fig. 16- Tasa relativa de incremento del número de meristemos apicales (a) y del número de módulos (b) en el experimento de frecuencia de polinización: F3 (asterisco), F5 (rombo) y F8 (círculo). El valor promedio se calculó sólo para las plantas con reproducción consecutiva. Las barras corresponden al error estándar.

módulos), ya que de manera general existe una superposición de las curvas que representan a los tres tratamientos, la cual es clara a partir de noviembre de 1992.

**IV.3.3 Efecto anual de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos).** No se observó un periodo productivo en particular en el que las plantas de un tratamiento crecieran más que otras, es decir, no se encontraron diferencias significativas en la producción promedio de módulos entre los individuos de cada tratamiento a lo largo del estudio (Tabla 16). No obstante, es importante señalar que en los tres análisis la covariable (logaritmo del número inicial de módulos por periodo) tuvo un efecto significativo (Apéndice A, Tablas 11-13), lo que indica que el tamaño inicial de las plantas fue un factor que afectó significativamente el número de módulos observados al final de cada periodo productivo (Apéndice A, Tabla 3).

Tabla 16. Tamaño promedio de las plantas del experimento de frecuencia (F3, F5 y F8) al final de los periodos reproductivos 1992-1994. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Año	Tratamiento	Número de plantas	Módulos promedio	Grupos homogéneos
1992	F3	11	273.53	a
	F5	13	274.16	a
	F8	13	264.85	a
1993	F3	10	369.83	a
	F5	11	381.07	a
	F8	10	370.68	a
1994	F3	9	506.99	a
	F5	6	488.65	a
	F8	6	476.43	a

**IV.3.4 Efecto acumulado de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos).** Después de aplicar la misma frecuencia de polinización (*i.e.* F3, F5 y F8) por dos (1992-1993) y tres años (1992-1994), se observó que el número promedio de módulos por tratamiento tendió a ser mayor a medida que se demandaba una menor producción de frutos por individuo (Tablas 17 y 18). No obstante, no se encontraron las diferencias entre ninguno de los tres tratamientos de frecuencia de polinización (Apéndice A, Tablas 14 y 15).

Tabla 17. Tamaño promedio de las plantas del experimento de frecuencia (F3, F5 y F8) después de aplicar por dos años los tratamientos correspondientes. Periodos productivos 1992-1993. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de plantas	Módulos promedio	Grupos homogéneos
F3	6	460.21	a
F5	6	380.09	a
F8	6	362.99	a

Tabla 18. Tamaño promedio de las plantas del experimento de frecuencia (F3, F5 y F8) después de aplicar por tres años los tratamientos correspondientes. Periodos productivos 1992-1994. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de plantas	Módulos promedio	Grupos homogéneos
F3	6	583.18	a
F5	6	466.55	a
F8	6	440.66	a

#### IV.4 Experimento de intensidad de polinización (I0, I50 e I100).

##### IV.4.1 Dinámica de la producción de meristemos apicales y módulos.

**IV.4.1.1 Meristemos apicales.** Agosto y noviembre de 1993 y noviembre de 1994 fueron los meses con mayor número de yemas activas en el experimento de intensidad de polinización. De manera general, alrededor de dos yemas apicales mantuvieron la producción de módulos en los

individuos de los tres tratamientos (Fig. 17). De igual forma, la pérdida y ganancia de meristemas fue muy similar entre los tratamientos, y con excepción de un evento numeroso de nacimientos en junio de 1993, las tendencias fueron muy constantes en el tiempo.

**IV.4.1.2 Módulos.** En la figura 18 se observa que existió un incremento constante en el número promedio de módulos por individuo, aunque se presentó un periodo de estasis relativa: de noviembre de 1993 a abril de 1994. Este ocurrió antes de la fase de reproducción (Fig. 18). Es notable que las curvas de nacimientos acumulados y de número de módulos presente se sobreponen en ciertos periodos debido a que la pérdida de módulos fue muy baja. En general, la producción promedio de módulos para los tres tratamientos fue similar y únicamente se presentó una mayor variación en 150.

#### **IV.4.2 Cambio relativo promedio del número de meristemas apicales o módulos a través del tiempo.**

**IV.4.2.1 Meristemas apicales.** No se observaron diferencias en las tasas de producción de meristemas por día entre los tres tratamientos aplicados (Fig. 19a). A lo largo del estudio existió una misma tendencia para todas las curvas, presentándose una tasa máxima de producción de meristemas en agosto de 1993, seguida de un periodo de descenso prolongado correspondiente entre agosto de 1993 y febrero de 1994. El pico de producción máxima de yemas apicales alcanzado en agosto de 1993 coincidió con la temporada de mayor precipitación. En mayo de 1994, la producción promedio diaria de meristemas fue mayor en I100, y de hecho fue el único significativamente distinto de los otros dos tratamientos a lo largo del estudio.

**IV.4.2.2. Módulos.** En la figura de junio 19b se observa que existe una estacionalidad marcada en la producción de módulos, siendo agosto de 1993 el momento de mayor producción de módulos por día. En cambio, durante 1994 la producción de módulos tendió a incrementarse constantemente a través del tiempo, aunque se observó un descenso posterior que inició en agosto (a excepción del I100, donde éste no se presentó). De manera general, no se observaron diferencias significativas en la producción promedio diaria de módulos entre los tres tratamientos.

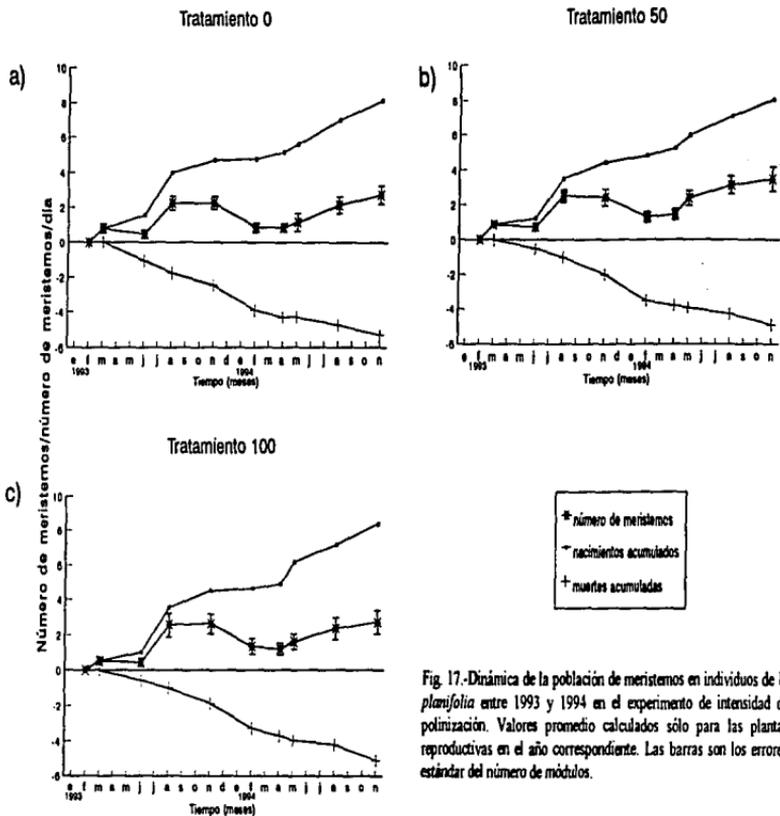


Fig. 17.-Dinámica de la población de meristemas en individuos de *V. planifolia* entre 1993 y 1994 en el experimento de intensidad de polinización. Valores promedio calculados sólo para las plantas reproductivas en el año correspondiente. Las barras son los errores estándar del número de módulos.

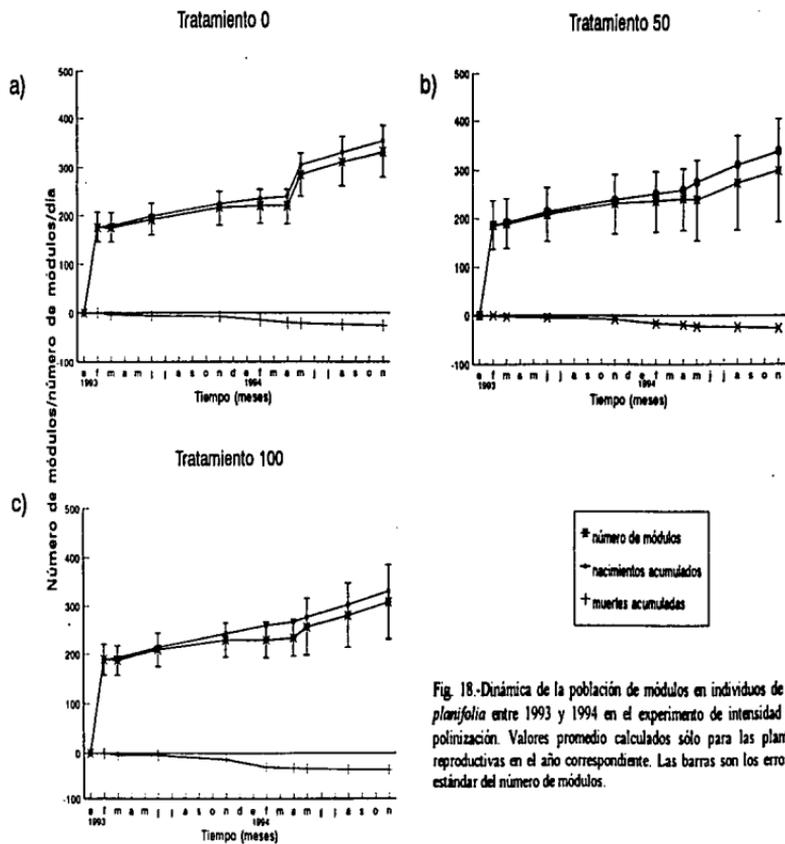


Fig. 18.-Dinámica de la población de módulos en individuos de *V. planifolia* entre 1993 y 1994 en el experimento de intensidad de polirización. Valores promedio calculados sólo para las plantas reproductivas en el año correspondiente. Las barras son los errores estándar del número de módulos.

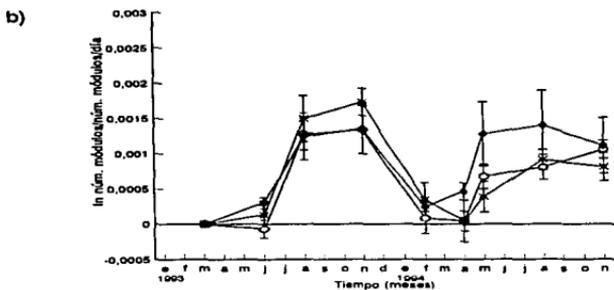
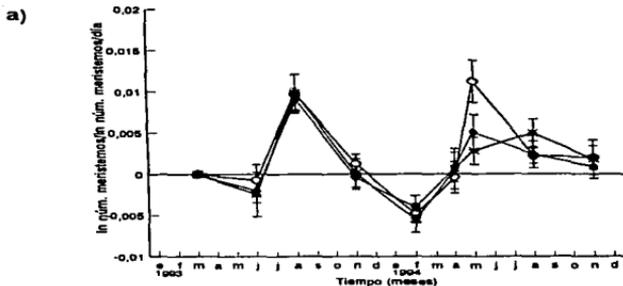


Fig. 19- Tasa relativa de incremento del número de meristemos apicales (a) y del número de módulos (b) en el experimento de intensidad de polinización: 10 (asterisco), 150 (rombo) e 1100 (círculo). El valor promedio se calculó sólo para las plantas con reproducción consecutiva. Las barras corresponden al error estándar.

