

306302



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA

UNAM

FACULTAD DE CIENCIAS

Biología reproductiva y un análisis del impacto de  
la fragmentación sobre el éxito reproductivo de  
*Bactris mexicana* en la selva de Los Tuxtlas

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A

NASHELLY MENESES HERNANDEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

2002



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA**

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunico a usted que hemos revisado el trabajo escrito:  
"Biología reproductiva y un análisis del impacto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de *Bactris mexicana* en la selva de Los Tuxtlas"  
realizado por Nashelly Meneses Hernández

con número de cuenta 9337759-1 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo

Propietario Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa

Suplente Dr. Mauricio Quesada Avendaño

Suplente Biol. Raúl Ernesto Alcalá Martínez

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología



Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

*Con muchísimo cariño y un eterno agradecimiento  
a mi papá Miguel Meneses Pérez,  
a mi mamá Fortunata Hernández García y  
a mis hermanas: María Iris Meneses Hernández,  
Ruth Meneses Hernández,  
Rocío Meneses Hernández.*

*Tui / Lo Sereno, El Lago*

*La ciencia ha de ser una energía refrescante,  
vivificante y únicamente puede llegar a serlo  
en el trato estimulante entre amigos de ideas  
afines, con los que uno platica y se ejercita en  
la aplicación de las verdades vitales*

*(I Ching, El libro de las Mutaciones)*

*Con cariño, admiración y respeto al  
Dr. Rodolfo Dirzo y al Dr. Néstor Mariano.*

## **AGRADECIMIENTOS**

### **En la vida**

Todo inició gracias a mi papá, a mi mamá y a mis hermanas. A ustedes les doy las gracias por todo el cariño, comprensión, paciencia y apoyo que siempre me han brindado. Lo anterior resume un millón de cosas (malos y buenos momentos); solo quisiera remarcar que agradezco mucho que me hayan soportado y contenido en mis crisis existenciales y en mis arranques de locura. También (por si lo anterior no fuera poco), por haberme apoyado en toda empresa en la que me he aventurado. También quiero, a parte de agradecerles, decirles que los admiro y quiero mucho y que son ustedes los que me llenan de fuerza. Como parte de la familia, gracias por la compañía a Laucha, Chata, Morris, Saturnino y Frida; no olvido a Ruperto ni a Petra y familia.

Por otro lado, pero no menos importantes, están mis compañeros y amigos del alma: Miguel, Korinna, Octavio, Vinisa, Loraine y Tania; con ustedes he compartido lágrimas y muchas risas durante los años en los que he tenido la dicha de sentirlos cerca. Gracias por su amistad y por todo el cariño que me han brindado, son ustedes personas maravillosas.

### **En la ciencia**

Hubieron dos personas que me incitaron a la Biología la M. en C. Patricia Rodríguez y a la Profra. Sánchez Gleason a ellas le doy las gracias por enseñarme y orientarme hacia la Biología.

En el Laboratorio de Interacción Planta Animal conocí a Rodolfo Dirzo, Néstor Mariano, Raúl I. Martínez, Laura Zenteno, Gumersindo Sánchez, Valentina Carrasco, Lucero Sevillano, Betsabé Ruiz, Martha Palomino, Verónica Cepeda, Eduardo Mendoza, Armando Aguirre, Sarita Borges, Mario Vallejo, Jessica Pérez, Luis Ramirez, César Abarca y Celia Olivier, Lalo Cuevas, Sergio López, Raúl Alcalá, Elizabeth Wenhcke, Fernando Rosas. Todos ellos de una o de otra forma me enseñaron cosas, gracias a todos ellos.

Quisiera agradecer de manera muy especial a las siguientes personas, no sin antes aclarar que 1) las palabras en general y, especialmente ahora, no son suficientes para expresar los sentimientos y 2) que el papel es un espacio muy restringido no así mi corazón. Aquí va un resumen:

Al Dr. Rodolfo Dirzo: Gracias por el apoyo, cariño y confianza que me has dado en todo momento. Agradezco todas las oportunidades que me has brindado en las cuales he aprendido muchísimo. Gracias por todo lo que me has enseñado. Aprovecho para decirte lo mucho que te admiro, que eres una persona y un científico ejemplar... un ejemplo a seguir!

Al Dr. Néstor Mariano: Gracias por todo lo que me has enseñado, por el interés que has mostrado en mi formación académica, la invaluable ayuda que me brindaste en el desarrollo de esta tesis, pero sobre todo eso gracias por ser mi amigo y brindarme cariño y apoyo en muchos momentos. De todo corazón, gracias!

A Raúl Alcalá y Gumersindo Sánchez: Gracias por su amistad y por el cariño y apoyo que en todo momento he sentido.

### **En la tesis**

Esta tesis se llevó a cabo como parte del proyecto CONACYT # 31856 "Consecuencias de los patrones de uso de la tierra sobre la interacción planta-animal" a cargo del Dr. Rodolfo Dirzo. Obtuve beneficios del presupuesto de dicho proyecto y del presupuesto operativo otorgado por el Instituto de Ecología al Dr. Rodolfo Dirzo

Evidentemente el trabajo de campo no lo hice sola, hubieron personas del Laboratorio de Interacción Planta-Animal que me apoyaron durante el trabajo de campo: Laura Zenteno, Lucero Sevillano, Betsabé Ruiz, Eduardo Mendoza y Armando Aguirre. A ellos les agradezco la ayuda durante el censo del 99 y agradezco de manera muy especial a Armando Aguirre por la ayuda en la realización de todo el trabajo de campo de esta tesis.

En el laboratorio recibí ayuda también de Armando Aguirre, Raúl Alcalá, Gumersindo Sánchez, Octavio González, Verónica Cepeda, Betsabé Ruiz y Joselin; gracias por ayudarme a capturar datos de fenología de frutos, peso y daño de las semillas, también por la ayuda para el lavado y despulpado de los frutos así como en la puesta para germinación. Agradezco de manera muy especial el desvelo al que sometí a Raúl Alcalá, Gumersindo Sánchez y a Octavio González para la puesta a germinación de las semillas.

Este proyecto no hubiera sido posible sin el apoyo del personal de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles": el Director de la reserva, Profr. Gonzalo Pérez, el Lic. Jorge Perea y el contador Lic. Quinto, las cocineras, la gente de intendencia y los vigilantes. Muchísimas gracias a todos ellos. De la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" gracias al Biol. Álvaro Campos y a Marco López por su amistad y por enseñarme Los Tuxtles. De Laguna Escondida, gracias a Braulio Gómez y familia, Eladio Velasco, Darío Velasco, Jorge Velasco, Porfirio y Santiago Sinaca por su apoyo en el campo. Muchas gracias.

La germinación de las semillas se llevó a cabo en cámaras de germinación del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal a cargo de la Dra. Alma Orozco a quien agradezco su confianza y todo el apoyo brindado

La identificación de los insectos corrió a cargo del Dr. Juan José Morrone (Curculionidae) y del Dr. Juan Márquez (Staphylinidae). Muchísimas gracias por haber respondido tan rápido a mi solicitud a pesar del estado de las muestras. El boucher de los insectos colectados durante esta tesis forma parte de la Colección de Insectos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias en la Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradezco infinitamente al Dr. Néstor Mariano por la asesoría en la parte estadística. Fueron valiosísimos para la discusión de los resultados, los comentarios, las sugerencias y las correcciones al texto de esta tesis del Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Néstor Mariano, "Dr." Raúl Alcalá, Dra. Ana Mendoza y del Dr. Mauricio Quesada. Les agradezco el tiempo invertido en esta tesis.

Agradezco al personal administrativo, de biblioteca, de intendencia y vigilancia del Instituto de Ecología. Invaluable fue el apoyo otorgado por Carolina Espinosa. Gracias por ser tan dulce y por toda la ayuda y el apoyo que me ha brindado. De todo corazón: Gracias! También invaluable el apoyo brindado por Alejandro González.

**A todas estas personas les agradezco de todo corazón y les digo que las interacciones que tuve y tengo con ellos(as) me ha construido y me han hecho lo que soy**

# INDICE

|   |           |
|---|-----------|
| <b>INTRODUCCION</b>   | <b>1</b>  |
| Las selvas tropicales   |           |
| Mecanismos de polinización, su importancia y un grupo como ejemplo  |           |
| Las palmas: un componente de las selvas tropicales  |           |
| La fragmentación  | <b>5</b>  |
| La fragmentación y las selvas tropicales  |           |
| Efectos de la fragmentación sobre la interacción Planta-Polinizador                                       |           |
| Estudios de los efectos de la fragmentación sobre la polinización   |           |
| Las palmas como sujeto de estudio del impacto de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador | <b>11</b> |
| <br>  |           |
| <b>OBJETIVOS</b>  | <b>12</b> |
| <br>  |           |
| <b>MATERIAL Y METODOS</b>   | <b>14</b> |
| Sitio de estudio  |           |
| Sistema de estudio  |           |
| Caracterización del crecimiento de <i>B. mexicana</i> y el efecto del tamaño sobre la reproducción        | <b>19</b> |
| Selección de fragmentos   |           |
| Caracterización de la estructura de tamaños de la población   |           |
| Caracterización del crecimiento   |           |
| Efecto del tamaño sobre la reproducción   |           |
| Caracterización de la biología reproductiva de <i>B. mexicana</i>   | <b>22</b> |
| Fenología diaria  |           |
| Fenología estacional  |           |
| Sistema de apareamiento   |           |
| Efectos de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador de <i>B. mexicana</i>                 | <b>27</b> |
| Efecto de la fragmentación sobre la reproducción  |           |
| Comunidad de insectos visitantes  |           |
| Exito reproductivo  |           |
| Calidad de la progenie  |           |
| <br>  |           |
| <b>RESULTADOS</b>   |           |
| Caracterización del crecimiento de <i>B. mexicana</i> y el efecto del tamaño sobre la reproducción        | <b>33</b> |
| Caracterización de la estructura de tamaños de la población   |           |
| Patrón de crecimiento   |           |
| Efecto del tamaño sobre la reproducción   |           |
| Caracterización de la biología reproductiva de <i>B. mexicana</i>   | <b>39</b> |
| Fenología diaria  |           |

|   |           |
|---|-----------|
| Fenología estacional  |           |
| Sistema de apareamiento   |           |
| Efectos de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador de <i>B. mexicana</i>                       | 46        |
| Efecto de la fragmentación sobre la reproducción  |           |
| Comunidad de insectos visitantes  |           |
| Exito reproductivo  |           |
| Calidad de la progenie  |           |
| <b>DISCUSION</b>  | <b>54</b> |
| Caracterización del crecimiento de <i>B. mexicana</i> y el efecto del tamaño sobre la reproducción              |           |
| Caracterización de la biología reproductiva de <i>B. mexicana</i>   | 59        |
| Efectos de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador de <i>B. mexicana</i>                       | 64        |
| <b>CONCLUSIONES</b>   | <b>68</b> |
| <b>APENDICES</b>  | <b>70</b> |
| I. Cálculo de índices de diversidad, equitatividad y similitud  |           |
| II. Procedimiento de Jackknife para realizar una estimación de la riqueza máxima de insectos en los fragmentos. |           |
| III. Lista de insectos colectados   |           |
| IV. Polinización en <i>Bactris</i>  |           |
| <i>Bactris</i> , Henderson <i>et al.</i> 2000.  |           |
| <i>Bactris</i> , distintos autores  |           |
| <i>Bactris gasipaes</i> ; distintos autores   |           |
| <b>LITERATURA CITADA</b>  | <b>79</b> |

# INTRODUCCION

## Las selvas tropicales

La biodiversidad comprende diferentes niveles: desde la diversidad genética, diversidad de especies (o taxonómica), diversidad de formas de vida hasta la diversidad de ecosistemas (Heywood y Baste 1995). Entre los diferentes tipos de ecosistemas, las selvas tropicales son consideradas los ecosistemas más ricos en lo que se refiere a número de especies tanto vegetales como animales (Erwin 1982, 1988, Myers 1984, Gentry 1988, Wilson 1988, Briggs 1996). Diferentes autores han cuantificado la riqueza de especies vegetales en las selvas tropicales (Valencia *et al.* 1994, Gentry 1988, Richards 1952, Whitmore 1975, Gentry 1990) y han recalcado la gran diversidad de formas de vida, entre los que sobresale además de árboles, arbustos, hierbas, epífitas, árboles hemi-epífitos, cactus epífitos, hierbas trepadoras y bambúes, una forma de vida predominante: las palmas.

### **Mecanismos de polinización, su importancia y un grupo como ejemplo**

A fin de conocer la diversidad completa de los organismos que habitan el planeta, los estudios se han centrado en estimar el número total de especies existentes (May 1990,1992). Sin embargo, resulta necesario reconocer que, además de los factores físicos, son las interacciones biológicas tales como la herbivoría, la depredación, la dispersión (tanto de frutos como de semillas) así como la polinización, las que contribuyen en el mantenimiento de la biodiversidad y estabilidad de los mismos (Bawa 1990, Lawton 1994, Barbault y Sastrapradja 1995, Kearns *et al.* 1998, Bever 1999, Sala *et al.* 2000). Entre estas interacciones biológicas destaca la polinización debido a que constituye un proceso importante en la reproducción de las plantas (Murcia 1995).