**IV.4.3 Efecto anual de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos).** La polinización del 0, 50 y 100% de las flores de los individuos de *V. planifolia* no tuvo efectos diferenciales sobre su tamaño (*i.e.* número de módulos) después de haber aplicado los tratamientos de polinización por año (Tabla 19). Por otra parte, es importante hacer notar que el tamaño inicial de las plantas influyó sobre su talla final (Apéndice A, Tablas 16 y 17).

Tabla 19. Tamaño promedio de las plantas del experimento de intensidad (10, 150 e 1100) al final del período productivo de 1993. Los grupos homogéneos se determinaron a partir de una prueba de Tukey HDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de plantas	Módulos promedio	Grupos homogéneos
10	13	194.10	a
150	14	190.98	a
1100	14	184.93	a
10	7	262.42	a
150	8	295.80	a
1100	7	269.77	a

**IV.4.4 Efecto acumulado de los niveles de polinización sobre el tamaño de la planta (número total de módulos).** Después de dos años de haber aplicado el mismo tratamiento de polinización sobre los individuos se determinó, a través de un análisis de covarianza, que su tamaño final fue significativamente afectado por el tratamiento (Tabla 20). La comparación de medias indicó que las plantas de 150 presentaron un número menor de módulos que las de 10 (Tabla 21). Sin embargo, el número de módulos de las plantas de 1100 fue intermedio entre los dos tratamientos y no difirió significativamente de ninguno de ellos. En el análisis se reconoce que el tamaño final de las plantas dependió del número inicial de módulos, ya que esta covariable fue altamente significativa en todos los casos (Tabla 21).

Tabla 20. Efecto de la intensidad de polinización (10, 150 e 1100) sobre el tamaño de las plantas (número de módulos) al término del segundo año de aplicación de los tratamientos (1993-1994). La covariable fue el número inicial de módulos en 1993

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	0.873	1	0.873	118.82	<0.001
Tratamiento	0.060	2	0.030	4.06	<0.05
Residuos	0.132	18	0.007		
Total (Corr.)	1.110	21			

Tabla 21. Tamaño promedio en las plantas del experimento de intensidad (10, 150 e 1100) después de aplicar por dos años los tratamientos correspondientes. Periodos productivos 1993-1994. Los grupos homogéneos se determinaron partir de una prueba de Tukey HSDS (95% confianza).

Tratamiento	Número de plantas	Módulos promedio	Grupos homogéneos
10	7	201.84	a
150	8	150.66	b
1100	7	172.19	ab

## V. DISCUSION

En el presente estudio se han descrito distintos aspectos del esfuerzo reproductivo de *Vanilla planifolia* en Usila, Oaxaca. Este se analizó en términos del efecto que seis niveles de polinización (*i.e.* intensidad y frecuencia) tuvieron sobre parámetros de reproducción y de crecimiento durante tres y dos años consecutivos, según el caso. Es importante hacer notar que, aún cuando los tamaños iniciales de las plantas fueron distintos, a lo largo del estudio fue posible establecer patrones de comportamiento comunes entre los individuos que recibieron cada tratamiento de polinización. A través de los distintos análisis estratificados y las observaciones de campo se pudieron determinar algunos de los factores que determinan y regulan la producción de frutos en la vainilla, los cuales fueron evidentes en distintos momentos de cada año productivo y en años subsecuentes al inicio de la aplicación de un tratamiento determinado.

### V.1 Evaluación de los costos de la reproducción.

En términos generales, los recursos asignados a la reproducción en *V. planifolia* implican la producción y el desarrollo de diversos tipos de estructuras como son: el raquis, los primordios florales, las flores, la pigmentación de las flores, el néctar extrafloral, las esencias aromáticas, los granos de polen en másula, los frutos, la cubierta de los frutos, los óvulos y las semillas, entre otras. Todo esto permite suponer que la inversión reproductiva en la vainilla debe ser alta. Particularmente, la producción, desarrollo y maduración de los frutos, como se ha visto en otras plantas, puede ser una parte del evento reproductivo muy costoso en términos de las restricciones que ejerce sobre el crecimiento, sobrevivencia y reproducción presente y futura (Dalesalle y Mooreside, 1995).

A lo largo de este estudio, en los cinco tratamientos de polinización controlada (*i.e.* F3, F5, F8, I50 e I100) más del 20% de las flores producidas llegaron a la de fase de fruto, con excepción de I0 donde se evitó la polinización de las flores. Este porcentaje superó ampliamente la producción natural (*i.e.* polinización por insectos) de frutos de *V. planifolia*, la cual oscila entre el 0.1 y el 2% de las flores producidas (M. A. Soto Arenas, *com. pers.*; Gohier, 1977; Sr. Raymundo Pérez, *com.*

pers.). A fin de facilitar la discusión de los resultados en la tabla 22 se presenta un resumen de los mismos.

**V.1.1 Reproducción.** En las enredaderas *Vitis vinifera* (Winkler y Williams, 1945), *Cucurbita foetidissima* (Berry et al., 1978), *Convolvus arvensis* (Holm et al., 1977 en Putz y Mooney, 1991) y *Marah fabaceus* (Dittmer y Talley, 1964) se ha observado que las estructuras subterráneas de almacenamiento (i.e. bulbos, túberos, cormos y raíces) juegan un papel primordial en el mantenimiento de estructuras reproductivas, debido a que en la etapa reproductiva el contenido de carbohidratos (esencialmente almidones) disminuye considerablemente. En *V. planifolia*, como ya se mencionó, este comportamiento no se ha determinado, pero es razonable suponer que los recursos almacenados y los recursos adquiridos a través de los distintos mecanismos de absorción y de movimiento de recursos influyen en el desempeño reproductivo anual de la especie. No obstante, en los experimentos de polinización (i.e. intensidad y frecuencia) se reconoció cierta tendencia hacia incremento en la proporción de estructuras reproductivas abortadas conforme se incrementó el número o el porcentaje de flores polinizadas (Figs. 9 y 13; Tabla 22). En el experimento de frecuencia de polinización la menor producción de frutos correspondió a F8 en 1992 y 1993 (Fig. 9 y Tabla 22), mientras que en el experimento de intensidad, ésta fue menor en I100 en 1993 y 1994 (Fig. 13 y Tabla 22). A partir de lo anterior, es posible suponer que los costos de la reproducción son muy altos en las plantas de vainilla.

Los altos costos de la reproducción no sólo son producto del largo periodo de desarrollo y maduración de flores y frutos. En *Legenaria siceraria*, una enredadera herbácea monoica, se observó que al permitir la maduración de las flores masculinas se obtenía un menor número de nudos que cuando éstas se eliminaban en fase de yema (Delasalle y Mooreside, 1995). Los resultados en *Legenaria* llevan a suponer que en *V. planifolia* el costo de la producción de flores es alto, ya que en I0, donde sólo se cubrieron las inflorescencias para evitar la fecundación y por lo tanto se desplegaron y maduraron la mayor parte de los botones florales, se produjo un número de módulos semejante al de I50 e I100 (Tabla 19). Del tal forma, podría decirse que en este tratamiento el crecimiento vegetativo en los individuos no se vio beneficiado con recursos excedentes.

Tabla 22.- Resumen de resultados de los experimentos de polinización en *V. planifolia*.

Experimento de polinización y tratamiento	R e p r o d u c c i ó n			Crecimiento vegetativo			
	Frutos <sup>1</sup> cosechados	Volumen <sup>1</sup> (cm <sup>3</sup> )	Frutos cosechados por año <sup>3</sup>			Meristemas <sup>2</sup> (número)	Módulos <sup>1</sup> (número)
		1992	1993	1994			
<b>Frecuencia</b>							
F3	70%(a)	40.49 (a)	79% (a)	58% (a)	80 % (a)	3.13 (a)	583.18 (a)
F5	75%(a)	36.67 (b)	82% (a)	53% (a)	86 % (a)	2.11 (a)	466.55 (a)
F8	62%(b)	37.90 (b)	66% (b)	44% (b)	84 % (a)	2.14 (a)	440.66 (a)
<b>Intensidad</b>							
10	-	-	-	4% <sup>4</sup>	6% <sup>4</sup>	1.49 (a)	201.84 (a)
150	54% (a)	32.44 (a)	-	43% (a)	80% (a)	2.02 (a)	150.66 (b)
1100	30% (b)	34.56 (a)	-	19% (b)	63% (b)	1.72 (a)	172.19 (ab)

<sup>1</sup> Resultados promedio después de polinizar consecutivamente a los individuos durante tres años en el experimento de frecuencia y

<sup>2</sup> Promedio calculado para todo el periodo de estudio.

<sup>3</sup> Frutos cosechados en relación al total de flores formadas en un año determinado.

<sup>4</sup> Frutos jóvenes producidos, los cuales fueron eliminados a los 40 días de haberse formado.

La pérdida de estructuras reproductivas se ha señalado ampliamente como un indicador de la restricción de recursos hacia la reproducción (Lloyd, 1980; Stephenson, 1981; Bawa y Webb, 1984; Lee, 1988; Jennersten, 1991; Lehtilä y Syrjänen, 1995). Esta ha sido la causa principal en el género *Asclepias* (Willson y Price, 1977), en la yuca (*Yucca whipplei*; Udovic, 1980, en Wyatt, 1982), en *Caesalpinia eriostachys* y *Myrospermum frutescens* (Bawa y Webb, 1984) y en las orquídeas *Encyclia cordigera* (Janzen *et al.*, 1980), *Encyclia krugii* (Ackerman, 1989), *Aspassia pricipissa* (Zimmerman y Aide, 1989) y *Epidendrum ciliare* (Ackerman y Montalvo, 1990). En estas dos últimas especies, además del aborto de estructuras reproductivas, la restricción por recursos se vio reflejada en el descenso del crecimiento vegetativo.

Por otra parte, Reekie y Bazzaz (1987b), Ackerman (1989) y Fox y Stevens (1991) mencionan que la ausencia de conflictos entre las funciones vegetativa y reproductiva pudiera deberse a que los frutos son mantenidos, preferentemente, por los recursos adquiridos durante el período reproductivo. Apparently, ésta es una mejor explicación al comportamiento de *V. planifolia*, ya que la floración y la fructificación se inician poco antes de la temporada de lluvias, que es la época en la que la disponibilidad de agua y nutrientes es mayor. Asimismo, los bajos montos de fructificación y el menor volumen de los frutos cosechados en los dos experimentos en 1993, que fue el año de menor precipitación, apoyan esta hipótesis (Figs. 8 y 12; Tablas 7, 15 y 22).

En condiciones naturales la asignación de recursos en los individuos puede verse especialmente modificada debido a la enorme variación espacial y temporal (Lubbers y Lechowicz, 1988). Dados los valores menores en volumen y producción de frutos en 1993 en *V. planifolia*, es probable que a lo largo de un año, aún cuando existen varios mecanismos para la adquisición de recursos, la precipitación sea el factor ambiental que permite el acceso a los recursos y determine en última instancia la productividad en los individuos.

**V.1.2 Crecimiento.** Teóricamente, un incremento en la producción de frutos provocaría una mayor demanda de recursos y por consiguiente implicaría un aumento de los costos energéticos de la reproducción de las plantas; ante esto, es de esperarse que los individuos reasignen recursos de las funciones de crecimiento y mantenimiento hacia la actividad reproductiva (*i.e.* hay un costo de la

reproducción, Wyatt, 1982; Robertson y Wyatt, 1990). Sin embargo, esta relación no siempre es directa, y puede cambiar según el tamaño de las plantas antes de la reproducción; además, también está relacionada con su propia productividad (Lloyd, 1980; Stephenson, 1981; Waller, 1988; Snow y Whigham, 1989). Por ejemplo, Snow y Whigham (1989) observaron en la orquídea *Tipularia discolor* que la probabilidad de continuar creciendo se incrementa conforme las plantas son relativamente grandes en tamaño y conforme producen menos frutos.

A nivel individual en *V. planifolia* no fue clara la relación entre el tamaño de las plantas y la producción de frutos durante el mismo periodo reproductivo. En todos los tratamientos la probabilidad de reproducirse en cada año aparentemente no estuvo determinada ni por el tamaño de las plantas (i.e. número de módulos), ni por el número de inflorescencias que portaron en un momento dado (Apéndice A, Tablas 2 y 3). Los resultados muestran que el incremento en la asignación reproductiva (mayor número de frutos requeridos) tampoco provocó una reducción del crecimiento vegetativo (i.e. módulos y meristemas) en las plantas de vainilla al final de cada período reproductivo (Tablas 16 y 19; Figs. 16 y 19). Es decir, en cada año la producción promedio de módulos y meristemas fue semejante en las vainillas de los experimentos de frecuencia (i.e. F3, F5 y F8) e intensidad (i.e. I0, I50 e I100), aunque es pertinente recordar que el tamaño de las plantas al inicio del periodo productivo influyó significativamente en el desempeño de las plantas.

Estos resultados se contraponen totalmente a la hipótesis planteada por Waller (1988), Bazzaz y Ackerly (1992), Lu y Watson (*inédito*) y Silvertown y Rabinowitz (*inédito*), quienes proponen que en tales condiciones se esperaría una reasignación (desviación) de recursos de la función de crecimiento hacia la reproducción y viceversa, lo cual no fue evidente en los datos de un mismo periodo productivo en este estudio. La ausencia de conflictos en la vainilla contrasta con el comportamiento de otras orquídeas también epífitas pero con crecimiento vegetativo en pseudobulbos: *Aspassia principissa* (Zimmerman y Aide, 1989), *Epidendrum ciliare* (Ackerman y Montalvo, 1990), *Ionopsis utricularioides* (Montalvo y Ackerman, 1987), *Tipularia discolor* (Snow y Whigham, 1989) y *Tolunnia variegata* (Calvo, 1993).

Reekie y Bazzaz (1987 a, b) y Tuomi *et al.*, (1983) sugieren que una alta disponibilidad de recursos puede ser una de las causas por las cuales no se observen los costos de la reproducción sobre el crecimiento. En el caso de la vainilla, aunque no hubo efecto sobre el crecimiento en un mismo año, sí se observó un efecto a mediano plazo sobre esta variable, como se discutirá posteriormente.

Watson y Casper (1984) y Lubbers y Lechowinec (1988) mencionan que la ausencia de conflictos durante un mismo año puede deberse a caracteres morfológicos y fisiológicos que influyen en el movimiento y en la reducción de la competencia por recursos entre las funciones vitales. En *V. planifolia* es muy probable que su forma de crecimiento en entredadera haya influido para que se diera una ausencia de conflictos por recursos durante un mismo año. Es decir, en las entredaderas se ha observado que el carbono, que en otras especies es asignado al tejido de soporte, se dirige hacia las hojas, incrementándose con ello la tasa de crecimiento vegetativo (Monsi y Murata, 1970 en Putz y Mooney, 1991; Mooney y Gartner, 1991). Asimismo, se ha observado que varias entredaderas presentan órganos subterráneos de almacenamiento, donde una pequeña parte de estos recursos es utilizada en el crecimiento vegetativo, en su mantenimiento en condiciones ambientales extremas (*i.e.* sequía o helada) o para recuperar tejido dañado (Dittmer y Talley, 1964; Berry *et al.*, 1978; Mooney y Gartner, 1991).

Aún cuando no se ha demostrado que existan cambios en el sistema de raíces subterráneo en alguna de las etapas de desarrollo en la vainilla, sí se ha observado que el desempeño de las plantas depende de este sistema (López y Parra, 1911; Leakey, 1971; Davis, 1983; *médito*). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que en las orquídeas epífitas las raíces adventicias también captan agua y nutrientes, y que en éstas también se lleva a cabo el intercambio de gases y fijación de CO<sub>2</sub> (Davis, 1983; Stevens, 1989). Además, a lo largo de un año la superficie radicular de absorción puede incrementarse de tres formas: 1) cuando los ejes vegetativos entran en contacto prolongado con el suelo y las raíces adventicias crecen y se ramifican para formar raíces terrestres, 2) cuando se incorporan más raíces adventicias a través de la producción de nuevos módulos (ver Fig. 2 y 3) cuando eventualmente las raíces adventicias se prolongan hasta el suelo y se ramifican. Estos mecanismos de apropiación de recursos probablemente influyen en su desempeño, ya que a través

de éstos la vainilla puede potencialmente aumentar la cantidad de recursos absorbidos y dirigirlos a la función de crecimiento.

Por otra parte, Bazzaz *et al.*, (1979), Reekie y Bazzaz (1987 a,b), Primack y Hall (1990) y Lehtilä y Syrjänen (1995) sugieren que los costos de reproducción pueden disminuirse si las partes reproductivas son fotosintéticamente activas. En algunas orquídeas como *Cypripedium* sp. (Arditti y Harrison, 1979), *Laeliocattleya* (Dogane y Ando, 1990), *Phalaenopsis nuanui* (Duncan y Schubert, 1943), *P. mariae* (Ringstrom, 1968), *P. fasciata*, *P. hieroglyfica*, *P. lueddemanniana* y *P. pallens* (Tran *et al.*, 1995), entre otras, se ha detectado clorofila en los frutos verdes, aunque sólo en *Laeliocattleya* se ha determinado que los frutos contribuyen con fotosintatos a su propio desarrollo y mantenimiento (Dogane y Ando, 1990). Los frutos y estructuras accesorias de la vainilla son también verdes, por lo que existe la posibilidad de que éstos fijen carbono y contribuyan a su propio mantenimiento, con lo cual los costos de reproducción se verían disminuidos.

Aún cuando en este estudio se hayan desviado artificialmente más recursos a la reproducción, debido al incremento de frutos producidos, es probable que los costos de la reproducción sobre el crecimiento no hayan sido evidentes debido a que éste se vio beneficiado a través del movimiento de carbono y por los distintos procesos de adquisición de recursos y agua. Así, el movimiento de recursos en las enredaderas y las estructuras blanco (*i.e.* hacia dónde son dirigidos) permiten suponer que la ausencia de costos de la reproducción en un año en *I. plantifolia* se debe a la arquitectura de la especie (Watson y Casper, 1984; Lubbers y Lechowicz, 1988) y a que los recursos asignados a las funciones vitales no provienen de una misma fuente (Tuomi *et al.*, 1983; Reekie y Bazzaz, 1987b; Lehtilä y Syrjänen, 1995).

En lo referente a la sobrevivencia de los individuos, el incremento en la producción de frutos tampoco tuvo un efecto directo o indirecto en las plantas de los dos experimentos de polinización (no se muestran resultados), ya que durante los tres años de trabajo sólo se tuvieron dos pérdidas. No obstante, éstas dos muertes no estuvieron relacionadas con los tratamientos, ya que se debieron a la infestación de insectos del orden Hemiptera, conocidos localmente como "chinche roja".

**V.1.3 Efectos acumulados.** En *V. planifolia*, los costos de la reproducción durante un mismo período productivo (año) fueron evidentes sólo a nivel de estructuras reproductivas. Sin embargo, se ha observado, especialmente en árboles frutales, que una elevada producción de frutos en un año determinado puede ocurrir a expensas del crecimiento, reproducción o sobrevivencia futuros (Leonard, 1962; Janzen *et al.*, 1980; Lloyd, 1980; Stephenson, 1981; Montalvo y Ackerman, 1987; Primack y Hall, 1990; Corley y Breure, 1992). Por lo tanto, el costo energético que implica producir cierta cantidad de frutos puede acumularse aditivamente con el tiempo y afectar el desempeño de los individuos a largo plazo, indicando con ello que los recursos limitan su reproducción a lo largo del ciclo de vida (Bawa y Webb, 1984; Zimmerman y Aide, 1989). Tomando en cuenta lo anterior, los costos acumulados de la reproducción pueden ser más importantes que las que se observan en un año en particular (Primack y Hall, 1990).

En *V. planifolia* se determinaron algunos efectos acumulados sobre el crecimiento vegetativo (*i.e.* número de módulos), el número de inflorescencias y el volumen de los frutos en los individuos donde se aplicó consecutivamente el mismo tratamiento de polinización. Los primeros dos resultados se observaron en el experimento de intensidad de polinización (10, 150 e 1100) al final del segundo año productivo (1994; Tabla 21 y 22; Fig. 11), mientras que el tercero se presentó solamente en el experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) al final del tercer año productivo (1994; Apéndice A, Tabla 2; Tablas 6 y 22). En ambos experimentos se esperaba, de acuerdo al máximo y mínimo esfuerzo reproductivo, que los mayores costos acumulados (*i.e.* descenso en el crecimiento y reproducción) estuvieran asociados principalmente al tratamiento con mayor demanda de recursos (F8 e 1100 para cada experimento), y que el menor efecto acumulado se observara en F3 e 10. A continuación se discuten dichos efectos en el crecimiento y la reproducción.

**V.1.3.1 Reproducción.** Los altos índices de producción de frutos en las plantas afectan la calidad de los frutos en un año determinado (Bawa y Webb, 1984), ya que se aumenta el gasto energético. Además, estos altos índices reducen la probabilidad de formar flores e inflorescencias en años subsecuentes (Zimmerman y Aide, 1989; Snow y Whigham, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990).

En este estudio, al final del tercer período reproductivo se observó que el volumen promedio de los frutos aumentó conforme disminuyó el número de flores polinizadas en el experimento de frecuencia de polinización (Tabla 6). Sin embargo, sólo se observó que en el experimento de intensidad de polinización (donde no hubo diferencias en el volumen de los frutos; Tabla 14) el número de inflorescencias disminuyó con el tiempo en una relación de: 3:1; 5:1 y 11:1, respectivamente, para 10, 150 e 1100 (Fig. 11; Apéndice A, Tabla 3). Es pertinente, sin embargo, enfatizar que se contaron únicamente de 1 a 3 flores por inflorescencia en los dos últimos tratamientos.