Es de destacar que la riqueza de especies característica de las selvas tropicales está correlacionada con la riqueza en mecanismos de polinización (Ashton 1969, Appanah 1981, 1990, Bawa 1990, Bawa *et al.* 1985), donde del 98

al 99% de las plantas con flores dependen de animales para su polinización (Bawa 1979, 1990, Bawa y Beach 1981, Baker *et al.* 1983, Bawa y Hadley 1990, Barbault y Sastrapradja 1995, Turner 1996).

La mayoría de las especies vegetales tropicales son polinizadas por insectos; dentro de este grupo de invertebrados, los escarabajos constituyen el grupo más importante como vector de polen (Bawa *et al.* 1985). La polinización por escarabajos se ha reportado en Annonaceae (Armstrong y Marsh 1997, López y Uquillas 1997), Araceae (Young 1986, 1988a, b, 1990, Beath 1996), Cyclanthaceae (Beach 1982), Lauraceae (Bawa *et al.* 1985), Myrtaceae (Webb 1987, Hawkeswood 1987, 1993), Myristicaceae (Armstrong y Drummond 1986, Armstrong e Irvine 1989), Dipterocarpaceae (Sakai *et al.* 1999), Nymphaeaceae (Lippok *et al.* 2000), Orchidaceae (Gutowski 1990, Steiner 1998), Arecaceae (Syed 1979, Henderson 1986, Tomlinson 1990, Listabarth 1992, 1999), Zingiberaceae (Sakai e Inoue 1999), entre otras familias (Tang 1987, Hattingh y Giliomee 1989, Englund 1993).

La predominancia numérica y de diversidad de especies de escarabajos en las selvas tropicales los perfila como un grupo de importancia potencial en numerosas especies de plantas, incluyendo el grupo vegetal predominante en los trópicos, las palmas.

### **Las palmas: un componente de las selvas tropicales**

Las palmas (Arecaceae) constituyen una de las familias taxonómicas más conocidas de entre otras familias de angiospermas, e ilustran la forma en la que tejidos y órganos vistos de manera integral explican procesos funcionales (e.g., fotoasimilación almacenamiento, reproducción, establecimiento, dispersión y resistencia contra depredadores) (“biología estructural” *sensu* Tomlinson 1990) de un grupo altamente representativo de las monocotiledóneas.

Las palmas se caracterizan por una serie de limitaciones estructurales importantes, como: 1) crecimiento restringido al desplegado por un solo meristemo apical, 2) ramificación restringida a la base del tallo y 3) ausencia de tejido vascular secundario y tejido mecánico que hace que el tamaño de la copa sea

constante y que sólo haya un limitado aumento en el grosor del tallo. Estas limitaciones determinan en gran parte la forma de las palmas. Estas limitaciones no restringen la diversidad en formas de vida ya que si bien la forma de vida es específica de cada especie, dentro de un mismo género la variación puede ser considerable (Tomlinson 1990).

La diversidad de formas de vida de las palmas puede ser descrita en términos de cuatro (de entre 23) modelos arquitectónicos básicos (Hallé y Oldeman 1970, Hallé *et al.* 1978) o la combinación de elementos de uno o más modelos. Los modelos básicos describen palmas no ramificadas con inflorescencias terminales (Modelo de Holttum) o laterales (Modelo de Corner), palmas ramificadas con inflorescencias laterales o terminales (Modelo de Tomlinson) o bien palmas con tallos aéreos ramificados de manera dicotómica y equivalente (Modelo de Schoute). Estos modelos proveen puntos de referencia para la comparación a un nivel estructural básico.

Existen otras características que describen otro nivel de variación dentro de los modelos arquitectónicos, por ejemplo si las palmas son arbóreas, arbustivas, acaulescentes o trepadoras. Otro parámetro ecológico importante es el estrato que ocupan las palmas en las selvas tropicales (i.e., sotobosque o dosel). La gran diversidad de tipos de hábito sugiere una gran diversidad en roles ecológicos (Dransfield 1978).

En términos generales, las palmas ocupan una gran diversidad de hábitats en diferentes altitudes (especialmente en Sudamérica). Solo están ausentes en ambientes xéricos y muestran una gran preferencia por ambientes húmedos. Así, aproximadamente el 75% de las especies de palmas se localizan en los trópicos (Dransfield 1978, Uhl y Dransfield 1987, Svenning 2001), donde son consideradas plantas emblemáticas y constituyen un componente muy importante tanto en el dosel como en el sotobosque (Balslev y Barford 1987, Faber-Langendoen y Gentry 1991, Kahn y de Granville 1992, Peres 1994, Borchsenius 1997, Cerón y Motalvo 1997, Svenning 2001). Algunas especies son consideradas especies clave para organismos frugívoros tropicales, ya que sus frutos y semillas son fuente de

alimento para muchos vertebrados e invertebrados (Kahn y de Granville 1992, Peres 1994, Johnson 1996, Hoch y Alder 1997).

El conocimiento biológico que se tiene de las palmas se relaciona con su importancia económica, ya que incluyen cultivos tropicales importantes como el dátil, el coco, la palma aceitera, el palmito y otras numerosas especies como fuente importante de: mimbres, aceite, cera, almidón, fibra, azúcar y alcohol, así como de gran importancia a nivel de comercio local, como fuente de comida, paja, sal, bebidas alcohólicas, material estimulante, masticatorio, de construcción y textil. También tienen un valor de ornato y estético considerables; son simbólicas en distintas culturas y en muchas comunidades tienen importancia religiosa ya que son usadas en ritos mágicos y medicinales. Su importancia hortícola ha incrementado debido a su forma elegante y predecible.

A pesar de que naturalistas del siglo XIX (Martius 1823, Wallace 1853, Seeman 1856, Spruce 1871) reconocían que los insectos muy probablemente estuviesen involucrados en el transporte de polen en las palmas, éstas habían sido consideradas, debido al carácter "reducido" de las flores, como un grupo donde la polinización ocurre principalmente por viento (anemofilia). No es sino hasta recientemente que esta visión ha sido reemplazada por observaciones de campo que demuestran que a pesar de que la anemofilia ocurre en una gran diversidad de palmas, los métodos de transferencia de polen mediados por animales no solo son frecuentes sino que también son diversos (Henderson 1986). Así, a pesar de que las palmas (y especialmente sus frutos) son una fuente de recursos importante, los mecanismos específicos de polinización y dispersión de frutos y semillas de la mayoría de ellas es poco conocido.

Las palmas son importantes fuentes de recursos para los habitantes de las selvas tropicales por lo que han sido ampliamente explotadas (Balslev y Barford 1987, Balslev y Henderson 1987, Balick 1988, Pedersen 1994, Moraes *et al.* 1995, Johnson 1996). Sin embargo, las palmas son muy susceptibles a cualquier ataque o extracción masiva, ya que dependen de un solo meristemo apical por tallo para su crecimiento. Su capacidad para regenerarse es poca o nula especialmente en áreas abiertas, por lo cual sufren una mayor presión en áreas con altas tasas de

deforestación y explotación (Pedersen 1994, Moraes *et al.* 1995, Svenning 1998) como los trópicos.

En la actualidad, cerca del 33% de las especies de palmas del mundo son consideradas en peligro de extinción (Smith *et al.* 1993, Svenning 1998). La conservación de este grupo sólo se logrará manteniendo *in situ* a las especies ya que la viabilidad de los frutos (fuente de germoplasma) se reduce rápidamente y éstos no pueden secarse o almacenarse a bajas temperaturas (Johnson 1996).

### **La fragmentación**

Actualmente, el impacto antropogénico sobre la biodiversidad incluye: la pérdida del hábitat y la fragmentación; la invasión por especies exóticas; la sobreexplotación de los recursos naturales; la contaminación; el cambio climático global; y la agricultura y explotación forestal a escala local e industrial (McNeely *et al.* 1995). De entre éstos, la fragmentación es considerada el mayor peligro para la diversidad biológica y causante principal de las extinciones actuales (Wilson 1985, Ehrlich 1988, Myers 1988, Quinn y Harrison 1988, Reid y Miller 1989, Saunders *et al.* 1991, Whitmore y Sayer 1992, Turner 1996, Young *et al.* 1996, Laurance y Bierregaard 1997).

El término fragmentación del hábitat se refiere a la conversión de un hábitat continuo en un mosaico de parches de hábitat inmersos en una matriz de vegetación altamente modificada como resultado de la destrucción y el cambio en el uso de la tierra (Saunders *et al.* 1991, Turner 1996, Ranta *et al.* 1998). La fragmentación del hábitat puede incrementar el riesgo de extinción local de diferentes especies mediante: a) el efecto de aislamiento de los fragmentos de hábitat (Saunders *et al.* 1991, Laurance 1994, Turner 1996, de Blasio 1998, Ranta *et al.* 1998), b) el efecto de borde (cambios microclimáticos en la zona fronteriza entre el bosque y el área deforestada) (Lovejoy *et al.* 1986, Laurance 1991, Young y Mitchell 1994, Murcia 1995, Turner 1996, Ranta *et al.* 1998, Woodroffe y Ginsberg 1998, Debinski y Holt 2000) y c) depresión genética (aumento de la

endogamia debido a las reducciones en el tamaño y densidad de las poblaciones) (Caughley 1994, Mills y Smouse 1994, Groom 1998).

### **La fragmentación en las selvas tropicales**

Si bien la fragmentación es un problema mundial, las selvas tropicales han sido las más afectadas (NRC 1992, Terborgh 1992, Myers 1993, Skole y Tucker 1993, Dale *et al.* 1994, Briggs 1996, Noble y Dirzo 1997, Phillips 1997). La tasa de pérdida actual de los bosques tropicales es muy alta (Myers 1989, Lanly *et al.* 1991, Whitmore y Sayer 1992). Mediante la comparación de las estimaciones de cobertura tropical de los años 1980 y 1990 (FAO 1993), se encontró que en promedio 15.4 millones de hectáreas de bosques tropicales estaban siendo destruidas cada año y otros 5.6 millones de hectáreas estaban siendo alteradas. La tasa neta de conversión (21 millones de hectáreas al año) significa que al menos 1.2% de todos los bosques tropicales remanentes estaban siendo destruidos o alterados al año (Whitmore 1997, Laurance 1999).

### **Efectos de la fragmentación sobre la interacción Planta-Polinizador**

La fragmentación del hábitat no solo implica la extinción local de ciertas especies como resultado de una reducción en el área y un incremento en el aislamiento. Aunado a los cambios estructurales y microclimáticos suceden cambios profundos en algunos procesos del ecosistema los cuales se dan a través de alteraciones en las interacciones entre especies tales como: la polinización, depredación, conducta territorial y hábitos alimenticios (Rathcke y Jules 1993, Olesen y Jain 1994). Si la fragmentación afecta poblaciones animales o vegetales involucradas en interacciones mutualistas, se espera que se desencadenen efectos a través del ecosistema (Gilbert 1980, Terborgh 1986, Dirzo y Miranda 1991, Bond 1994, Matthies *et al.* 1995, Murcia 1996, Kearns e Inouye 1997, Sala *et al.* 2000).

Debido a la interdependencia de las plantas e insectos en el proceso de la polinización este proceso es especialmente vulnerable a la fragmentación (Rathcke y Jules 1993, Olesen y Jain 1994, Kearns e Inouye 1997, Kearns *et al.* 1998). Por ejemplo, la reducción de cualquiera de las poblaciones involucradas en

este proceso desencadenará efectos directos (i.e., cambios en la tasa de visita de los insectos y en el éxito reproductivo de las plantas) e indirectos (i.e., reducción en la variabilidad genética) afectando el éxito reproductivo de las plantas (Murcia 1996).

Si la fragmentación afecta la abundancia y diversidad de la comunidad de insectos visitantes se espera una alteración en el éxito reproductivo de las plantas debida al cambio en el número y tasa de visitas o en la eficiencia de las especies como polinizadores (Herrera 1987, Jennersten 1988, Aizen y Feinsinger 1994a, b, Burd 1994, Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999).

Los efectos negativos sobre el éxito reproductivo de las plantas debidos a la reducción de la población de los polinizadores en los fragmentos pueden ser intensificados por modificaciones en la estructura de la población vegetal reproductiva. Esta modificación incluye la reducción en el número y/o densidad de los individuos (especialmente los reproductivos) lo cual a su vez determinará una disminución en la cantidad de flores y recompensas. Como consecuencia de esta alteración habrá una menor atracción de polinizadores hacia el fragmento cuantificada en términos del patrón de forrajeo y tasa de visita de los mismos (Schmitt 1983, Sih y Baltus 1987, Klinkhamer *et al.* 1989, Sowig 1989, Klinkhamer y de Jong 1990, Krannitz y Maun 1991, Kunin 1992, Jennersten y Nilsson 1993, Kunin 1993, Burd 1994, Conner y Rush 1996, Kunin 1997, Lundberg e Ingvarsson 1998, Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999). La distribución espacial de los individuos sexualmente compatibles también podría verse afectada. Ya que la reproducción femenina y masculina depende en parte del número de individuos reproductivos, si este número se reduce, también disminuye la probabilidad de que un individuo encuentre otro sexualmente compatible. Esta limitación podría intensificarse debido a la escasez de polinizadores (van Treuren *et al.* 1993, Fritz y Nilsson 1994, Roll *et al.* 1997, Kearns *et al.* 1998).

Es esperable que dada la reducción en las poblaciones el intercambio de polen esté limitado a un escaso número de individuos cercanos presentes en un fragmento. Esto afectaría en última instancia la variabilidad genética y la

persistencia de las poblaciones en los fragmentos (Barrett y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993, Kearns *et al.* 1998, Hall *et al.* 1996, Richards *et al.* 1999).

### **Estudios de los efectos de la fragmentación sobre la polinización**

Recientemente la respuesta de la biota a la fragmentación del hábitat ha recibido creciente atención. Sin embargo, hasta la fecha la investigación se ha enfocado en las respuestas de las especies y las comunidades ante los cambios en el tamaño del hábitat y el aislamiento. En la mayoría de los estudios las predicciones sobre las consecuencias de la fragmentación se basan en la Teoría de la Biogeografía de Islas (Diamond 1975, Wilson y Willis 1975, Shafer 1990).

La primera revisión de los estudios sobre los efectos de la fragmentación realizada por Turner (1996), dejó ver que la investigación se estaba enfocando en las aves como grupo de estudio y, por otro lado, que la mayoría de las investigaciones eran realizadas en Manaus (Brasil) como parte del proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque (Biological Dynamics of Forest Fragments). Dado este sesgo, las conclusiones acerca de los efectos de la fragmentación sobre las especies alcanzadas a partir de estos estudios podrían no ser del todo satisfactorias. Debinski y Holt (2000) realizaron una revisión de los estudios experimentales sobre la fragmentación del hábitat publicados en las principales revistas de ecología a nivel mundial. Ellos encontraron sólo 20 estudios de este tipo, de los cuales, la mayoría trató los efectos de la fragmentación sobre la riqueza o abundancia de las especies presentes en los fragmentos.

Estos antecedentes indican que existe una escasez de estudios que evalúen los efectos de la fragmentación sobre procesos ecológicos. De entre los pocos estudios que han analizado los efectos de la fragmentación sobre la polinización y el éxito reproductivo de las plantas algunos han mostrando resultados contundentes y otros contradictorios. Por ejemplo, diferentes autores han encontrado que el éxito reproductivo (evaluado en términos de la producción de frutos y semillas) es significativamente menor al reducirse el área del fragmento (Jennersten 1988, Lamont *et al.* 1993, Steffan-Dewenter y Tschamtkke 1999, Gigord *et al.* 1999, Cunningham 2000, Warburton *et al.* 2000). Los autores han

propuesto que la reducción en el éxito reproductivo se debe a una limitación en la cantidad de polen exportado hacia los fragmentos como resultado de la reducción en la abundancia, riqueza y/o diversidad de los insectos visitantes y polinizadores y por ende, en la reducción en las tasas de visitas (Jennersten 1988, Lamont *et al.* 1993, Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999, Gigord *et al.* 1999, Cunningham 2000, Warburton *et al.* 2000). Algunos de los autores encontraron que las diferencias en el éxito reproductivo se presentaban aún sin existir diferencias en las recompensas florales (Jennersten 1988), la cobertura vegetal, la calidad de suelo y el número de estructuras reproductivas (Lamont *et al.* 1993). Inclusive, estas diferencias en el éxito reproductivo se han encontrado aún controlando experimentalmente el tamaño del fragmento, la densidad de la población vegetal, la disponibilidad de recursos y la erosión genética de la población (Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999). Estos resultados corresponden también a distintos tipos de vida (hierbas, arbustos y árboles) e inclusive especies clonales (Warburton *et al.* 2000).

En un estudio a nivel comunidad, Aizen y Feinsinger (1994a) encontraron diferencias solo marginalmente significativas en los niveles de polinización y producción de frutos y semillas. Ellos concluyen que las especies difieren en su grado de sensibilidad a la fragmentación la cual depende del tipo de polinizador y no del sistema reproductivo. Sin embargo, Matsumura y Washitani (2001) evaluaron el éxito reproductivo de una especie amenazada en terrenos fragmentados. Los autores encontraron una correlación altamente significativa entre la producción de frutos y semillas y la disponibilidad de polinizadores y sugieren que la variación en el éxito reproductivo, al menos durante uno de los tres años que duró el estudio, fue debida a la falla en la polinización. En los años restantes la disponibilidad de los polinizadores fue alta, por lo que los autores sugieren que el fracaso en la producción de frutos fue debido a relaciones biológicas antagónicas relacionadas con el sistema reproductivo.

Por otro lado, Nason y Hamrick (1997) encontraron que en un sistema donde la polinización es realizada por diversos insectos, la producción de semillas, así como las tasas de germinación disminuyeron en los fragmentos más pequeños

aún cuando el 90-100% de la progenie fue producto de la fertilización con polen proveniente de una fuente localizada a 1km. de distancia . En contraste, en un sistema donde la polinización es realizada por insectos específicos, los análisis de paternidad permitieron estimar que la población reproductiva estaba conformada por individuos distribuidos en un área de entre 108-632 km<sup>2</sup>. Los insectos específicos aunque pequeños, demostraron ser polinizadores efectivos ya que pueden dispersar el polen hasta a 14 km de distancia.

En clara diferencia con los estudios antes mencionados, Costin *et al.* (2001), encontraron que en poblaciones de una especie autoincompatible en fragmentos con iguales condiciones microambientales y florísticas pero de distinto tamaño, no existió relación alguna entre la producción de frutos y el tamaño de la población. Murren (2002) encontró que la fragmentación no afecta el éxito reproductivo de una orquídea epífita y endémica polinizada por abejas euglosinas.

Los estudios mencionados anteriormente han sido realizados en praderas templadas (Jennersten 1988, Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999), matorrales semi-áridos (Lamont *et al.* 1993, Costin *et al.* 2001), bosque árido (Cunningham 2000), selva seca (Aizen y Feinsinger 1994a, b) y selva tropical (Nason y Hamrick 1997, Gigord *et al.* 1999, Murren 2002).

Así, al parecer, la intensidad de los efectos que la fragmentación puede ejercer sobre la polinización depende de diversos factores tales como el tipo de vida, el sistema reproductivo de la planta, el tipo y tamaño de polinizador, el grado de especialización de la interacción e inclusive el tipo de hábitat (Rathcke y Jules 1993, Hall *et al.* 1996, Murcia 1996, Kearns e Inouye 1997, Lundberg e Ingvarsson 1998, Cunningham 2000, Warburton *et al.* 2000).

## **Las palmas como sujeto de estudio del impacto de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador**

La respuesta de las especies de palmas tropicales a la perturbación humana, así como su papel en procesos ecológicos importantes que mantienen la estabilidad de los ecosistemas ha sido nula o escasamente estudiada.

Por otro lado, en la mayoría de las selvas tropicales las palmas forman parte de una gran diversidad de plantas clonales que dominan el sotobosque. A diferencia de las especies de hierbas o arbustos clonales, la determinación del individuo ("genet" *sensu* Harper 1977) al que pertenecen los tallos o ramas ("ramet" *sensu* Harper 1977) de un macoyo (i.e., agrupaciones de tallos de palmas producto de la propagación vegetativa) pueden ser fácilmente distinguibles (Chazdon 1992). Esta característica permite que los estudios demográficos de palmas clonales sean considerados a dos niveles: como una población de individuos ("genets" *sensu* Harper 1977) o de tallos ("ramets" *sensu* Harper 1977)(Bullock 1980; de Steven 1986, 1989).

El individuo es el producto del desarrollo de un cigoto y los tallos son el producto del crecimiento del individuo. Así, la variación genética ocurre a nivel del individuo principalmente. Por lo anterior, los estudios sobre: el mantenimiento de la variación genética en poblaciones naturales, el flujo génico, los sistemas reproductivos y los procesos de selección deben considerar al individuo como unidad de análisis. La importancia de las características reproductivas de las plantas radica en que son uno de los aspectos demográficos más susceptibles de ser moldeados por la selección natural (Harper y White 1974). En la mayoría de las especies clonales se desconoce la importancia de la reproducción sexual y la interrelación de ésta con el crecimiento clonal.

## OBJETIVOS

1. Caracterizar el tamaño y el crecimiento de *Bactris mexicana* y analizar el efecto del tamaño sobre la probabilidad de que un individuo o tallo sean reproductivos

Para caracterizar el crecimiento de *B. mexicana*, una palma clonal, determinaré la estructura de tamaños de la población de individuos y de tallos considerando las siguientes variables: número de tallos por planta, altura máxima del individuo, altura y número de hojas por tallo.

Relaciones alométricas entre la altura máxima del individuo vs. el número de tallos y altura máxima del individuo vs. tamaño total del individuo son importantes para comprender el crecimiento de las plantas clonales particularmente en palmas. La primera relación describe la producción de tallos y la segunda el crecimiento del individuo. Por lo anterior, emplearé dichas relaciones alométricas para describir el crecimiento en *B. mexicana*. Finalmente evaluaré cómo se relaciona el tamaño con la reproducción sexual.

2. Describir la biología reproductiva de *B. mexicana*

El papel de la reproducción sexual en las palmas clonales es frecuentemente ignorado. Por lo anterior caracterizaré la biología reproductiva de *B. mexicana*, una palma monoica mediante el análisis de los eventos de floración a dos niveles: 1) fenología diaria y 2) fenología estacional. En palmas monoicas las inflorescencias portan tanto flores femeninas como masculinas por lo que la descripción de la fenología diaria implica describir la secuencia y duración de ambas fases sexuales así como la duración de la receptividad de los estigmas y viabilidad del polen. Para el estudio de la fenología estacional describiré el cambio en la proporción de individuos en floración (i.e., individuos con inflorescencias abiertas) a través del tiempo.

Conocer el sistema de apareamiento es un componente importante para la caracterización de la biología reproductiva. Por ello determinaré el sistema de

apareamiento mediante la aplicación de tres tratamientos de polinización que diferirán en la procedencia del polen que se aplicará a los estigmas de inflorescencias embolsadas

3. Evaluar los efectos de la fragmentación sobre la interacción planta polinizador de *B. mexicana*

Recientemente se reconoce que los escarabajos son polinizadores de muchas especies de palmas. Interacciones bióticas como la polinización actualmente se encuentran amenazadas por el impacto antropogénico. Este objetivo pretende determinar si la fragmentación afecta las comunidades de polinizadores y el éxito reproductivo de *B. mexicana*.

El efecto de la fragmentación sobre las comunidades de insectos puede variar dependiendo de la fase sexual considerada. Por ello evaluaré el efecto del tamaño del fragmento y de la fase sexual de la inflorescencia sobre parámetros de las comunidades de insectos (abundancia, diversidad y equitatividad). Además determinaré el grado de similitud de las comunidades de insectos en fragmentos de distinto tamaño.

Desde la perspectiva de las plantas consideraré dos niveles de análisis. En una primera aproximación analizaré las consecuencias de la fragmentación sobre la proporción de individuos y tallos reproductivos en poblaciones ubicadas en fragmentos de distinto tamaño. Luego determinaré la variación en el éxito reproductivo en términos de la producción total de frutos, la proporción de frutos cuajados, y la calidad de la progenie en dichos fragmentos.

# MATERIAL Y METODOS

## Sitio de estudio

### La Selva de Los Tuxtlas

La Sierra de Los Tuxtlas se ubica en la llanura costera del Golfo de México, localizada aproximadamente entre los 18° 10' y los 18° 45' de latitud norte y los 94° 42' y 95° 27' de longitud oeste abarcando un área de 90 por 50 kilómetros aproximadamente (González *et al.* 1997) (Fig. 1). El cordón serrano se origina a partir de los 200 m s.n.m y se extiende hasta poco más de 1700 m s.n.m. El tipo de vegetación corresponde al descrito como selva alta perennifolia de acuerdo con Miranda y Hernández-X (1963). La selva de Los Tuxtlas se ubica en el límite septentrional de la distribución de este ecosistema en el continente americano (Dirzo y Miranda 1991).

En esta selva, la más estudiada de México (Gómez-Pompa *et al.* 1976 y Gómez-Pompa y del Amo 1985), se conocen 15 especies de palmas: *Astrocaryum mexicanum*, *Bactris mexicana* [*B. trichophylla* Burret], *Chamaedorea alternans*, *C. concolor*, *C. elatior*, *C. ernesti-augustii*, *C. oblongata*, *C. pinnatifrons*, *C. tepejilote*, *C. tuerckheimii*, *C. woodsoniana*, *Desmoncus ferox*, *D. orthacanthos*, *Geonoma oxycarpa* y *Reinhardtia gracilis* (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1997).

La palma más estudiada de la selva de Los Tuxtlas es *A. mexicanum*, de la cual se conoce desde la biología floral, conducta reproductiva y costos reproductivos, hasta aspectos de la estructura de la población tales como tamaños de vecindario, tamaño mínimo de población, estructura genética y tasa de entrecruzamiento, así como aspectos de la dispersión de frutos (Piñero *et al.* 1977, Mendoza 1981, Piñero y Sarukhán 1982, Piñero *et al.* 1982, Búrquez *et al.* 1987, Eguiarte *et al.* 1992, 1993, Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995a, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998).