De acuerdo con esto y a excepción de la reducción en el número de inflorescencias por individuo, no se encontró un patrón claro de qué componentes reproductivos se ven afectados ante la restricción por recursos después de dos y tres años. Es posible que en *V. planifolia* el tamaño de las plantas al inicio de la etapa reproductiva y el número de eventos reproductivos anteriores sean los factores de mayor peso en su comportamiento, como señalan Leonard (1962), Zimmerman y Aide (1989), Primack y Hall (1990) y Corley y Breure (1992). Por ejemplo, Zimmerman y Aide (1989) reconocieron que a diferencia de las orquídeas pequeñas, las grandes florecen más frecuentemente y producen un mayor número de flores, además de que sus frutos también son más grandes. Sin embargo, no obstante que el tamaño inicial de los individuos de *V. planifolia* fue significativo, los decrementos en el volumen y en las inflorescencias no tuvieron una clara relación con el tamaño subsiguiente de los individuos (i.e. número de módulos; Apéndice A, Tablas 2 y 3) ni tampoco con el monto de producción en años anteriores, incluso para el tratamiento 0 (Apéndice A, Tabla 2). Por lo tanto, es probable que tanto las variaciones ambientales como la lluvia estén determinando la asignación de recursos en estas plantas. Aunque, también existe la posibilidad de que el número de módulos no sea la mejor forma de medir el tamaño de las plantas. Especialmente, cuando a lo largo del estudio se observó la producción de módulos pequeños (ca. 5 cm) y de grosor delgado (aproximadamente 0.5 cm de diámetro), los cuales fueron considerados equivalentes a aquellos de tamaño promedio (10.60 cm de longitud y diámetro de 0.93 cm). Debido a esto y de acuerdo con los resultados obtenidos en plantas con crecimiento en enredadera (Ackerly, 1992; Niklas, 1993 y 1994), es probable que el tamaño en módulos en combinación con el diámetro de los

mismos, la biomasa y el área foliar sea una mejor forma de evaluar la asignación reproductiva en las plantas de vainilla.

**V.1.3.2 Crecimiento.** Después de dos años consecutivos de reproducción, el crecimiento de los individuos en I0 e I100 fue semejante, aunque menor en I100. Es decir, no hubo un efecto acumulado claro en las plantas con una polinización máxima de flores (Tabla 21 y 22). Sin embargo, se detectó un efecto acumulado negativo en las plantas de I50, al determinarse una menor producción de módulos en los individuos de este tratamiento (Tabla 21). Sin embargo, en I100 se observó una mayor proporción de flores fecundadas y frutos jóvenes abortados (Fig. 13a), además de una menor proporción de frutos mantenidos hasta la cosecha (Fig. 12a y 13a). La ausencia de un efecto acumulado en I100 probablemente esté relacionada con estos resultados.

Se ha hipotetizado que durante la remoción directa o el aborto de estructuras reproductivas se liberan recursos, cuyos efectos positivos sobre el crecimiento y la reproducción pueden expresarse en años posteriores (Lloyd, 1980; Stephenson, 1981; Zimmerman y Pyke, 1988; Lehtilä y Syrjänen, 1995). Dado que en *V. planifolia* no se observó una reasignación de recursos entre la reproducción y el crecimiento durante una misma estación reproductiva (Fig. 19; Tabla 19), es posible que los recursos liberados por el aborto de flores fecundadas y frutos jóvenes hayan sido acumulados en las raíces subterráneas y en los tallos y desviados al crecimiento en un periodo posterior; por lo que este proceso estaría influido por la forma de crecimiento en enredadera (Watson y Casper, 1984; Lubbers y Lechowicz, 1988).

Dado que se observó una mayor proporción de frutos abortados en I100 en 1993, se puede suponer que en este tratamiento se liberó una mayor cantidad de recursos. Así, quizá gracias a estos recursos se vio beneficiado el crecimiento en 1994, razón por la cual no se observó un conflicto acumulado en este tratamiento. Aún cuando en I50 se liberaron recursos con la pérdida de frutos jóvenes, es posible que no se hayan observado efectos positivos en el crecimiento de las plantas debido a que en éste maduró una mayor proporción de frutos (1.5:1, Fig. 12a), a diferencia de I100, proceso en el cual muy probablemente fueron utilizados los recursos. Un comportamiento similar, aunque a nivel de la producción de semillas fue observado en *Primula veris* (Lehtilä y Syrjänen, 1995).

**V.1.4 Plantas con reproducción intermitente.** Hasta el momento se ha descrito el comportamiento de individuos con reproducción anual, sin embargo, a lo largo del estudio se reconocieron plantas que no florecieron anualmente o que florecieron pero no fructificaron (Tabla 23). En este apartado me refiero a este grupo como plantas con reproducción intermitente. De acuerdo con Wyatt (1982), Robertson y Wyatt (1990) y Ackerman y Montalvo (1990), el comportamiento intermitente está relacionado estrechamente a los recursos asignados a la reproducción. En las orquídeas *Brassavola nodosa* (Bierzichudek, 1981), *Ophrys apifera* (Wells y Cox, 1989), *Cyclopogon chrucooides* (Calvo, 1990) y *Platanthera ciliaris* (Robertson y Wyatt, 1990), son escasos los individuos que florecen y fructifican durante dos años consecutivos, debido a la enorme inversión de recursos que implica este evento.

Tabla 23.- Porcentaje de individuos con producción consecutiva de flores y frutos en los experimentos de frecuencia e intensidad de polinización. Porcentaje de individuos con flores y frutos (% individuos con flores pero no frutos) n= número inicial de individuos en cada tratamiento.

Año	Frecuencia de polinización			Intensidad de polinización		
	Tratamiento			Tratamiento		
	F3 n=11	F5 n=13	F8 n=13	10 n=13	150 n=14	1100 n=14
1992	100	100	100			
1993	91(8)	77	85	100	100	100
1994	55	46	69	54	57	50(7)

Al final del estudio, en los dos experimentos de polinización cerca del 50% de las plantas había producido flores y frutos año con año (Tabla 23). Sin embargo, se hace notar que en el experimento de frecuencia de polinización este valor se obtuvo al inicio del tercer periodo de polinización, mientras que en el de intensidad ocurrió al inicio del segundo periodo de reproducción. Si en ambos experimentos se compara el porcentaje de individuos con reproducción consecutiva al inicio del segundo año de polinización, se observa de manera general que en el experimento de intensidad se tuvieron en promedio alrededor de 30 puntos porcentuales menos que en el de frecuencia (Tabla

23). A partir de esto se puede inferir que el gasto de recursos fue mayor en el experimento de intensidad, ya que a pesar de haberse presentado altas pérdidas de frutos durante la sequía de 1993 (primer año de polinización) o incluso no haberse formado, como en I0, un mayor número de plantas dejó de reproducirse en 1994.

La presencia de un alto porcentaje de individuos no reproductivos en el tratamiento 0 hace suponer que, a pesar de haber reducido de manera importante el esfuerzo reproductivo, al evitar la polinización y al eliminar los frutos jóvenes, el gasto energético que implica producir estructuras o accesorios reproductivos (flores, néctar, pigmentos florales, entre otros) en *V. planifolia* es en sí mismo muy alto. Entre los costos reproductivos más altos de acuerdo con Southwick (1984) y Zimmerman y Pike (1988) se encuentra la producción de néctar, que puede implicar del 4 al 37% de los recursos asignados a la actividad reproductiva.

De manera general, se puede sugerir que en *V. planifolia* al manipular las estructuras reproductivas existen respuestas distintas a las preestablecidas en la teoría, quizá porque los recursos liberados a través de la manipulación no necesariamente están disponibles para otras funciones (Jeffersten, 1991, Fox, 1992). Además, queda claro que la producción de flores y frutos en esta especie no está determinada únicamente por el éxito de la polinización, ya que puede variar en relación al tamaño de la planta al inicio de la fase reproductiva y por su reproducción en años anteriores. Asimismo, la heterogeneidad microambiental puede modificar la producción de frutos entre sitios y años en los individuos, tal como sugieren Stephenson (1981) y Lubbers y Lechowicz (1988). Por ejemplo, en *V. planifolia* la sequía prolongada puede causar graves pérdidas en la producción (Figs. 9 y 13). Ante iguales circunstancias, la producción de frutos en *Tipularia discolor* también se vio afectada significativamente (Snow y Whigham, 1989). Incluso dentro del cafetal en el que se llevó a cabo el presente estudio las respuestas fueron muy variables: la abscisión de frutos se dio principalmente en plantas localizadas en las orillas del sitio de trabajo (*obs. pers.*), lo cual probablemente estuvo relacionado con heterogeneidad microambiental (*i.e.* humedad del suelo, sombra) presente en el sitio. La enorme variación ambiental en un vainillar y su relación con el esfuerzo reproductivo de la especie amerita estudios posteriores.

## V.2 Otros factores que afectan la fructificación.

V.2.1 Endogamia y depredación. En todos los tratamientos fue evidente que la polinización manual no implicó un 100% de éxito en la fecundación de las flores (Figs. 9 y 13). Ya se ha mencionado que la limitación de recursos puede estar determinado esta respuesta. La depresión endogámica es otro de los factores que muy probablemente esté relacionado con la abscisión de flores y pérdida de frutos en este estudio, ya que todas las flores fueron polinizadas con sus propios granos de polen (Ramsey, 1995). Sin embargo, la incompatibilidad genética en *V. planifolia* es sólo parcial, ya que se observó un alto grado de autocompatibilidad al abortarse sólo una parte de las flores fecundadas y frutos iniciados (Ramsey, 1995). El mismo comportamiento se ha observado en las orquídeas *Calopogon tuberosus* y *Galearis spectabilis* (Whigham y O'Neill, 1992). Asimismo, la pérdida parcial de flores fecundadas, de frutos iniciados o de ambos, también puede estar relacionada con la presencia de un sistema gametofítico poliploide (Barrett, 1988). A través de este sistema se evita la pérdida de estructuras en las plantas con polinización autogámica en especies monocotiledóneas (Barrett, 1988), aunque se necesitan estudios genéticos detallados para afirmar lo anterior.

La depredación es otro de los factores que comúnmente reduce la producción final de frutos en muchas orquídeas (Ackerman, 1989; Zimmerman *et al.*, 1989). Sin embargo, en este estudio la depredación de frutos fue despreciable; esto puede deberse a que las plantas de vainilla secretan sustancias que evitan su consumo por depredadores (Arditti *et al.*, 1986), a lo que probablemente puede atribuirse la ausencia de depredación por insectos en los frutos caídos.

V.2.2 Floración, limitación por polinizadores y autogamia en *Vanilla planifolia*. La floración de *V. planifolia* es claramente estacional; inicia durante la época seca de la región (enero-abril) y continúa por aproximadamente tres meses (de marzo a mayo o de abril a julio), traslapándose con el inicio de la temporada de lluvias. Se ha sugerido que el periodo corto de "secas" es determinante en la activación de las yemas de floración en la especie (Purseglove *et al.*, 1981; Curti, 1985; Gordillo G., 1988). Sin embargo, es posible que el patrón de floración en la vainilla tenga una base fotoperiódica, debido a que ciertos individuos, utilizados como plantas de ornato en la parte sur de la Ciudad de México (zona templada), florecieron en el mismo periodo del

año (*obs. pers.*). Asimismo, en el cafetal y en otras plantaciones se observó cierta tendencia a existir un mayor número de inflorescencias en plantas con menos sombra (*obs. pers.*), por lo que al parecer la luz es un factor importante en la activación de las yemas florales.