Seguida en número de estudios, se encuentra *C. alternans* de la que se han estudiado aspectos de su crecimiento, reproducción, sobrevivencia, depredación y germinación de semillas así como de la interacción con su

herbívoro especialista (del Amo 1985, Dirzo 1987, Oyama 1990, Oyama y Mendoza 1990, Oyama 1991, Oyama y Dirzo 1991, Rodríguez *et al.* 2000, Zenteno 2001). Finalmente de *R. gracilis* se han estudiado aspectos de la integración clonal (Mendoza 1994) y de la clonalidad en relación a la reproducción sexual (Mendoza y Franco 1998).

También se ha estudiado el estatus de la conservación de diferentes especies de palmas del género *Chamaedorea* (Vovides y Carcia Bielma 1994), aspectos sobre el almacenamiento de semillas (Vázquez-Yañes y Toledo 1989) y el uso potencial (Mendoza y Oyama 1999) de algunas palmas.

Estos antecedentes muestran que para la mayoría de las especies de palmas presentes en la zona de Los Tuxtlas, se desconoce la biología reproductiva, así como el estado de las poblaciones involucradas en la interacción planta-polinizador dentro de este grupo.

Por otro lado, esta zona se caracteriza por tener altas tasas de cambio en el uso del suelo. Dirzo y García (1992) evaluaron las tasas de deforestación en la zona de Los Tuxtlas, considerando tres fechas (1967, 1976, 1986). Los autores encontraron una tasa de deforestación anual de 4.3%. Esto implica que durante los 20 años que comprendió el estudio la vegetación original se redujo en casi un 56%. Estas tasas anuales de deforestación exceden las calculadas para los bosques mexicanos en general. Por su ubicación geográfica, la riqueza de especies y su larga historia de perturbación antropogénica, la selva de Los Tuxtlas es un sitio de remarcable interés (González *et al.* 1997).

## **Sistema de estudio**

### ***Bactris mexicana***

*Bactris mexicana* Mart. [*B. trichophylla* Burret] es una palma cespitosa que forma cúmulos de (1-)3-10 tallos por individuo, de 2-4 m. de alto y un diámetro a la altura del pecho de 1.5-4 cm. (Ibarra-Manríquez 1988). Presenta numerosas espinas negras aciculares de 3-60 mm. de longitud distribuidas sobre el tallo (Ibarra-

Manríquez 1988). Las hojas (5-7) (Henderson *et al.* 1995) miden de 1-2 m. de largo y son pinadas (Ibarra-Manríquez 1988). Las hojas presentan (5-)12-18(-25) segmentos foliares a cada lado (Ibarra-Manríquez 1988) distribuidos de manera irregular y en distintos planos (Henderson *et al.* 1995). Los segmentos foliares son elíptico-lanceolados y miden 20-35 x 2-5 cm. (Ibarra-Manríquez 1988). El ráquis, el pecíolo y la lámina de las hojas presentan espinas de hasta 7 cm. de largo (Henderson *et al.* 1995).

La inflorescencia está cubierta por una bráctea peduncular persistente que mide 12-25 x 6-13 cm., tiene forma de bote y es de color café negruzco (Ibarra-Manríquez 1988), también presenta espinas de hasta 1 cm. de largo (Henderson *et al.* 1995). Las inflorescencias miden de 10-15 x 7-12 cm. y son intrafoliares (Ibarra-Manríquez 1988). Presentan una ramificación de primer orden (Tomlinson 1990) y exhiben 12-36 raquilas (Henderson *et al.* 1995).

*B. mexicana* es una palma monoica, las flores se encuentran dispuestas en triadas (i.e., una flor femenina central y dos flores masculinas laterales) a lo largo de las raquilas de las inflorescencias. Las flores femeninas presentan estaminodios; el pistilo es de 5-6 mm. de largo; el cáliz (0.8-1 x 0.8-1 mm.) y la corola (4.5-5 x 2.8-3.2 mm.) es amarillo y el perianto es ovoide. Las flores masculinas presentan 7 estambres de 1.8-2.5 mm de largo, no presentan pistilodios; el cáliz (0.8-1 x 2.5-3 mm.) y la corola (2.5-3.5 x 2.5-3.5 mm.) al igual que las flores femeninas es amarillo. Las plantas son protoginas, la antesis ocurre por la tarde y el ciclo floral se completa en 24 horas (Ibarra-Manríquez 1988)

Los frutos miden 10-20 x 12 -21mm.; son subesféricos y de color rojo. El periodo de floración va de Marzo a Junio y el de fructificación de (Agosto-) Septiembre a Enero(-Febrero) (Ibarra-Manríquez 1988).

*B. mexicana* se distribuye desde el sureste de México (Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Chiapas y Quintana Roo) pasando por Guatemala, Belice y Honduras hasta Nicaragua (Ibarra-Manríquez 1988 y Henderson *et al.* 1995). Se presenta en selva tropical húmeda por debajo de los 600 m. de altitud (Henderson *et al.* 1995).

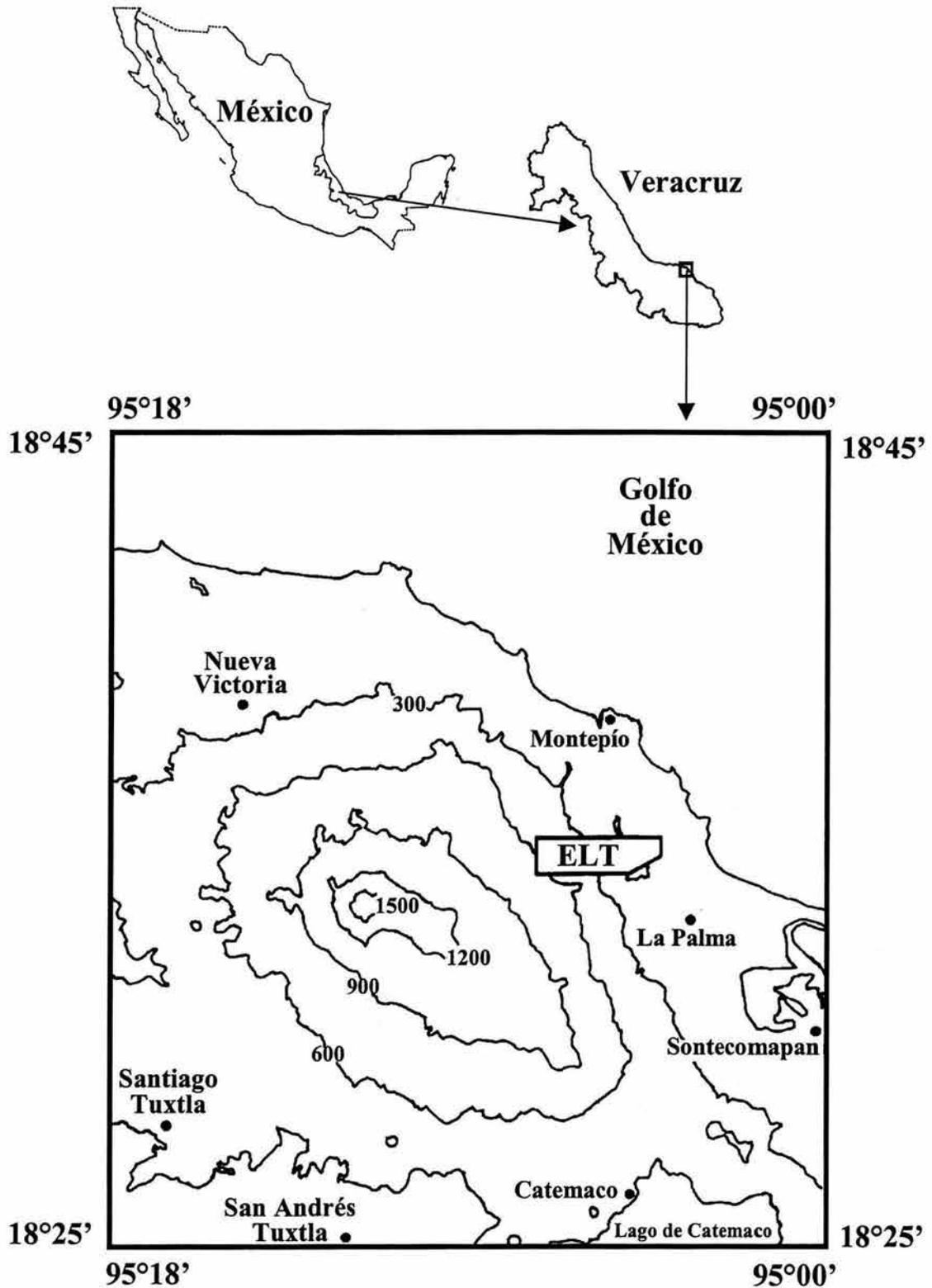


Figura 1. Localización de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México. Se muestra la ubicación de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (ELT) (Modificado de González *et al.* 1997).

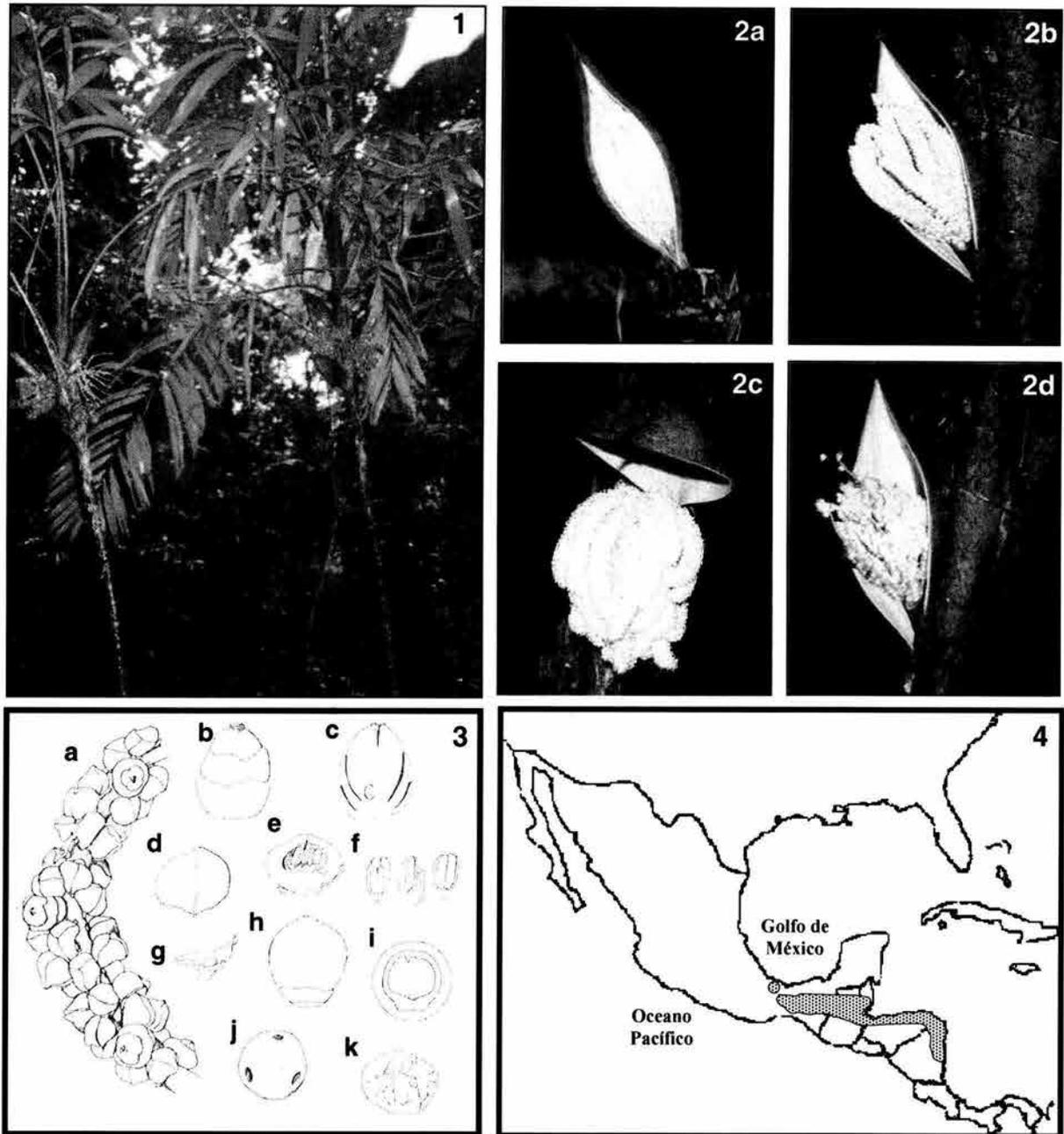


Figura 2. 1. Individuo de *B. mexicana* en fructificación. 2. Fases sexuales de la inflorescencia a) apertura de la bráctea, b) estigmas receptivos, c) antesis de las flores masculinas y d) caída de las flores masculinas. 3. Esquema de las estructuras reproductivas a) porción de una raquilla, b) flor femenina, c) sección vertical de la flor femenina, d) flor masculina, e) sección vertical de la flor masculina, f) estambres, g) cáliz de la flor masculina, h) fruto, i) sección transversal del fruto, j) endocarpo y k) semilla (esquema para *Bactris*, tomado de Uhl y Dransfield 1987). 4. Distribución de *B. mexicana* (Modificado de Henderson *et al.* 1995)

## Caracterización del crecimiento de *B. mexicana* y el efecto del tamaño sobre la reproducción

### Selección de fragmentos

Para este estudio utilicé seis fragmentos comprendidos en un ámbito altitudinal de 0-200 m s.n.m. aproximadamente. Estos sitios variaban en tamaño, tiempo de separación de la selva continua y distancia entre ellos (Tabla 1). En estudios previos (A. Aguirre y R. Dirzo, datos no publicados) se calculó el área, así como la distancia de separación entre los sitios tras analizar y digitalizar fotografías aéreas a una escala de 1:75,000 (INEGI 1991). La digitalización de las fotografías fue realizada en el Instituto de Geografía-UNAM con el empleo del software ILWIS.