Las orquídeas se caracterizan porque en condiciones naturales se observan bajas tasas de visita de insectos polinizadores, tanto efectivos como potenciales (Darwin, 1887, en Bawa y Webb, 1984; Zimmerman *et al.*, 1989; Calvo, 1993). El mismo fenómeno se observó en este trabajo, aún cuando fue la única especie en flor dentro del cafetal en el periodo antes mencionado (*obs. pers.*). Los insectos más persistentes fueron pequeñas hormigas (Hymenoptera), pero éstas se mantuvieron principalmente alrededor de los nectarios extraflorales. Incluso las abejas *Euglossine*, polinizadores efectivos de esta especie (M. A. Soto Arenas *en prep.*), presentes en bajas densidades, se mantuvieron al margen de las estructuras florales, al menos durante el periodo de observación (7:00-15:00) no se posaron en las flores. Por otra parte, durante la polinización manual no se detectó una aparente remoción de los granos de polen en las flores.

De acuerdo con Zimmerman y Aide (1989) este conjunto de observaciones directas e indirectas indican que la ausencia de polinizadores constituye una limitante para la reproducción de la vainilla en condiciones naturales. Sin embargo, Stephenson (1981) y Bawa y Webb (1984) mencionan que la mejor forma de demostrar esta limitación es superando la producción natural de frutos a través de la polinización manual de las flores. Aquí se demostró que la reproducción está limitada por los polinizadores, ya que se superó la producción obtenida en condiciones naturales a través de la manipulación experimental realizada en este trabajo (Tabla 24). Aparentemente, la fecundación de las flores en esta especie en condiciones naturales depende en gran medida de la disponibilidad y de la actividad de los polinizadores (densidad, visita y transporte de polen). Asimismo, se reafirma que en la producción comercial de frutos la polinización manual de las flores de la vainilla es de vital importancia como práctica de manejo

Tabla 24.- Porcentajes de polinización natural (i.e. por insectos) en *V. planifolia*.

Localidad (Fuente)	Porcentaje de polinización (frutos totales/total de flores producidos)	Relación de frutos producidos por polinización natural vs 1100	
		1993	1994
Puerto Rico (J.M. Gohier, L'Orchidophile 1004-1015, 1977)	1.0%	1:26	1:66
México, Papantla, Veracruz (M. A. Soto Arenas, <i>com. pers.</i> )	0.01%	1:255	1:657
México, Papantla, Veracruz (Sr. Raymundo Pérez, <i>com. pers.</i> )	2.0%	1:13	1:33

Entre las plantas epífitas, como es el caso de la vainilla, es común que la reproducción esté limitada por los polinizadores (Ackerman, 1986). Este es el caso de algunas orquídeas como *Aspasia principissa* (Zimmerman y Aide, 1989), *Encyclia cordigera* (Janzen *et al.*, 1980), *E. krugii* (Ackerman, 1989), *Epidendrum ciliare* (Ackerman y Montalvo, 1990), *Calopogon tuberosus* (Firmage y Cole, 1988), *Cypripedium acaule* (Primack y Hall, 1990; Primack *et al.*, 1994), *Ionopsis utricularis* (Montalvo y Ackerman, 1987), *Platanthera ciliaris* (Robertson y Wyatt, 1990) y *Tipularia discolor* (Snow y Whigham, 1989). Dada la importancia que tienen los polinizadores en la reproducción de *V. planifolia*, resultó inesperada la producción de frutos en el tratamiento 0. En este tratamiento las inflorescencias fueron cubiertas y de esta manera se evitó su polinización por algún vector. Sin embargo, 4% y 6% de las flores totales producidas formó frutos en 1993 y 1994, respectivamente (Tabla 8, Tabla 22). Los resultados de estos dos años indican que *V. planifolia* es una especie autógama o alógama facultativa, ya que los individuos pueden fecundarse sin necesidad de un vector (Eguiaré *et al.*, 1992).

Los frutos producidos por autogamia (1993= 4%; 1994= 6% del total de flores producido) superaron en tres y cuatro veces los montos de fructificación mencionados para la polinización natural (Tabla 24). Estos bajos porcentajes de fructificación no son atípicos entre las orquídeas tropicales (generalmente menores al 10%, Ackerman 1986; Calvo, 1990), sin embargo, cabe aclarar

que fueron evaluados en momentos distintos de un año productivo. Es decir, la producción de frutos en el tratamiento 0 se determinó a los 40 días de haberse iniciado su desarrollo (fase juvenil), eliminándose posteriormente. En los otros dos casos (Puerto Rico y Papantla, México, Gohier, 1977; Sr. Raymundo Pérez, *com. pers.*, respectivamente) la producción fue evaluada durante la cosecha, 8 meses después. Debido a que varios de los frutos jóvenes no alcanzan la fase madura, porque son abortados, las diferencias en los porcentajes mencionados pudo haber sido mínima.

Tomando en cuenta la baja tasa de visitas observada, la proporción de frutos en el tratamiento 0 y la abscisión de frutos a través del tiempo se puede suponer que los frutos observados en Puerto Rico y Papantla por polinización natural son producto de la autofecundación (autogamia), como sucede en otras especies de la familia al autodigerirse el roseto (Garay, 1960; Hernández A., 1992), o, como sucede en la vainilla, el lóbulo medio del estigma. Sin embargo, este tipo de polinización contrasta con algunas características que sugieren que el mecanismo de fecundación de la vainilla en condiciones naturales es de tipo cruzado. Entre ellas se destacan la apertura de sólo una flor a la vez por inflorescencia, la presencia de granos de polen en másula (no están agrupados por una membrana, Dressler, 1981) y las flores hermafroditas (Ackerman, 1989; Robertson y Wyatt, 1990; Ramsey, 1995). Asimismo, resulta extraño que dentro y fuera de su área natural de distribución, en condiciones naturales y de manejo, no se haya reportado la producción de frutos por autofecundación. Dado lo anterior es conveniente repetir el tratamiento 0 y hacer un reporte pormenorizado de lo que acontece en las inflorescencias cubiertas, a fin de descartar la posible fecundación de las flores por algún insecto, por ejemplo las hormigas.

### V.3 Manejo comercial de *V. planifolia*.

Generalmente se ha reconocido que los indígenas de una región particular, debido a su estrecha relación ancestral con el medio ambiente, han desarrollado formas efectivas de manejo de sus recursos naturales (Alcorn, 1981; Toledo y Barrera-Bassols, 1985). Sin embargo, pocos estudios han evaluado cuantitativamente la efectividad de este manejo tradicional de recursos (Anderson, 1991 y Fong, 1992). Dado que el presente estudio forma parte de una investigación de escala mayor sobre el cultivo de la vainilla en una nueva región (Usila, Oaxaca), fue necesario evaluar las prácticas tradicionales de manejo de su cultivo, provenientes de la Zona Totonca (Hernández *et al.*, 1988).

Con ello se trató de definir si éstas eran las adecuadas para alcanzar los objetivos de producción o, en caso contrario, proponer alternativas.

La práctica tradicional recomienda evitar "cargar" (*i.e.* polinizar) al máximo las plantas y se restringe a sólo cinco frutos por inflorescencia, de acuerdo con la Dirección General de Culturas Populares-Papantla, Curti (1985), Sr. Raymundo Pérez (*com. pers.*) y Sr. Refugio Medinilla (*com. pers.*). En torno a este valor, a través del experimento de frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) se definieron costos de reproducción en términos de la producción anual, reproducción consecutiva, aborto de frutos, volumen de los frutos y crecimiento vegetativo (*i.e.* producción de módulos y meristemas). En primer lugar, fue evidente que si se polinizaba y mantenía un menor número de frutos (tres) se obtenía por periodo productivo una proporción semejante al número tradicionalmente recomendado (cinco), ya que la pérdida de frutos era mayor en F5. Sin embargo, después de tres episodios reproductivos la proporción promedio de frutos cosechados fue mayor en F5; no obstante, al comparar el volumen de los frutos por inflorescencia se observó que los de mayor tamaño correspondieron a F3 (Tabla 6). En lo referente al crecimiento vegetativo no se observaron diferencias significativas en la producción anual de módulos ni aún después de tres periodos reproductivos (Tabla 16).

Con base en los resultados antes descritos se comprueba la efectividad de la práctica tradicional. Sin embargo, tomando como base la calidad de los frutos (*i.e.* volumen), que es el producto comercializado en la especie, sería más conveniente cambiar la práctica tradicional de mantener cinco frutos a tres por inflorescencia, principalmente, porque se incrementa la calidad los frutos. Por otra parte, si se consideran los valores absolutos en la producción promedio por inflorescencia a lo largo del estudio y no las proporciones de frutos maduros (como se ha hecho hasta ahora), la recomendación cambiaría. Es decir, se recomendaría mantener ocho frutos por inflorescencia, ya que después de tres años en promedio se obtuvieron cinco frutos por cada racimo polinizado, mientras que en F5 cuatro y en F3 únicamente dos.

A partir de lo anterior, se determina que para hacer una recomendación de manejo se deben tomar en cuenta más de una variable, entre ellas las características biológicas de la especie, el medio ambiente y las necesidades de los productores, entre otras. En este caso, es posible hacer uso de todas las frecuencias de polinización probadas, es decir, si lo que se desea producir son frutos de primera calidad entonces se mantendrían tres frutos o cinco frutos por inflorescencia. Al polinizar tres la planta produciría más módulos en el año y por lo tanto se tendría en el futuro un mayor número de yemas potencialmente reproductivas, asimismo, en caso de sequía la producción no se pondría en riesgo y por lo tanto las pérdidas serían menores. Se podrían mantener ocho frutos si se desea una cosecha numerosa, pero incrementaría el trabajo durante la polinización y el riesgo de pérdida de frutos en caso de sequía; asimismo, los frutos serían de menor calidad. La opción que a mediano plazo brindaría los mejores resultados sería mantener el número tradicional de frutos por inflorescencia: cinco, con el inconveniente de no asegurar frutos de primera calidad y de tener amplias fluctuaciones en las cosechas anuales.

Es importante recordar que el presente trabajo se llevó a cabo en el valle de Usila, por lo que la respuesta de la especie puede cambiar de acuerdo con la localización del vainillar en el Municipio de San Felipe Usila, zona con topografía muy heterogénea. Muy probablemente a esto se deba el que algunos campesinos obtengan frutos de primera calidad (>20 cm de longitud), aún polinizando un número de flores mayor al especificado (cinco). Por lo tanto, debido al carácter puntual y descriptivo de esta investigación es importante tomar en cuenta antes otras variables (*i.e.* pendiente exposición, profundidad del suelo, árboles tutores, entre otros) a fin de extrapolar los resultados obtenidos a toda la región.

Finalmente, no se debe olvidar que el fenómeno de aculturización y las demandas cambiantes del mercado pueden cambiar totalmente las prácticas tradicionales de manejo de un cultivo. Sin embargo, siempre es importante tener en cuenta que en las especies perennes comerciales la cosecha de un año dado se ve afectada por las producciones previas, en términos de crecimiento vegetativo y de reproducción (Leonard, 1962; Stephenson 1981; Monselise y Goldschidt 1982; Corley y Breure, 1992). Si bien en este estudio estos efectos fueron mínimos, en el largo plazo el incrementar la

producción puede causar efectos acumulados no previstos, como se vio en I50 e I100 (Tabla 22). Así, bajo un esquema investigación y desarrollo, los resultados de este tipo de estudios permitirán dar las bases para el manejo óptimo de un cultivo, a fin de que la producción de una especie, en este caso la vainilla, sea planeada y acorde con las características propias de la especie y la región.