Tabla 1. Características de los fragmentos utilizados en el estudio de *B. mexicana* en 1999 (Datos no publicados de A. Aguirre y R. Dirzo).

| <b>Fragmento</b>        | <b>Elevación<br/>(m s.n.m.)</b> | <b>Tiempo de separación<br/>(años)</b> | <b>Area<br/>(ha)</b> |
|-------------------------|---------------------------------|--|----------------------|
| <b>Balzapote</b>        |                                 | 20                                     | 0.3                  |
| <b>Laguna Escondida</b> | 85                              | 15                                     | 3.0                  |
| <b>Playa Escondida</b>  | 25                              | 18                                     | 19.4                 |
| <b>Río Máquina</b>      | 12                              | 15                                     | 37.4                 |
| <b>Ruiz Cortines</b>    | 100                             | 17                                     | 114.6                |
| <b>Reserva-UNAM</b>     | 150                             | 0                                      | 328.4                |

### Caracterización de la estructura de tamaños de la población

En noviembre de 1999 seleccioné individuos de *B. mexicana* en los seis fragmentos. El criterio de selección consistió en recorrer los senderos ubicados en el centro de cada fragmento (zona núcleo) y ubicar a ambos lados del camino individuos cercanos potencialmente reproductivos (i.e., individuos que por su tamaño probablemente alcanzarían la etapa reproductiva en la época de floración subsecuente). Los fragmentos más pequeños (i.e., Balzapote y Laguna Escondida) fueron recorridos en su totalidad debido a que en ellos la zona núcleo es prácticamente inexistente. En los sitios donde la densidad de *B. mexicana* era baja se incluyeron plantas ubicadas fuera (pero lo más adyacentes que fue

posible) de la zona núcleo. Las plantas seleccionadas en cada fragmento (Tabla 2) fueron marcadas con cinta Flagging y numeradas con plumón indeleble. Para facilitar su localización todas las plantas fueron ubicadas en un mapa del sitio de estudio.

Tabla 2. Número de individuos de *B. mexicana* seleccionados en cada uno de los fragmentos

| <b><i>Fragmento</i></b> | <b><i>Número de individuos</i></b> |
|-------------------------|------------------------------------|
| <b>Balzapote</b>        | 26                                 |
| <b>Laguna Escondida</b> | 19                                 |
| <b>Playa Escondida</b>  | 25                                 |
| <b>Río Máquina</b>      | 18                                 |
| <b>Ruiz Cortines</b>    | 18                                 |
| <b>Reserva-UNAM</b>     | 19                                 |

Para cada planta registré el número de tallos y altura máxima (i.e., altura del tallo principal) del individuo; así como la altura y el número de hojas de los tallos. También registré si existía evidencia de que alguno de los tallos fuesen reproductivos (i. e., que presentara inflorescencias o infrutescencias o tuviera cicatrices de ellas). Debido al bajo número de plantas encontradas en los fragmentos (Fig. 2), agrupé los datos de tamaño de las plantas de todos los fragmentos.

Para caracterizar la distribución de las variables, construí histogramas de frecuencias relativas para cada una de las variables de tamaño de individuos y tallos. Caractericé la distribución estadística de las variables de tamaño a través del ajuste de modelos teóricos de distribución (i.e., normal, binomial negativa, log-normal, gamma) y determiné la bondad del ajuste de la distribución observada y la del modelo en cuestión mediante una prueba de  $\chi^2$ .

### **Caracterización del crecimiento**

Generalmente la descripción de patrones de crecimiento se refiere al cambio en el tamaño a través del tiempo. Sin embargo para las plantas en general y en particular en las palmas, el tamaño más que la edad, resulta un mejor indicador

del fenostado (*sensu* Dirzo 1984) de una palma (Tomlinson 1990). La relación alométrica entre la altura máxima de un individuo y el número de tallos constituye una manera de determinar el crecimiento clonal en las palmas (de Steven 1986, 1989, Chazdon 1992). Por lo anterior, para la descripción del crecimiento clonal analicé esta relación alométrica en *B. mexicana* mediante un análisis de regresión lineal.

Por otro lado, el incremento en el tamaño del individuo está asociado con el incremento en el tamaño de cada uno de los ramets; al menos hasta que los ramets comiencen a senecer y a morir (de Steven 1986, 1989). Para la descripción del aumento en el tamaño del individuo, ajusté un modelo exponencial mediante una relación no lineal (Genstat 5, ver. 4.1) entre el logaritmo del tamaño total del individuo (definido como la suma de las alturas de los tallos de un individuo) y la altura máxima del individuo.

Ambos análisis constituyen una aproximación a la dinámica de crecimiento que puede ocurrir en el tiempo inferida a través del análisis de plantas de distinto tamaño. Este procedimiento es análogo a la reconstrucción de la dinámica de una población a partir de tablas de vida estáticas.

### **Efecto del tamaño sobre la reproducción**

Para analizar el efecto del tamaño sobre la reproducción, analicé el efecto de distintas medidas de tamaño sobre la probabilidad de que un individuo o tallo fuesen reproductivos. A nivel de individuo, consideré el efecto del número de tallos y la altura máxima del individuo así como la interacción entre estas dos variables. Por otro lado, a nivel de tallo, determiné el efecto de la altura, el número de hojas y la interacción entre ambas variables. Para cada análisis ajusté un modelo lineal generalizado (GLM) logit con error binomial (Genstat 5, ver. 4.1) que consideró la reproducción como una variable de respuesta categórica binaria (no reproductivas = 0; reproductivas = 1).

## Caracterización de la biología reproductiva de *B. mexicana*

### Fenología diaria

Durante el mes de marzo del 2000 (mes que corresponde al periodo de floración de *B. mexicana* en Los Tuxtlas) realicé recorridos por los senderos cercanos a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Seleccioné estos senderos debido a su fácil acceso. Durante los recorridos busqué, en ambos lados del camino, individuos que presentaran inflorescencias cerradas. Cada uno de estos individuos fueron marcados con cinta Flagging y plumón indeleble y ubicados en un mapa para su posterior localización. Debido al bajo número de inflorescencias disponibles en un día dado, la selección de las inflorescencias para todos los casos no fue al azar, sino que son el resultado de un muestreo circunstancial que representa la disponibilidad diaria de inflorescencias (Tabla 3).

Tabla 3. Número de inflorescencias censadas para cada evento

| <b>EVENTO</b>                               | <b>Número de individuos</b> |
|---|-----------------------------|
| <b>Apertura de la bráctea</b>               | 15                          |
| <b>Receptividad de las flores femeninas</b> | 9                           |
| <b>Apertura de las flores masculinas</b>    | 18                          |
| <b>Viabilidad del polen</b>                 | 10                          |

Para determinar la hora de apertura de la bráctea censé inflorescencias con brácteas cerradas cada media hora a partir de las 17:00 h y hasta las 20:00 h registrando si la bráctea se encontraba abierta o cerrada.

Una vez abierta la bráctea, la inflorescencia queda expuesta y los estigmas de las flores femeninas están húmedos y turgentes, lo cual indica que las flores femeninas son receptivas. Sin embargo, en diferentes especies del género *Bactris*, se ha reportado que la proporción de flores femeninas con estigmas receptivos va disminuyendo a través del tiempo (Rodrigues-Lima 1955, Essig 1971, Beach 1984, Mora-Urpí y Solís 1980, Listabarth 1996, Henderson *et al.* 2000). Estos autores emplearon características cualitativas como la turgencia y el color de las flores femeninas para determinar la receptividad de los estigmas.

Así, para determinar el periodo de receptividad de las flores femeninas de *B. mexicana* seleccioné tres raquillas al azar de diferentes inflorescencias en fase femenina. Marqué las raquillas seleccionadas con alambre forrado de plástico color naranja para su identificación y conté las flores femeninas de cada raquilla. Dichas raquillas fueron censadas cada tres horas a partir de las 19:00 h hasta las 9:30 h del día siguiente. En cada censo conté el número de flores femeninas con estigmas receptivos. Consideré que los estigmas eran receptivos cuando la flor tenía una coloración marfil y el estigma aparecía turgente y no receptivos cuando el estigma presentaba un color café y no estuviera turgente. Finalmente, sumé el número de flores receptivas de cada raquilla y obtuve el total de flores receptivas por inflorescencia para cada censo.

Aproximadamente 24 horas después de la apertura de la bráctea inicia la fase masculina. Las flores masculinas de una inflorescencia abren asincrónicamente. Por lo anterior, para la descripción del curso temporal de la apertura de las flores masculinas en una inflorescencia, realicé censos cada hora a partir de las 15:30 h y hasta las 22:30 h. registrando la proporción de flores masculinas en anthesis.

Cada evento fenológico (i.e., apertura de la bráctea, receptividad de estigmas y apertura de las flores masculinas) fue sometido a análisis de sobrevivencia que consideraron el tiempo que transcurre hasta la ocurrencia de cada evento (como variable de respuesta). Los ajustes fueron realizados con el método Kaplan-Meier (JMP versión 3.2.1).

A partir de las 7:30 p.m. y hasta las 7.30 a.m. del día siguiente censé inflorescencias en fase masculina a intervalos de 1, 2, 6, 9, y 12 horas. Durante los censos colecté con ayuda de unas pinzas, dos flores masculinas por inflorescencia y las coloque en una caja de Petri. De regreso en la estación, tomé dos muestras de polen de cada flor frotándola sobre un portaobjetos. Para probar la viabilidad del polen colectado, teñí la preparación con la coloración de Alexander; esta coloración tiñe más oscuro el polen viable que el no viable (Kearns e Inouye 1993). Luego, en el laboratorio, con ayuda de una cuadrícula de acetato y un contador, determiné bajo el microscopio el número de granos de polen viables y

no viables. En cada censo consideré el número total de polen viable y no viable. Para determinar si la proporción de polen viable disminuía a través del tiempo, empleé un modelo lineal generalizado para medidas repetidas (GEE) (Genstat 5, ver. 4.1).

### **Fenología estacional**

La descripción de la fenología estacional la realicé del 23 de marzo al 8 de junio del 2001. Para este estudio, seleccioné 57 individuos al azar cercanos a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Estos individuos fueron marcados con cinta Flagging y plumón indeleble y fueron censados cada tercer día, registrando la fase en la que se encontraba cada inflorescencia. Con estos datos pude definir el día exacto de apertura de cada inflorescencia al considerar que las inflorescencias son protoginas y el ciclo floral se completa a las 48 h.

Para caracterizar el patrón fenológico de apertura de las inflorescencias realicé dos análisis de sobrevivencia. En un análisis consideré la población de individuos y en otro la población de inflorescencias. Los análisis consideraron el tiempo transcurrido hasta que sucediera la floración e incluyó los datos de los individuos o inflorescencias que no habían florecido al momento de finalizar los censos (i.e., "censored"). Los ajustes fueron realizados con el método Kaplan-Meier (JMP versión 3.2.1).

### **Sistema de apareamiento**

Caractericé el sistema de apareamiento mediante tres tratamientos de polinización que diferían en la procedencia del polen que se aplicaba a los estigmas de inflorescencias embolsadas. Los tratamientos fueron: apomixis (sin polen), autopolinización (polen proveniente de la misma inflorescencia) y polinización cruzada (polen proveniente de al menos dos individuos diferentes). Para cada tratamiento así como para el grupo testigo asigné 10 inflorescencias. Las inflorescencias fueron seleccionadas, marcadas y ubicadas en un mapa en el mismo periodo y siguiendo el mismo método empleado en el estudio de fenología diaria. Las inflorescencias aún cerradas fueron cubiertas con una bolsa de tul para excluir

cualquier fuente externa de polen. En los días subsecuentes las inflorescencias fueron examinadas y conforme las inflorescencias fueron floreciendo, los tratamientos fueron asignados de manera aleatoria a cada una.

En el tratamiento de apomixis excluí cualquier fuente de polen ya fuera del mismo individuo o de otro, emasculando manualmente las flores masculinas de las inflorescencias aún en fase femenina y manteniendo la inflorescencia cubierta con la bolsa de tul. Para el tratamiento de autopolinización supuse que algunas flores femeninas podrían mantenerse receptivas suficiente tiempo para que el polen de las flores masculinas fecundara estas flores. Por lo anterior, las inflorescencias de este tratamiento permanecieron embolsadas sin ninguna manipulación adicional. Finalmente, para el tratamiento de polinización cruzada, realicé recorridos en busca de inflorescencias en fase masculina. Colecté el polen de cada inflorescencia encontrada colocando una caja de Petri por debajo de la misma y sacudiendo la inflorescencia. Mezclé el polen colectado en la caja de Petri y apliqué el polen a los estigmas de las inflorescencias seleccionadas con ayuda de un pincel. Luego cubrí de nuevo la inflorescencia con la bolsa de tul y registré el número de donadores de polen, el cual varió según la disponibilidad diaria de inflorescencias en fase masculina pero en ningún caso fue menor a dos. Al día siguiente, emasculé manualmente las flores masculinas.

El grupo control consistió en inflorescencias no embolsadas (i.e., con acceso a toda fuente de polen disponible). Todas las inflorescencias fueron marcadas nuevamente registrando el tipo de tratamiento y el día de aplicación. Al día siguiente de aplicado el tratamiento retiré las bolsas de las inflorescencias y conté el número de flores femeninas de todas las inflorescencias con ayuda de un contador. Las inflorescencias fueron marcadas una vez más ahora con cinta plástica grabada en relieve atada con hilo de pescar al eje principal de la inflorescencia para colectarlas durante el periodo de fructificación.

En la segunda quincena del mes de agosto del 2000, coseché las infrutescencias desprendiéndolas del tallo con ayuda de unas tijeras y las coloqué en bolsas de papel manteniendo su identidad. Posteriormente en el laboratorio conté el número de frutos de cada infrutescencia. No todas las inflorescencias-

infrutescencias de los tratamientos fueron recuperadas debido a que en la fecha de colecta se habían perdido algunos frutos de las infrutescencias que ya estaban en fase de dispersión. Los faltantes fueron compensados sólo para el grupo control, colectando infrutescencias de otras plantas.

Para estimar la proporción de frutos cuajados, estimé el número inicial de flores femeninas de las infrutescencias mediante el conteo del número de cicatrices de las flores femeninas en la infrutescencia. Dichas cicatrices son persistentes por lo que constituyen un buen estimador del número inicial de flores. Así, calculé el cociente entre el número total de frutos y el número total de flores y obtuve la proporción de flores que llegan a ser frutos lo que constituye un estimador del éxito reproductivo (proporción de frutos cuajados o "fruit-set").

Evalué el efecto de los tratamientos mediante un análisis de varianza (ANOVA), considerando como variable de respuesta la producción total de frutos y la proporción de frutos cuajados, previa transformación angular de los datos para cumplir con el supuesto de normalidad requerido para el análisis (Genstat 5, versión 4.1).

## **Efectos de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador de *B. mexicana***

### **Efecto de la fragmentación sobre la reproducción**

Con los datos de la población de individuos seleccionados en noviembre de 1999, analicé mediante análisis de regresión, si la proporción de individuos (i.e., que porten al menos un tallo reproductivo) o tallos reproductivos disminuye en fragmentos de tamaño pequeño. Los análisis de regresión consideraron como variable explicativa el tamaño del fragmento y como variables de respuesta i) la proporción de individuos reproductivos y ii) la proporción de tallos reproductivos. También construí histogramas de frecuencias relativas del número de tallos reproductivos por individuo y caractericé dicha distribución siguiendo el método descrito anteriormente.

En la época de floración siguiente (marzo del 2000) se me negó el acceso a los fragmentos de Balzapote, Laguna Escondida y Ruíz Cortines, por lo que reemplacé estos fragmentos con otros de características similares (con buen grado de conservación y de tamaño similar).

### **Comunidad de insectos visitantes**

Durante la segunda quincena de marzo y primera de abril del 2000, colecté los insectos que visitaron inflorescencias en fase femenina y masculina de *B. mexicana*. A partir de las 18:30 h y hasta las 21:00 h, recorrí los senderos de los fragmentos en busca de individuos con inflorescencias disponibles (i.e., inflorescencias abiertas), estos individuos fueron seleccionados y marcados siguiendo el mismo procedimiento descrito para la caracterización de la fenología diaria. Cada inflorescencia la cubrí con una bolsa de papel y con ayuda de unas tijeras la corté del tallo. Traté que esta manipulación perturbara lo menos posible a los insectos presentes. Luego, introduje un algodón impregnado con acetato de etilo en la bolsa de papel para provocar la muerte de los insectos y finalmente introduje la bolsa de papel en una bolsa de plástico. Ambas bolsas y el tallo del

que se colectó la inflorescencia fueron rotulados con el número de individuo, la fecha y hora de colecta y la fase sexual de la inflorescencia.

Debido al bajo número de inflorescencias disponibles en un día dado, la selección de las inflorescencias no fue al azar, sino que son el resultado de un muestreo circunstancial que representa la disponibilidad de inflorescencias en un día dado en cada fragmento. En total colecté 72 inflorescencias de las cuales 38 se encontraban en fase femenina y 34 en fase masculina; el número de inflorescencias colectadas en cada fragmento fue variable (Tabla 4).

Tabla 4. Número de inflorescencias de *B. mexicana* en fase femenina y masculina colectadas en cada uno de los fragmentos

| <b>Fragmento</b> | <b>Inflorescencias colectadas</b> |                       |
|------------------|-----------------------------------|-----------------------|
|                  | <b>Fase femenina</b>              | <b>Fase masculina</b> |
| <b>0.3</b>       | 6                                 | 7                     |
| <b>1.5</b>       | 6                                 | 6                     |
| <b>19.4</b>      | 7                                 | 5                     |
| <b>37.4</b>      | 5                                 | 3                     |
| <b>114.6</b>     | 6                                 | 7                     |
| <b>328.4</b>     | 8                                 | 6                     |

Las inflorescencias colectadas fueron trasladadas al laboratorio donde separé los insectos con la ayuda de un pincel. Luego deposité los insectos en un frasco de plástico que contenía un algodón con acetato de etilo para asegurar la preservación de los insectos. Rotulé los frascos con los datos del individuo, la fecha y hora de colecta, y la fase sexual de la inflorescencia.

Luego de separar los insectos de cada inflorescencia, obtuve como medida de tamaño de las inflorescencias el peso fresco y el número de raquillas. También estimé el número total promedio de flores masculinas de las inflorescencias mediante el cociente del peso total de las flores masculinas y el peso promedio de una flor (obtenido a partir de una muestra de 100 flores) por inflorescencia.

Para estimar la abundancia y diversidad de la comunidad de insectos conté el número de insectos y el número de morfoespecies colectadas de cada inflorescencia. Se sabe que el tamaño de las inflorescencias puede influir en el

grado de atracción de insectos (Mustajarvi *et al.* 2001). Para determinar el efecto del tamaño de la inflorescencia de *B. mexicana* sobre la atracción de insectos, realicé un análisis de regresión lineal simple entre la abundancia de insectos y el tamaño de la inflorescencia medido como el número de raquilas. También calculé el índice de diversidad de Shannon (H) y el Índice de equitatividad (J) de la comunidad de insectos, considerando como valor de importancia el número de individuos por morfoespecie (Begon *et al.* 1990, ver Apéndice I).

Para determinar si la fragmentación afecta la abundancia, diversidad y equitatividad de la comunidad de insectos y considerando que la fase sexual de la inflorescencia puede influir potencialmente sobre estos índices, realicé un análisis de covarianza (ANCOVA) (STATISTICA ver. 5.5). Los análisis evaluaron el efecto del área del fragmento y la fase sexual de la inflorescencia sobre cada uno de estos índices. Los datos con los que se realizaron los análisis corresponden a los valores promedio de cada uno de los índices por fragmento.

El análisis de los efectos de la fragmentación sobre la abundancia de los polinizadores es importante para evaluar las consecuencias directas sobre el éxito reproductivo de las plantas. Por lo anterior, realice un ANCOVA para evaluar el efecto de a fragmentación y la fase sexual de la inflorescencia sobre la abundancia de *Phyllotrox* sp. (principal polinizador en diferentes especies de *Bactris* y potencial polinizador de *B. mexicana*).

Por otro lado, para caracterizar el patrón de abundancia de la comunidad de insectos en fase femenina y masculina, construí una gráfica de orden de abundancia ("rank-abundance") . Primero, agrupé los valores de abundancia de insectos agrupados según la fase sexual de la inflorescencia y calculé la abundancia relativa de cada morfoespecie. Luego, jerarquicé las morfoespecies según su abundancia relativa (i.e., de la morfoespecie más abundante hasta la menos abundante). Finalmente, construí la gráfica de orden de abundancia con las morfoespecies jerarquizadas y el logaritmo de la abundancia relativa. Comparé visualmente las curvas obtenidas con los modelos teóricos de abundancia de especies para determinar el mejor ajuste (May 1975, Tokeshi 1993).

Para realizar una estimación de la riqueza máxima de insectos en los fragmentos, empleé un procedimiento estadístico de aleatorización basado en muestreos repetidos sin reemplazo ("Jackknife") (Manly 1997, ver Apéndice II). Por otro lado, para determinar el grado de similitud en la diversidad de especies de insectos en los distintos fragmentos, calculé para ambas fases sexuales de la inflorescencia un índice general ( $C'\lambda$ ) que comparó los valores de similitud entre todos los sitios considerados simultáneamente. Cuando el valor  $C'\lambda$  resultante fuera bajo, calculé el Índice de similitud de Morisita ( $C\lambda$ ) entre pares de sitios para determinar cuáles fragmentos diferían en la comunidad de insectos (ver Apéndice I).

### **Exito reproductivo**

Durante la primera quincena del mes de abril del 2000, recorrí los senderos de los fragmentos buscando a ambos lados, individuos cercanos que portaran inflorescencias que hubieran completado su ciclo floral (i.e., inflorescencias expuestas por más de 48 h que no presentaran flores masculinas). En cada fragmento seleccioné 10 de estas inflorescencias y conté en cada una el número de flores femeninas. Las inflorescencias fueron marcadas siguiendo el mismo procedimiento descrito para la caracterización del sistema de apareamiento.

Luego, durante el periodo de fructificación coseché las infrutescencias para evaluar el efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de individuos de *B. mexicana* presentes en fragmentos de área diferente. El periodo y método de cosecha, así como, el método de estimación de la producción total de frutos y la proporción de frutos cuajados fueron realizados siguiendo el mismo procedimiento descrito en la caracterización del sistema de apareamiento. Los faltantes fueron compensados colectando infrutescencias de otras plantas en cada fragmento.

Con los datos obtenidos realicé un análisis de regresión para probar si existía una relación positiva significativa entre el área del fragmento y la producción de frutos totales o en la proporción de frutos cuajados (STATISTICA ver. 5.5). Realicé una transformación angular de la proporción de frutos cuajados para cumplir con el supuesto de normalidad (Genstat 5, ver. 4.1). Los datos

incluidos en el análisis correspondieron a la producción de frutos y a la proporción promedio de frutos cuajados de las infrutescencias para cada fragmento.

Por otro lado, para determinar el efecto de la abundancia de los polinizadores sobre el éxito reproductivo de *B. mexicana*, realicé un análisis de regresión entre la abundancia promedio de insectos visitantes (variable explicativa) sobre la producción total promedio de frutos y la proporción promedio de frutos cuajados por fragmento (variables de respuesta).

### **Calidad de la progenie**

Para determinar la calidad de los frutos y las semillas, las infrutescencias colectadas en la sección anterior fueron trasladadas al laboratorio, donde desprendí los frutos de las infrutescencias y registré el color de cada uno de los frutos como medida de madurez. También registré si el fruto tenía raspaduras en el epicarpo, lo cual consideré como evidencia de daño por roedores. Luego, lavé los frutos con agua corriente, los coloqué dentro de una bolsa de yute y los friccioné entre sí para desprender el epicarpo y mesocarpo (la dureza característica del endocarpo me impidió removerlo). Pesé y determiné la viabilidad mediante una prueba de flotación de cada una de las semillas (endospermo y endocarpo) manteniendo su identidad y los valores de madurez y daño. Con esta información obtuve la proporción promedio de frutos maduros y de frutos dañados, el peso promedio de las semillas y la proporción promedio de semillas viables por fragmento.

Para determinar si existían diferencias en la fenología de maduración y la intensidad de daño de los frutos en los fragmentos, realicé dos análisis de regresión lineal que consideraron como variable explicativa el tamaño del fragmento y como variable de respuesta i) la proporción promedio de frutos en la categoría de máxima madurez y ii) la proporción promedio de frutos dañados. También probé si existían diferencias en la calidad de la progenie producida en los distintos fragmentos. Para ello evalué a través de análisis de regresión lineal el efecto del tamaño del fragmento sobre el peso promedio de las semillas y la proporción promedio de semillas viables. Por otro lado, a través de una correlación

entre el número de frutos por inflorescencia y el peso promedio de los frutos determiné si existe un compromiso entre ambos componentes del esfuerzo reproductivo.

## RESULTADOS

### Caracterización del crecimiento de *B. mexicana* y el efecto del tamaño sobre la reproducción

#### Caracterización de la estructura de tamaños en la población

Los valores reportados representan la mediana de las variables a menos que se indique lo contrario. Los individuos estudiados ( $n = 125$ ) presentaron 3 tallos con un ámbito de variación de 1 a 19 tallos ( $CV = 75\%$ ) y 240 cm. de altura máxima por individuo ( $CV = 50\%$ ). La distribución de estas variables fue contagiosa, como muestran la ausencia de diferencias significativas en los ajustes de la distribución del número de tallos y la altura máxima a un modelo binomial negativo ( $\chi^2 = 0.99$ , 4 g. l.,  $P = 0.91$ ; Fig. 3A) y lognormal ( $\chi^2 = 13.14$ , 8 g. l.  $P = 0.10$ ; Fig. 3B) respectivamente.