## **VI. CONCLUSIONES**

- En condiciones naturales y de cultivo, la reproducción de *V. planifolia* está limitada por la actividad de los polinizadores, por lo que es imprescindible la polinización manual en los vainillales.
- No obstante la limitación por los polinizadores se observó que 4 a 6% de las flores de vainilla puede autofecundarse, lo que indica fuertemente que se trata de una especie autógama o autógama facultativa.
- El incremento de la producción de frutos en más del 20% en los tratamientos donde se polinizaron manualmente las flores de *V. planifolia*, reafirmó que esta especie es autocompatible.
- Se hace notar que en los experimentos de frecuencia e intensidad de polinización no todas las flores polinizadas manualmente llegaron a fruto maduro. Estas diferencias pudieron deberse a la incompatibilidad parcial de la especie o a la limitación por recursos asignados a la reproducción.
- En el experimento de frecuencia de polinización, la mayor producción de frutos correspondió a los tratamientos F3 y F5 en 1992 y 1993. En el experimento de intensidad esta posición correspondió a I50 en 1993 y 1994.
- La menor producción de frutos se obtuvo en 1993, la cual es muy probable que este estrechamente relacionada con la baja precipitación observada ese año.
- Durante un mismo año productivo, tanto en el experimento de frecuencia como en el de intensidad de polinización no se observaron costos de la reproducción a nivel de crecimiento vegetativo.

- La ausencia de compromisos entre las funciones de crecimiento y reproducción en un año puede estar relacionado con la presencia de frutos verdes y las estructuras reproductivas accesorias también fotosintéticas, así como también con la arquitectura (enredadera) de la planta.
- Después de haber aplicado consecutivamente un mismo tratamiento por tres años, se observó en el experimento de frecuencia de polinización que la mayor cosecha de frutos se obtuvo en F5. Después de dos años en el experimento de intensidad de polinización ésta correspondió I50.
- Los costos de la reproducción fueron evidentes después del segundo y tercer año de reproducción consecutiva. Los efectos causados por los costos de reproducción acumulados fueron la disminución del crecimiento vegetativo, la reducción del número de inflorescencias y flores por individuo (experimento de intensidad de polinización) y el decremento del volumen de los frutos (experimento de frecuencia de polinización).
- En el corto o mediano plazo, la sobrevivencia de las plantas de vainilla no se vio afectada por el incremento del esfuerzo reproductivo.
- Dependiendo de los intereses de los productores se recomienda: 1) mantener tres frutos por inflorescencia a fin de obtener frutos de primera calidad y de evitar amplias pérdidas en caso de sequía; 2) mantener ocho frutos por inflorescencia si se desea una cosecha numerosa, a riesgo de obtener frutos de menor calidad y de una amplia pérdida por sequía y 3) mantener cinco frutos por inflorescencia si se desea en el mediano plazo una cosecha mayor, con frutos de menor calidad semejantes a los de F8.
- Las recomendaciones de manejo debe de tomar en cuenta las características biológicas de la especie, las características físicas del medio y las necesidades de los productores, entre otras.

## REFERENCIAS

- Ackerly, D.D. 1992. Light, leaf age, and leaf nitrogen concentration in tropical vine. *Oecologia* 89: 596-600.
- Ackerman, J.D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biological Journal of the Linnean Society* 20: 301-314.
- 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60.
- 1989. Limitations to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany* 14: 101-109.
- y A.M. Montalvo. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology* 71: 263-272.
- Alcorn, J.B. 1981. Factors influencing botanical resource perception among the Huastec: suggestions for future ethnobotanical inquiry. *Journal of Ethnobiology* 1: 221-230.
- Anderson, M.K. 1991. California indian horticulture: management and use of redbud by the Southern Sierra Miwok. *Journal of Ethnobiology* 11: 145-157.
- Anónimo. 1977. McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology. Ed. McGraw-Hill, Willard, Ohio y Crawforville, Indiana.
- Antonovics, J. 1980. Concepts of resource allocation and partitioning in plants. pp. 1-35. En: Staddon, J.E.R. (ed.). *Limits to action, the allocation of individual behavior*. Academic Press, New York.
- Arditti, J. y C. Harrison. 1979. Postpollination phenomena in orchid flowers. VIII. Water and dry weight relations. *Botanical Gazette* 140: 133-137.
- , M. Arditti, R. Ernst y M. Chin (1986). Some structural and physiological features which facilitate the survival of orchids. pp. 102-105. En: Proceedings of the 11<sup>th</sup> World Orchid Conference.
- Barrett, S. 1988. The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility systems. pp. 98-124. En: Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds.). *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press. New York.

- Bawa, K.S. y C.J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71: 736-751.
- Bazzaz, R.F., R.W. Carlson y J.L. Harper. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- y D.D. Ackerty. 1992. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. pp. 1-26. En: Fenner, M. (ed.). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International, Wallingford.
- Begon, M., J. L. Harper y C. Townsend, 1986. *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell, 1984. Measuring the cost of reproduction. I. The correlation structure of the life table of a plankton rotifer. *Evolution* 38: 300-313.
- Berry, J., J. Scheerens y W. Bermis. 1978. Buffalo gourd roots: chemical composition and seasonal changes in starch content. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 26: 354-356.
- Bevan, B. 1987. *Los Chinantecos y su hábitat*. Instituto Nacional Indigenista, México, D.F.
- Bierzichudeck, P. 1981. Pollination limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist* 117: 837-840
- Bloom, A.J. 1986. Plant Economics. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 98-100.
- Calvo, R.N. 1990. Four-year growth and reproduction of *Cyclopogon cranichoides* (Orchidaceae) in South Florida. *American Journal of Botany* 77: 736-741.
- . 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology* 74: 1033-1042.
- Castillo Martínez, R. 1989. *Morfología y fenología de Vanilla planifolia en Papantla, Veracruz*. Tesis de Maestría (Especialidad en Botánica), Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Conley, D. 1980. Growing vanilla plants. *American Horticulturist* 7: 6-7, 33.
- Corley, R.H.V. y C.J. Breure. 1992. Fruiting activity and yield of palm. I. Effects of fruit removal. *Experimental Agriculture* 28: 99-109.
- Correll, D.S. 1944. Vanilla: Its History, Cultivation and Importance. *Lloydia* 7: 236-264.

- . 1978. *Native orchids of North America: North of Mexico*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Crawley, M.J. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Curti, D.E. 1985. Importancia del cultivo de la vainilla: *Kahchihumanau*. Boletín Informativo Mensual. Unión Agrícola Regional de Productores de Vainilla, Papantla, Veracruz.
- Childers, N.F., H.R. Cibes y E. Hernández-Medina. 1959. Vanilla - The orchid of commerce. pp. 477-508. En: Withner L.C. (ed.). *The Orchids: A Scientific Survey*. The Royal Press Company, New York.
- Dalesalle, V.A. y P.D. Mooreside. 1995. Estimating the costs of allocation to male and female functions in a monoecious cucurbit, *Lagenaria siceraria*. *Oecologia* 102: 9-16.
- Davis, E. 1983. Experiences with growing vanilla (*Vanilla planifolia*). *Acta Horticulturae* 132: 23-29.
- . **Inédito**. Vanilla: *Vanilla planifolia* Andr. Family Orchidaceae.
- Dillon, G.W. 1942. The story of vanilla. *American Orchid Society Bulletin* 10: 329-343.
- Dittmer, H. y B. Talley. 1964. Gross morphology and tap roots of desert cucurbits. *Botanical Gazette* 125: 121-126.
- Dogane, Y. y T. Ando. 1990. An estimation of carbon evolution during flowering and capsule development in *Laeliocatleya* orchid. *Scientia Horticulturae* 42: 339-349.
- Dressler, R.L. 1981. *The Orchids: Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge.
- Duncan, R.E. y C.K. Schubert. 1943. Flower behavior upon pollination in *Phalaenopsis lueddemanniana*. *American Orchid Society Bulletin* 12: 1-3.
- Eguarte, L.E., C. Domínguez, J. Núñez-Farfán y C. Cordero. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias, Número Especial* 6: 69-86
- Fong, F.W. 1992. Perspectives for sustainable resource utilization and management of Nipa vegetation. *Economic Botany* 46: 45-54.
- Firmage, D.H. y F.R. Cole. 1988. Reproductive success and inflorescence size of *Calopogon tuberosus* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 75: 1371-1377.
- Fox, J.F. 1992. Pollen limitation of reproductive effort in willows. *Oecologia* (Berlin) 90: 283-287.

- y G.C., Stevens. 1991. Costs of reproduction in a willow: experimental responses vs. natural variation. *Ecology* 72: 1013-1023.
- French, J.C. 1977. Growth relationships of leaves and internodes in viny angiosperms with different modes of attachment. *American Journal of Botany* 64: 292-304.
- Garay, L.A. 1960. On the origin of the Orchidaceae. *Botanic Museum Leaflets Harvard University* 19: 57-96.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köppen*. Editorial Larios. México, D.F.
- George, C.K. 1981. *The Orchids. Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Goh, C.J. 1976. Reversion of vegetative and reproductive growth in monopodial orchid. *Annual of Botany* 40: 645-646.
- Gohier, J.M. 1977. La Culture du vaniller. *L'Orchidophile* s/n: 1004-1015.
- Gordillo Gottdierner, M. 1988. *El Cultivo de la vainilla en la República Mexicana: Su situación actual y su futuro. Una recopilación didáctica basada en metodologías novedosas aplicadas al diagnóstico analítico-sintético de la viabilidad del agro para Vanilla planifolia Andrews*. Tesis de Maestría (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gunston, D. 1971. Vanilla flavor from an orchid. *Areacnuts & Spices Bulletin* 2: 11-12.
- Hallé, R., R.A.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1986. *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*. Springer, Verlag, Berlin.
- Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. pp. 53-57. En: May, R.M. (ed.). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hernández Apolinar, M. 1992. *Dinámica Poblacional de Laelia speciosa (HBK.) Schltr. (ORCHIDACEAE)*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernández, M., R. Medinilla y C. Eleuterio. 1988. *Cultivo de la Vainilla*. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Dir. General de Culturas Populares-Unidad Regional Tuxtpec, Oaxaca.
- Horvitz, C. y D. Schemske. 1988. Demographic cost of reproduction in a neotropical herb: an experimental field study. *Ecology* 69: 1741-1745.