Los tallos tuvieron 148 cm. de altura ( $n = 458$ ,  $CV = 75\%$ ) y 5 hojas ( $n = 270$ ,  $CV = 35\%$ ). Al igual que lo observado en las variables de tamaño por individuo, la distribución de las variables de tamaño de los tallos fue contagiosa. La distribución de la altura de los tallos y el número de hojas ajustó a un modelo binomial negativo ( $\chi^2 = 5.95$ , 6 g. l.,  $P = 0.42$ , Fig. 4A y  $\chi^2 = 0.03$ , 2 g. l.,  $P = 0.98$  Fig. 4B, respectivamente).

Las distribuciones muestran que los eventos más frecuentes fueron que las plantas tuvieran tres tallos con una altura máxima de 243 cm., y que los tallos tuvieran una altura de 60 cm. y 6 hojas (Figs. 3 y 4).

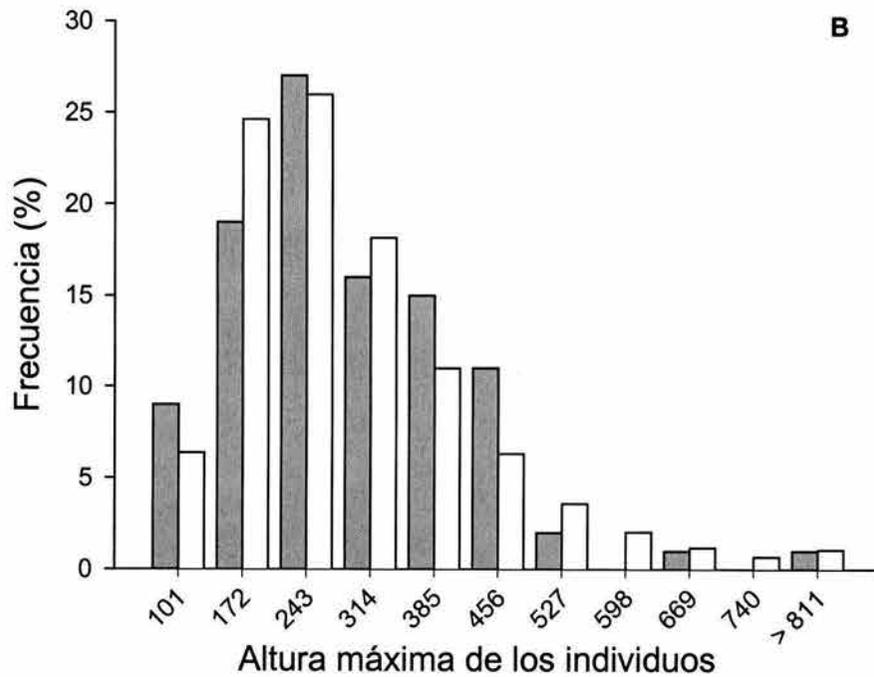
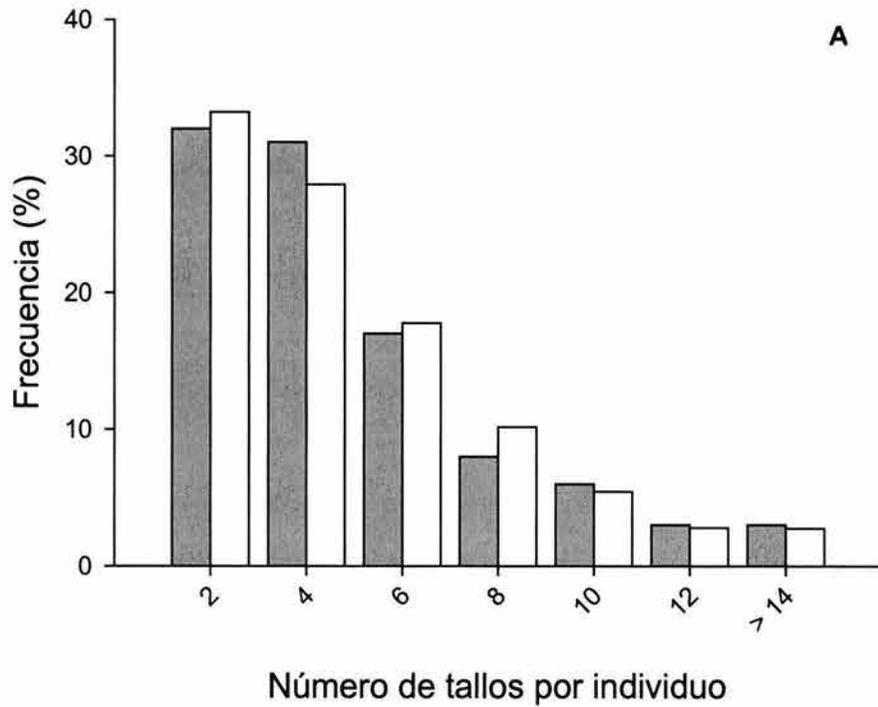


Figura 3. Distribución de frecuencias relativas del número de tallos (A) y altura máxima (B) de los individuos de *B. mexicana*. Las barras grises representan la frecuencia relativa observada por categoría y las barras blancas las frecuencias esperadas por un modelo binomial negativo (A) y lognormal (B).

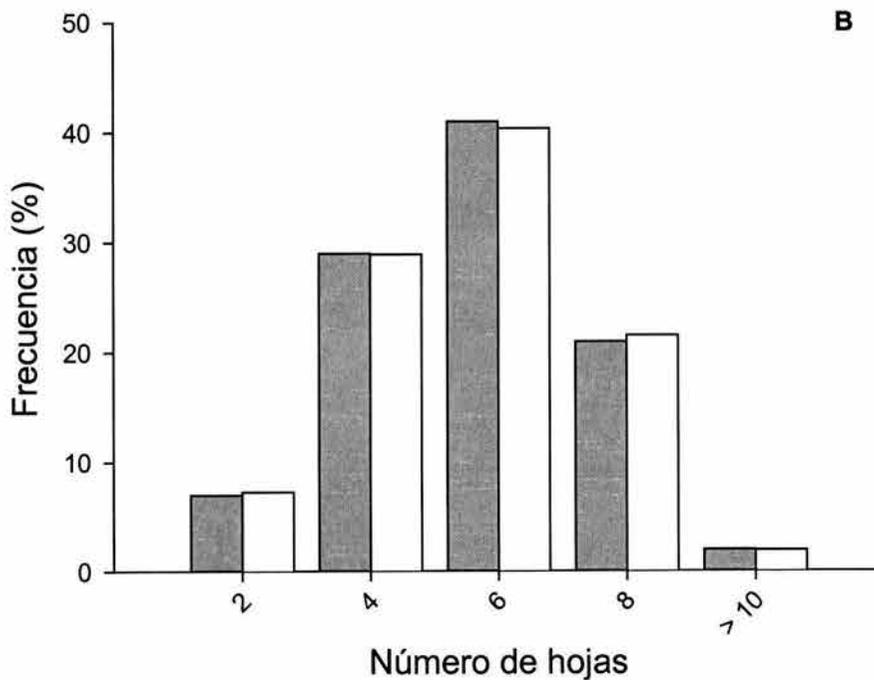
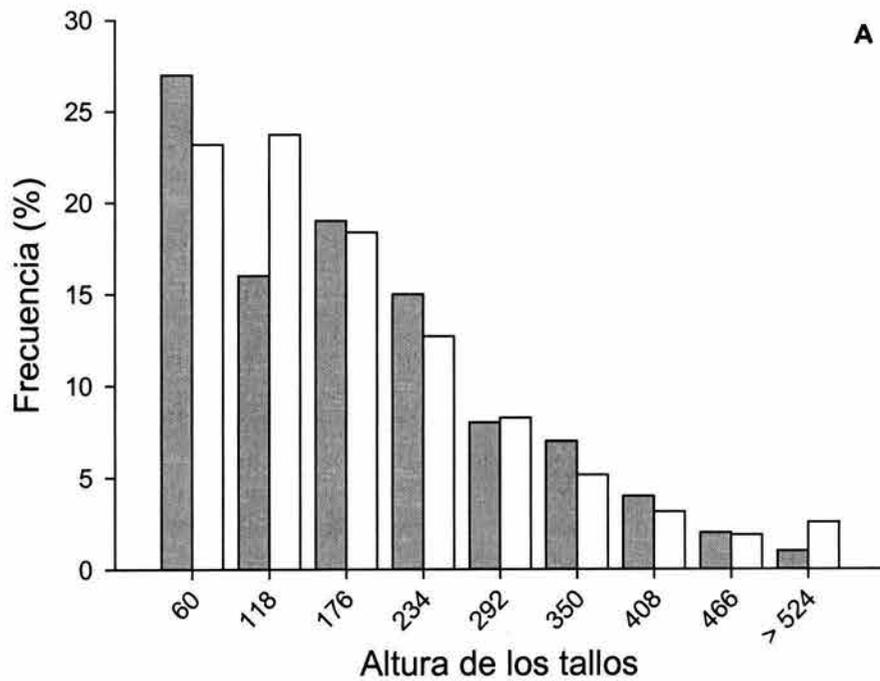


Figura 4. Distribución de frecuencias relativas de la altura de los tallos (A) y el número de hojas por tallo (B) de *B. mexicana*. Las barras grises representan la frecuencia relativa observada y las barras blancas las frecuencias esperadas por un modelo binomial negativo.

### Caracterización del crecimiento

La relación entre el número de ramas y la altura del tallo principal ajustó significativamente a un modelo lineal ( $F = 47.82$ ,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 0.28$ ; Fig. 5). Este resultado muestra que las plantas tienen una tasa de producción de ramas constante por unidad de incremento de altura del tallo principal, al menos en el intervalo 80-600 cm. de altura. Además el ajuste muestra que las plantas producen su primer tallo adicional en promedio cuando alcanzan 300 cm. de altura. A diferencia de esta tendencia lineal, la relación entre el tamaño total del individuo y la altura del tallo principal fue explicada por un modelo exponencial ( $y = 9.49 - 5.93 \cdot 0.998^x$ ;  $F = 225.81$ ,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 0.79$ ; Tabla 5; Fig. 6).

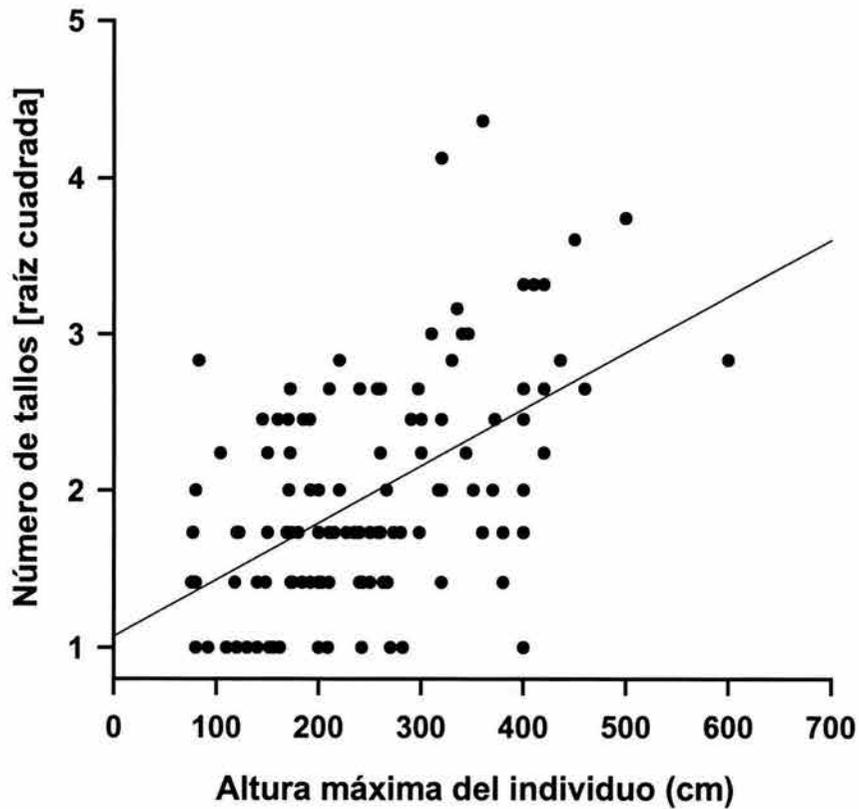


Figura 5. Relación lineal entre la altura máxima del individuo y el número de tallos de *B. mexicana*.