- Janzen, D.H., P. DeVries, D.E. Gladstone, M.L. Higgins y T.M. Lewinsohn. 1980. Self- and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 12: 72-74.
- Jennersten, O. 1991. Cost of reproduction in *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae): a field experiment. *Oikos* 61: 197-204.
- Lee, 1988. Patterns of fruit and seed production. pp. 179-202. En: Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds.). *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York.
- Leakey, C.L.A. 1971. The balance between vegetative and reproductive growth of vanilla (*Vanilla fragrans* (Salisb.) Amens) and its control in nature and cultivation. *Acta Horticulturae* 21: 151-157.
- Lehtilä, K. y K. Syrjänen. 1995. Positive effects of pollination on subsequent size, reproduction, and survival of *Primula veris*. *Ecology* 76: 1084-1098.
- Leonard, E.R. 1962. Inter-relations of vegetative and reproductive growth, with special reference to indeterminate plants. *Botanical Review* 28: 353-410.
- Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants 1. A hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one session. *New Phytologist* 86: 69-79.
- López Mata, L. 1986. *Esfuerzo reproductivo y sobrevivencia de Nolina parviflora (LILIACEAE) en la zona semiárida poblano-veracruzana*. Tesis de Maestría en Ciencias (Especialidad en Botánica), Colegio de Postgraduados, Montecillos, Edo. de México.
- López-Paniagua, J., G. Estrada y G. Urbán. Inédito. Ecogeografía de la porción baja de los Municipios de San Felipe Usila y San Juan Bautista Valle Nacional.
- López y Parra, R. 1911. La vainilla, su cultivo y beneficio en la República Mexicana y el extranjero, y algunas consideraciones sobre el perfeccionamiento de este rico producto agrícola. Secretaría de Fomento. México, D.F.
- Lovett-Doust, J. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 230-234.
- Lu, Y. y M. A. Watson. Inédito. Developmental ecology of mayapple, *Podophyllum peltatum* (BERBERIDACEAE): Timing of shoot senescence and demography expression.
- Lubbers, A.E. y M.J., Lechowicz. 1988. Effects of leaf removal on reproduction vs. belowground investment in *Trifolium grandiflorum*. *Ecology* 70: 85-96.

- Maillete, L. 1992. Plasticity of modular reiteration in *Potentilla anserina*. **Journal of Ecology** 80: 231-239.
- McGraw, J.B. y K. Garbutt. 1990a. Demographic growth analysis. **Ecology** 71: 1199-1204.
- . 1990b. The analysis of plant growth in ecology and evolutionary studies. **Trends in Ecology and Evolution** 5: 251-254.
- Medellín Morales, S.G. 1993. Cultivo y proceso de producción tradicional de la vainilla (*Vanilla planifolia* Andrews (ORCHIDACEAE) en una comunidad totonaca, Veracruz, México. **BIOTAM** 5: 25-37.
- Montalvo, A.D. y J.D. Ackerman. 1987. Limitations to fruit production in *Lonopsis utricularioides* (Orchidaceae). **Biotropica** 19: 24-31.
- Monselise, S. y E. Goldschmidt, 1982. Alternate bearing in fruit trees. **Horticultural Reviews** 4: 128-173.
- Mooney, H. y B. Gartner. 1991. Reserve economy of vines. pp. 161-179. En: Putz, F. y H. Mooney (eds.). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press.
- Múgica Amaya, F.J. 1992. La diversificación de cafetales: Alternativas para las zonas cafetaleras de la Chinantla Baja. pp. 159-178. En: S. Anta (Coor.). *Ecología y Manejo Integral de Recursos Naturales en la Región de la Chinantla*. Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales, UNAM y Fundación Friedrich Hebert. México, D. F.
- . 1994. *Diagnóstico Ecológico de la Comunidad de San Felipe Usila, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Newell, E.A. 1991. Direct and delayed costs of reproduction in *Aesculus californica*. **Journal of Ecology** 79: 365-378.
- Niklas, K.J. 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. **American Journal of Botany** 80:461-467.
- . 1994. Comparisons among biomass allocation and spatial distribution patterns of some vine, peritrophic, and gymnosperm shoots. **American Journal of Botany** 81: 1416-1421.
- Nilsson, L.A. 1992. Orchid pollination biology. **Trends in Ecology and Evolution** 7: 255-259.
- Parra Q., R.A. 1988. *Cultivo in vitro y anatomía de ovulos de vainilla (Vanilla planifolia Andrews)*. Tesis de Maestría en Ciencias (Especialidad en Fruticultura), Colegio de Posgraduados, Montecillo, Edo. de México.

- Porteres, R. 1954. Le genre *Vanilla* et ses espèces pp. 94-290. En: Bouriquet, G. (ed.). *Le vanillier et la vanille dans Le monde*. Encyclopédie Biologique. Vol. 49. Editions Paul Lechevalier, Paris.
- Primack, R. y P. Hall. 1990. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four year experimental study. *American Naturalist* 136: 638-656.
- , S.L. Miao y K. Becker. 1994. Costs of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*): defoliation, increased fruit production, and fire. *American Journal of Botany* 81: 1083-1090.
- Purseglove, J.W., E.G. Brown, C.L. Green y S.R.J. Robbins. 1981. *Vanilla*. pp. 664-735. En: *Spices* Vol. 2. Longman, New York.
- Ramsey, M. 1995. Ovule pre-emption and pollen limitation in a self-fertile perennial herb (*Blandfordia grandiflora*, LILACEAE). *Oecologia* 103: 101-108.
- Reekie, E.G. y F.A. Bazzaz. 1987a. Reproductive effort in plants: 1. Carbon allocation to reproduction. *American Naturalist* 129: 876-889.
- y F.A. Bazzaz. 1987b. Reproductive effort in plants: 3. Effect of reproduction on vegetative activity. *American Naturalist* 129: 907-919.
- Reznick, D. 1985. Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- 1992. Measuring the cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 42-45.
- Rioo-Gray, V. y L.B. Thicu. 1987. Some aspects of reproductive biology of *Schomburkia tibicinis* Batem. (ORCHIDACEAE) in Yucatan, Mexico. *Brenesia* 28: 13-24.
- Ringsstrom, S. 1968. The response of *Phalaenopsis mariae* to pollination. *American Orchid Society Bulletin* 37: 512.
- Robertson J.L. y R. Wyatt. 1990 Reproductive biology of the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *American Journal of Botany* 77: 388-398.
- Ronsheim, M. 1988. Determining the pattern of resource allocation in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 30-31.
- Roux, P. 1954. Etudes morphologiques et histologiques dans le genre *Vanilla*. pp. 44-93. En: Bouriquet, G. (ed.). *Le vanillier et la vanille dans Le monde*. Encyclopédie Biologique. Vol. 49. Editions Paul Lechevalier, Paris.

- Sarukhán, J. 1976. On selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. y *R. acris* L. *Annals of Missouri Botanical Garden* 63: 290-308.
- Schaffer, W.M. y M.D. Gadgil. 1975. Selection for optimal life histories in plants. pp. 142-157. En: Cody, M.L. y J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- Schneckenburger, S. *Inédito*. Architecture of inflorescences.
- Schemske, D. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34: 489-493.
- Silvertown, J.W. y Lovett-Doust, J. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- y D. Rabinowitz. *Inédito*. An experimental alternative approach to reproductive allocation: measuring cost of plants parts.
- Snow, A. y Whigham, D.F. 1989. Cost of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (ORCHIDACEAE). *Ecology* 70: 1286-1293.
- Southwick, E.E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775-1779.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- . 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Stevens, M.L.G. 1989. The multifunctional aerial root of epiphytic orchids. pp. 285-288. En: Proceedings of the 11<sup>th</sup> World Orchid Conference.
- Thompson, K. y A.J.A. Stewart. 1981. The measurement and meaning of reproductive effort in plants. *American Naturalist* 117: 205-211.
- Toledo, V.M. y N. Barrera-Bassols. 1985. *Ecología y Desarrollo Rural en Pátzcuaro. Un modelo para el análisis interdisciplinario de comunidades campesinas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Tran, H., H. Vu, A. Mahunu y D. Chien. 1995. Chlorophyll formation in flowers and fruits of *Phalaenopsis* (ORCHIDACEAE) species and hybrids following pollination. *American Journal of Botany*: 82: 1089-1094.
- Tuomi, J., T. Hakala y E. Haukioja. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, cost of reproduction, and selection in life-history evolution. *American Zoologist* 23: 25-34.
- Waller, D.M. 1988. Plant demography and reproduction. pp. 203-227. En: Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds.). *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York.
- Watson, M.A. y B.B. Casper. 1984. Morphogenetic constrains on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 233-258.
- Weitlaner, R.J. y C.A. Castro. 1973. *Usila (Morada de colibries)*. Papeles de la Chinantla VII. Serie Científica Museo Nacional de Antropología Núm. 11. México, D.F.
- Wells, T.C.E. y R. Cox. 1989. Predicting the probability of the bee orchid (*Ophrys apifera*) flowering or remaining vegetative from the size and number of leaves. pp. 127-140. En: Pritchard H.W. (ed.). *Modern Methods in Orchid Conservation: The Role of Physiology, Ecology and Management*. Cambridge University Press.
- Winkley, A.J. y W.O. Williams. 1945. Starch and sugar of *Vitis vinifera*. *Plant Physiology* 20: 412-432.
- White, J. 1984. Plant metamerism. pp. 15-47. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Whigham, D.F. y J. O'Neill. 1992. The dynamics of flowering and fruit production in two eastern North American terrestrial orchids, *Tipularia discolor* and *Liparis lilyfolia*. pp. 89-101. En: *Population Ecology of Terrestrial Orchids*. Wells, T.C.E. y J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- Willson, M.F. y P.W. Price. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.
- Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit set. *American Journal of Botany* 69: 585-594.
- Zar, J. 1996. *Bioestadistical Analysis*. Third Ed. Prentice Hall, New Jersey.
- Zimmerman, J.K. y T.M. Aide. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *American Journal of Botany* 76:67-73

——, D.W. Roubik y J.D. Ackerman. 1989. Asynchronous phenologies of a neotropical orchid and its Euglossine bee pollinator. *Ecology* 70: 1192-1195.

Zimmerman, M. y G.H. Pike, 1988. Experimental manipulations of *Polemonium foliosissimum*: effects on subsequent nectar production, seed production y growth. *Journal of Ecology* 76: 777-789.

## APENDICE A

Tabla 1. Fechas de muestreo del crecimiento vegetativo y la reproducción de *Vanilla planifolia*. La primera columna se refiere a la fecha de inicio de cada muestreo y la segunda y tercer a los días acumulados a partir del primer muestreo en cada experimento de polinización. Los dos últimos renglones muestran el promedio y el error estándar de los días transcurridos entre muestreo y muestreo.

Fecha	Frecuencia de polinización	Intensidad de polinización
	días acumulados	días acumulados
1992		
27 abril	0	
23 junio	57	
13 octubre	170	
26 noviembre	214	
1993		
23 enero	272	
22 marzo	330	0
1 junio	397	67
14 agosto	479	149
1 noviembre	534	224
1994		
13 febrero	658	328
5 abril	708	378
21 mayo	755	425
28 agosto	853	523
15 noviembre	932	603
Días promedio transcurridos entre cada muestreo	71.7	75.3
Error estándar	5.9	6.5

Tabla 2.- Características de los individuos marcados en el experimento de frecuencia de polinización. Los individuos fueron ordenados de acuerdo al tratamiento. Nota: \* no reproductivo en 1993; \*\* no reproductivo en 1994.

Tratamiento	Número de la planta	Tamaño inicial 1992 (número de módulos)	Tamaño final 1992 (número de módulos)	Número de inflorescencias 1992	Tamaño final 1993 (número de módulos)	Número de inflorescencias 1993	Tamaño final 1994 (número de módulos)	Número de inflorescencias 1994
F3	3	104	207	3	295	9	438	10
	11	300	568	4	830	15	1068	11
	17**	81	124	2	124	6	68	0
	18	210	324	3	381	12	504	4
	20**	256	294	7	271	15	350	0
	21	290	305	21	417	5	406	2
	34	140	185	2	262	2	373	2
	37**	352	550	4	826	10	969	0
	38	457	654	5	873	36	1045	2
	39*	285	407	3	539	0	496	0
41**	229	291	4	370	2	338	0	
F5	4**	122	169	4	221	18	294	0
	8	222	356	6	514	21	729	7
	9	179	203	15	313	1	377	1
	10**	107	150	7	220	5	395	0
	19	197	272	7	323	6	464	5
	25	257	330	4	368	4	439	1
	27**	223	364	2	480	6	730	0
	28**	264	355	7	433	3	476	0
	29	222	270	2	346	11	439	1
	30*	246	273	7	306	0	276	0
	31*	221	290	2	362	0	310	0
	33*	155	178	4	204	0	232	5
36	191	240	11	311	2	314	10	
F8	1	462	540	18	649	21	673	3
	6	215	298	6	350	11	404	6
	7	206	251	5	308	10	289	7
	12	347	523	3	678	29	803	16
	13**	258	306	16	400	2	572	0
	16	278	376	9	379	13	468	4
	22*	123	144	6	230	0	312	0
	23	167	270	2	344	10	425	6
	24	191	272	2	406	3	644	3
	26**	242	306	2	359	7	491	0
	32	123	127	4	172	2	225	2
	35*	113	122	5	161	0	165	0
40	302	375	8	480	12	574	3	

Tabla 3.- Características de los individuos marcados en el experimento de lintensidad de polinización. Los individuos fueron ordenados de acuerdo al tratamiento Nota: \* no reproductivo en 1993; \*\* no reproductivo en 1994.

Trata- miento	Número de la planta	Tamaño inicial 1993 (número de módulos)	Tamaño final 1993 (número de módulos)	Número de inflorescen- cias 1993	Tamaño final 1994 (número de módulos)	Número de inflorescen- cias 1994
	2	43	78	1	110	0
	46	205	233	15	280	11
	52	321	370	10	517	1
	55	192	217	23	333	0
	57	256	331	8	765	0
	58	279	328	6	267	5
	65	47	71	1	106	0
	67	312	368	2	465	3
	71	313	384	5	466	3
	75	155	190	5	210	5
	76	81	101	8	122	2
	77	46	69	3	83	0
	78	42	59	1	109	0
	42	249	264	8	256	0
	47	233	291	11	303	0
	48	138	147	17	196	0
	49	71	89	5	140	1
	50	249	323	4	402	3
	53	100	151	5	236	1
	54	110	170	3	257	2
	60	274	318	1	256	0
	61	281	379	6	620	0
	62	215	250	11	388	1
	66	200	294	2	413	2
	68	280	282	6	408	3
	70	110	137	1	148	2
	72	94	117	3	156	0
	5	116	140	4	567	0
	43	94	114	6	128	2
	44	235	367	2	567	0
	45	141	183	17	289	0
	51	274	305	13	358	1
	56	120	200	7	280	1
	59	439	414	9	368	0
	63	91	103	11	126	1
	64	272	292	18	339	0
	73	424	531	8	762	0
	74	129	169	8	196	2
	79	180	251	4	306	3
	80	107	120	5	211	0

Tabla 4. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la polinización de tres flores por inflorescencia (F3) en la proporción de frutos cosechados por individuo. Se presentan resultados de análisis independientes en tres periodos productivos. En los ciclos posteriores a 1992 se consideraron únicamente las plantas que se reprodujeron año tras año.

Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
1992	Constante	54.57	43			
	Planta (a)	36.50	33	18.07	10	>0.05
	Flores/inflorescencia (b)	52.42	41	2.15	2	>0.05
	Interacción a.b	30.87	26	23.69	17	>0.05
1993	Constante	222.49	101			
	Planta (a)	197.63	93	24.86	8	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	211.38	2	11.12	2	< 0.01
	Interacción a.b	157.05	80	65.44	21	< 0.001
1994	Constante	26.95	27			
	Planta (a)	24.01	22	2.94	5	> 0.05
	Flores/inflorescencia (b)	24.61	25	2.34	2	> 0.05
	Interacción a.b	16.99	16	9.96	11	> 0.05

Tabla 5. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la polinización de cinco flores por inflorescencia (F5) en la proporción de frutos cosechados por individuo. Se presentan resultados de análisis independientes en tres periodos productivos. En los ciclos posteriores a 1992 se consideraron únicamente las plantas que se reprodujeron año tras año.

Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
1992	Constante	204.02	70			
	Planta (a)	148.46	59	55.55	11	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	201.59	68	2.43	2	> 0.05
	Interacción a.b	82.77	49	121.25	21	< 0.001
1993	Constante	243.69	70			
	Planta (a)	221.30	63	22.39	7	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	188.08	61	33.22	2	< 0.001
	Interacción a.b	165.95	52	77.74	18	< 0.001
1994	Constante	29.30	21			
	Planta (a)	25.44	19	3.45	2	> 0.05
	Flores/inflorescencia (b)	24.14	17	5.16	2	> 0.05
	Interacción a.b	19.52	15	9.78	6	> 0.05

Tabla 6. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la polinización de ocho flores por inflorescencia (F8) en la proporción de frutos cosechados por individuo. Se presentan resultados de análisis independientes en tres periodos productivos. En los ciclos posteriores a 1992 se consideraron únicamente las plantas que se reprodujeron año tras año.

Año	Términos del modelo	Devianza	gl	Δ Devianza	Δ gl	P
1992	Constante	458.33	85			
	Planta (a)	374.13	73	84.21	12	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	450.47	83	7.86	2	< 0.05
	Interacción a,b	307.34	62	150.99	23	< 0.001
1993	Constante	500.10	119			
	Planta (a)	431.62	109	68.48	10	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	444.11	117	55.99	2	< 0.001
	Interacción a,b	325.40	92	174.70	27	< 0.001
1994	Constante	103.50	49			
	Planta (a)	72.82	41	30.68	8	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	86.91	47	16.59	2	< 0.01
	Interacción a,b	46.32	32	56.55	17	< 0.001

Tabla 7. Resultados del análisis de varianza múltiple para comparar el volumen promedio de los frutos de cosechados de *P. planifolia* en F3, F5 y F8. En el análisis sólo se consideraron las inflorescencias que mantuvieron el número de flores fecundadas por tratamiento (3, 5 u 8 flores por inflorescencia) en los periodos 1992-1994.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	0.402	2	0.201	3.155	< 0.05
Año	4.359	2	2.180	34.209	< 0.001
Residuos	12.934	203	0.064		
Total (Corr.)	17.330	207			

Tabla 8. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la polinización del 50% de las flores por inflorescencia (I50) sobre la proporción de frutos cosechados por individuo. Se presentan resultados de análisis independientes en dos periodos productivos. En 1994 se consideraron únicamente las plantas que se reprodujeron en los dos años consecutivamente.

Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
1993	Constante	255.93	78			
	Planta (a)	211.42	67	44.52	11	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	243.79	76	12.14	2	< 0.01
	Interacción a.b	162.29	52	93.65	26	< 0.001
1994	Constante	25.82	11			
	Planta (a)	15.03	7	10.79	4	< 0.05
	Flores/inflorescencia (b)	9.96	5	5.07	2	> 0.05
	Interacción a.b	5.93	4	19.89	7	< 0.01

Tabla 9. Resultados del ajuste de los modelos log-lineales para probar el efecto de la polinización del 100% de las flores por inflorescencia (I100) sobre la proporción de frutos cosechados por individuo. Se presentan resultados de análisis independientes en dos periodos productivos. En 1994 se consideraron únicamente las plantas que se reprodujeron en los dos años consecutivamente.

Año	Términos del modelo	Devianza	gl	$\Delta$ Devianza	$\Delta$ gl	P
1993	Constante	339.29	99			
	Planta	210.44	88	128.80	11	< 0.001
	Flores/inflorescencia (b)	324.95	97	14.34	2	< 0.001
	Interacción a.b	161.23	70	178.10	29	< 0.001
1994	Constante	14.36	6			
	Planta	13.53	4	0.85	2	> 0.05
	Flores/inflorescencia (b)	13.55	1	0.81	1	> 0.05
	Interacción a.b	4.96	1	9.40	5	< 0.05

Tabla 10. Resultados del ANOVA múltiple para la comparación del volumen de los frutos de *I. planifolia* cosechados en los tratamientos 50 y 100 en 1993 y 1994. En el análisis se incluyeron los datos de todas las inflorescencias fecundadas en los periodos de estudio.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	186.256	1	186.256	1.567	> 0.05
Año	3109.869	1	3109.869	26.162	< 0.001
Residuos	19494.605	164	118.870		
Total (Corr.)	22673.423	166			

Tabla 11. Efecto anual de la frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) en el periodo productivo 1992. La covariable fue el tamaño inicial de módulos en 1992.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	1.077	1	1.077	253.228	<0.001
Tratamiento	0.020	2	0.010	2.342	>0.05
Residuos	0.0457	33	0.004		
Total (Corr.)	1.073	36			

Tabla 12. Efecto anual de la frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) en el periodo productivo 1993. La covariable fue el tamaño inicial de módulos en 1993.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	1.009	1	1.009	596.228	<0.001
Tratamiento	9.22E-004	2	4.61E-004	0.73	>0.05
Residuos	0.457	27	0.002		
Total (Corr.)	1.079	30			

Tabla 13. Efecto anual de la frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) en el periodo productivo 1994. La covariable fue el tamaño inicial de módulos en 1994.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	0.501	1	0.501	184.546	<0.001
Tratamiento	0.003	2	0.473	0.473	>0.05
Residuos	0.046	17	0.002		
Total (Corr.)	0.596	20			

Tabla 14. Efecto de la frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) al término del segundo año de aplicación de los tratamientos (1992-1993). La covariable fue el número inicial de módulos en 1992.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	0.405	1	0.4051	46.67	<0.001
Tratamiento	0.036	2	0.0179	2.06	>0.05
Residuos	0.122	14	0.0087		
Total (Corr.)	0.556	17			

Tabla 15. Efecto de la frecuencia de polinización (F3, F5 y F8) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) al término del tercer año de aplicación de los tratamientos (1992-1994). La covariable fue el número inicial de módulos en 1992.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	0.272	1	0.272	14.577	<0.001
Tratamiento	0.049	2	0.025	1.324	>0.05
Residuos	0.261	14	0.019		
Total (Corr.)	0.578	17			

Tabla 16. Efecto anual de la frecuencia de polinización (I50 e I100) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) en el periodo productivo 1993. La covariable fue el tamaño inicial de módulos en 1993.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	2.925	1	2.925	836.536	<0.001
Tratamiento	0.003	2	0.002	0.475	>0.05
Residuos	0.129	37	0.003		
Total (Corr.)	3.103	40			

Tabla 17. Efecto anual de la frecuencia de polinización (I50 e I100) sobre el tamaño final de las plantas (número de módulos) en el periodo productivo 1994. La covariable fue el tamaño inicial de módulos en 1994.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Covariable	1.003	1	1.003	559.529	<0.001
Tratamiento	0.011	2	0.005	3.031	>0.05
Residuos	0.032	18	0.002		
Total (Corr.)	1.051	21			