Tabla 5. Análisis de regresión no lineal entre la altura máxima y la longitud total de los individuos de *B. mexicana*. El modelo ajustó a una función exponencial de crecimiento:

$$\text{Altura total} = a + b * r^{\text{altura tallo principal}}$$

| Parámetros | Coefficientes estimados | EE      | t <sub>(118)</sub> | P        |
|------------|-------------------------|---------|--------------------|----------|
| <b>a</b>   | 9.49                    | 1.18    | 8.04               | < 0.0001 |
| <b>b</b>   | -5.93                   | 0.981   | 2.15               | 0.0170   |
| <b>r</b>   | 0.998                   | 0.00077 | 1292.75            | < 0.0001 |

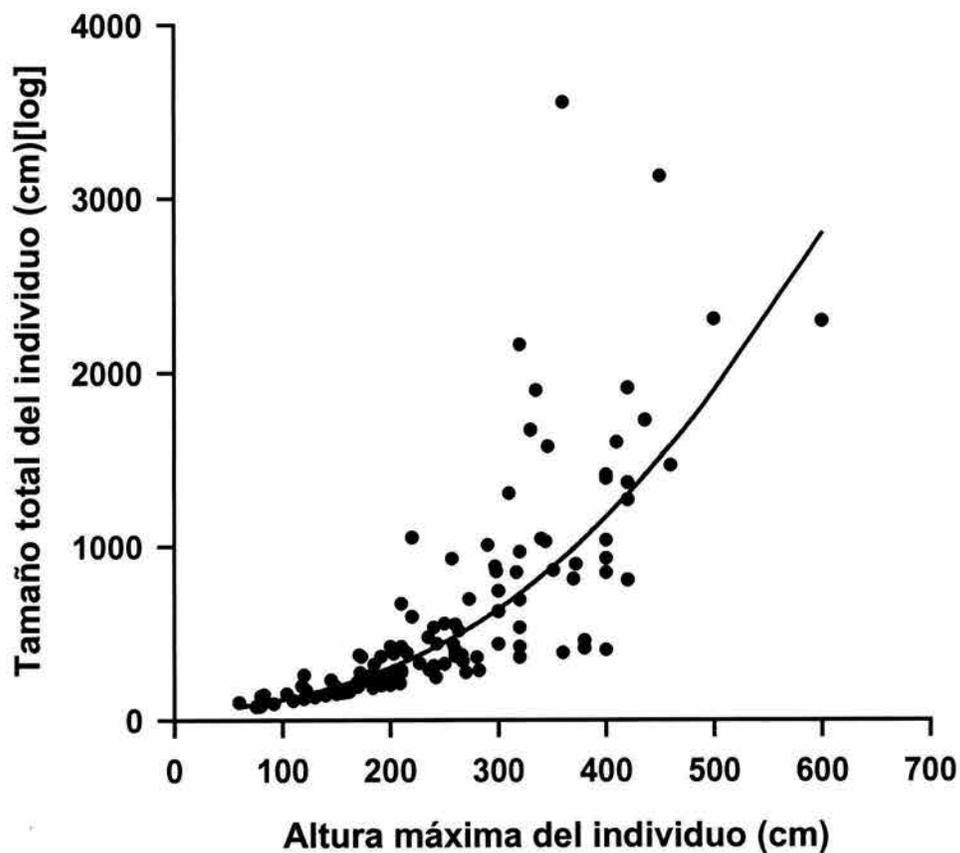


Figura 6. Relación no lineal entre la altura máxima y el tamaño total de individuo de *B. mexicana*.

### Efecto del tamaño sobre la reproducción

El modelo GLM mostró que la probabilidad de que los individuos sean reproductivos depende del número de tallos por individuo. En este modelo la altura máxima del individuo ( $H_{\max}$ ) y la interacción entre ésta y el número de tallos ( $H_{\max}$ \*tamaño) no tuvieron ningún efecto (Tabla 6). Por otro lado, la probabilidad de que un tallo sea reproductivo es afectada significativamente por la altura, el número de hojas del tallo y la interacción entre ambas variables (Tabla 7). Estos resultados muestran que los individuos reproductivos tuvieron más tallos y a su vez, que los tallos reproductivos fueron más altos y tuvieron más hojas que los no reproductivos.

Tabla 6. Análisis lineal generalizado que incluyó como variable de respuesta la condición reproductiva de un individuo (variable categórica binaria; reproductivo = 0 y no reproductivo = 1) y como variables explicativas el número de tallos por individuo, la altura máxima del individuo y la interacción entre estas variables.

| <i><b>Términos del modelo</b></i>                                 | <i><b>Devianza</b></i> | <i><b>g. l.</b></i> | <i><b>Cambio en la devianza</b></i> | <i><b>Cambio en g. l.</b></i> | <i><b>P</b></i> |
|---|------------------------|---------------------|-------------------------------------|-------------------------------|-----------------|
| <b>Constante</b>  | 167.41                 | 124                 |                                     |                               |                 |
| <b>Tamaño</b>   | 146.40                 | 123                 | 21.049                              | 1                             | < 0.001         |
| <b>Tamaño + <math>H_{\max}</math></b>                             | 146.01                 | 121                 | 0.074                               | 1                             | 0.785           |
| <b>Tamaño+<math>H_{\max}</math>+ <math>H_{\max}</math>*tamaño</b> | 144.94                 | 120                 | 0.776                               | 1                             | 0.378           |

Tabla 7. Análisis lineal generalizado que incluyó como variable de respuesta la condición reproductiva de un tallo (variable categórica binaria; reproductivo = 0 y no reproductivo = 1) y como variables explicativas la altura, el número de hojas y la interacción entre estas variables.

| <i><b>Términos del modelo</b></i> | <i><b>Devianza</b></i> | <i><b>g. l.</b></i> | <i><b>Cambio en la devianza</b></i> | <i><b>Cambio en g. l.</b></i> | <i><b>P</b></i> |
|-----------------------------------|------------------------|---------------------|-------------------------------------|-------------------------------|-----------------|
| <b>Constante</b>                  | 545.65                 | 448                 |                                     |                               |                 |
| <b>Altura</b>                     | 473.33                 | 447                 | 72.32                               | 1                             | < 0.001         |
| <b>Altura+hojas</b>               | 457.50                 | 446                 | 15.82                               | 1                             | < 0.001         |
| <b>Altura+hojas+altura*hojas</b>  | 447.98                 | 445                 | 9.53                                | 1                             | 0.002           |

## Caracterización de la biología reproductiva de *B. mexicana*

### Fenología diaria

La floración de las palmas se inició al atardecer con la apertura de la bráctea y la exposición de los estigmas receptivos de las flores femeninas. Previo a la apertura de la bráctea las inflorescencias aumentan su temperatura y durante la anthesis emiten un aroma característico (*obs. pers.*). El análisis de sobrevivencia mostró que las brácteas comenzaron a abrir lentamente durante la primera hora (17 h). Luego, la floración se aceleró hasta una hora y media  $\pm$  11 min. ( $\bar{x} \pm EE$ ) (18:30 h) posterior al inicio, momento en el cual más del 80% de las plantas habían florecido. La floración en fase femenina se completó a las tres horas de haber iniciado los censos (20 h) (Fig. 7 y 10).

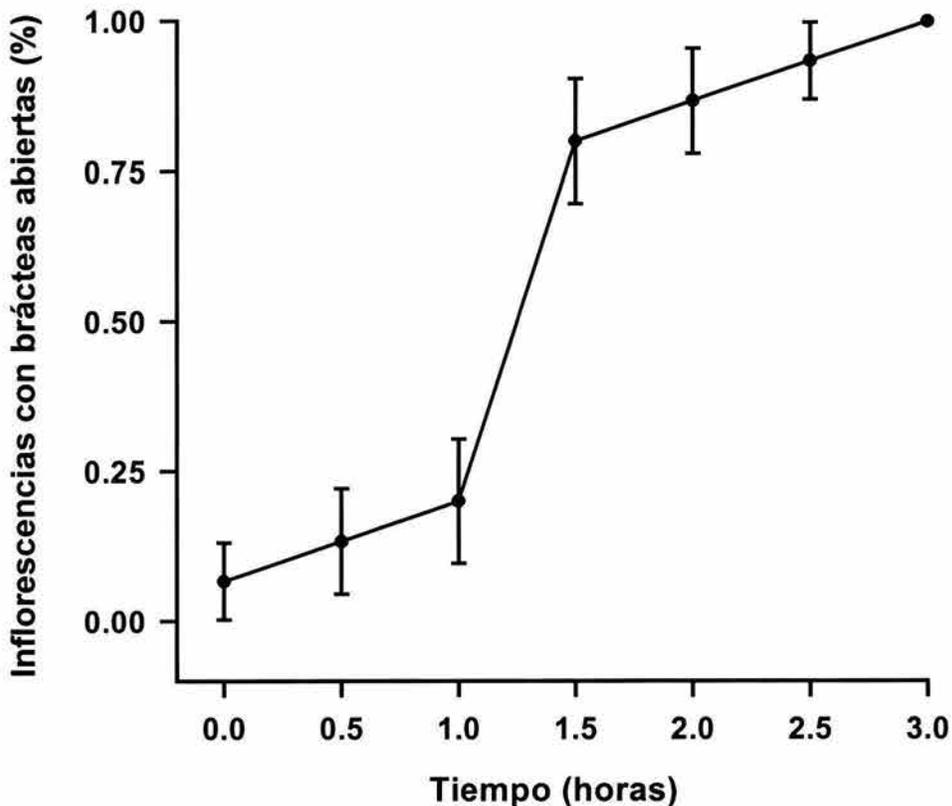


Figura 7. Secuencia temporal de apertura de la bráctea en inflorescencias de *B. mexicana*. Los puntos representan la proporción promedio de brácteas abiertas en cada censo y las barras el error estándar.

Al analizar el número total de flores con estigmas receptivos por inflorescencia en cada censo, encontré que la receptividad promedio de los estigmas es de 13 horas  $\pm$  13 min. (8:00 h). Los estigmas permanecen receptivos hasta por 8 horas (3:00 h); después la proporción de estigmas receptivos decrece hasta ser nula a las 14 horas y media de haber iniciado el censo (9:30 h) (Fig. 8 y 10). A partir de este momento transcurrieron aproximadamente 8 horas hasta el inicio de la fase masculina de la floración.

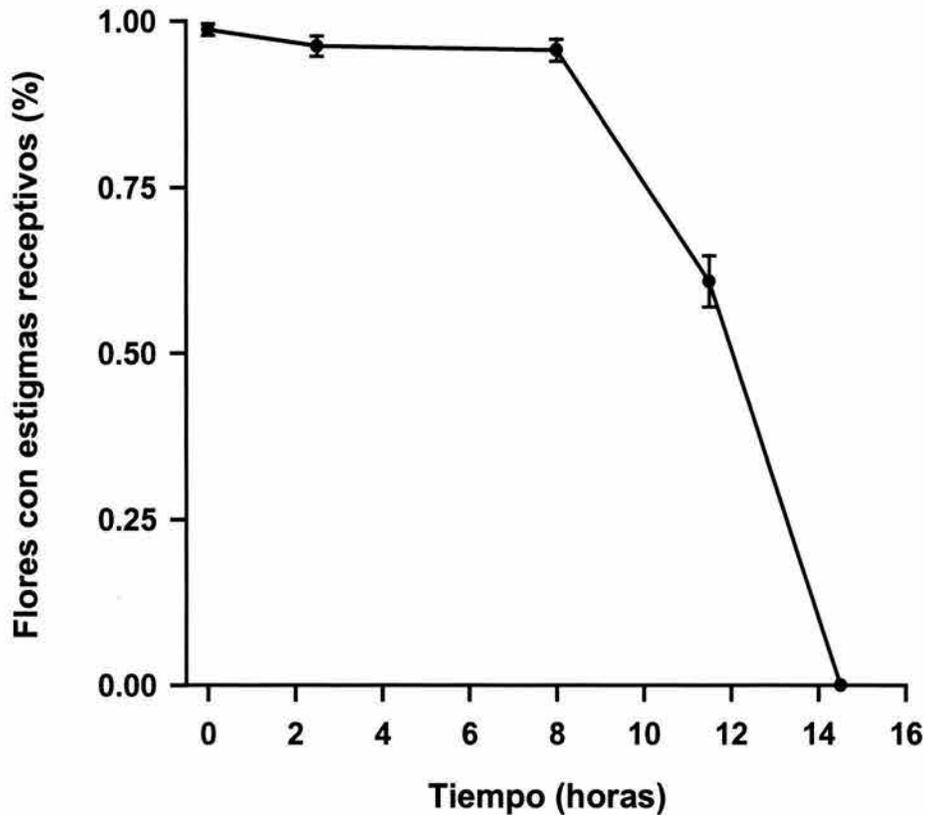


Figura 8. Secuencia temporal de receptividad de estigmas en inflorescencias de *B. mexicana*. Los puntos representan la proporción promedio de estigmas receptivos en cada censo y las barras el error estándar.

Durante la antesis masculina, también hay un aumento en la temperatura y emisión de aroma de las inflorescencias (*obs. pers.*). Al analizar la proporción de flores masculinas abiertas en una inflorescencias en cada censo, encontré que

esta proporción se incrementa lentamente hasta las dos horas (17:30 h). A las tres horas  $\pm$  2 min. (6:30 h) de iniciado el censo la mayoría de las flores masculinas se encuentran en antesis (Fig. 9 y 10). Las flores masculinas exponen el polen durante un lapso de tiempo relativamente breve y luego se desprenden de la inflorescencia (*obs. pers.*). El análisis del modelo lineal generalizado para medidas repetidas (GEE) mostró que la viabilidad de polen se mantiene prácticamente constante a través del tiempo ( $F = 3.69$ ;  $P = 0.0590$ ;  $r^2 = 0.052$ ). La viabilidad promedio del polen durante las 12 horas de muestreo fue del 84%.

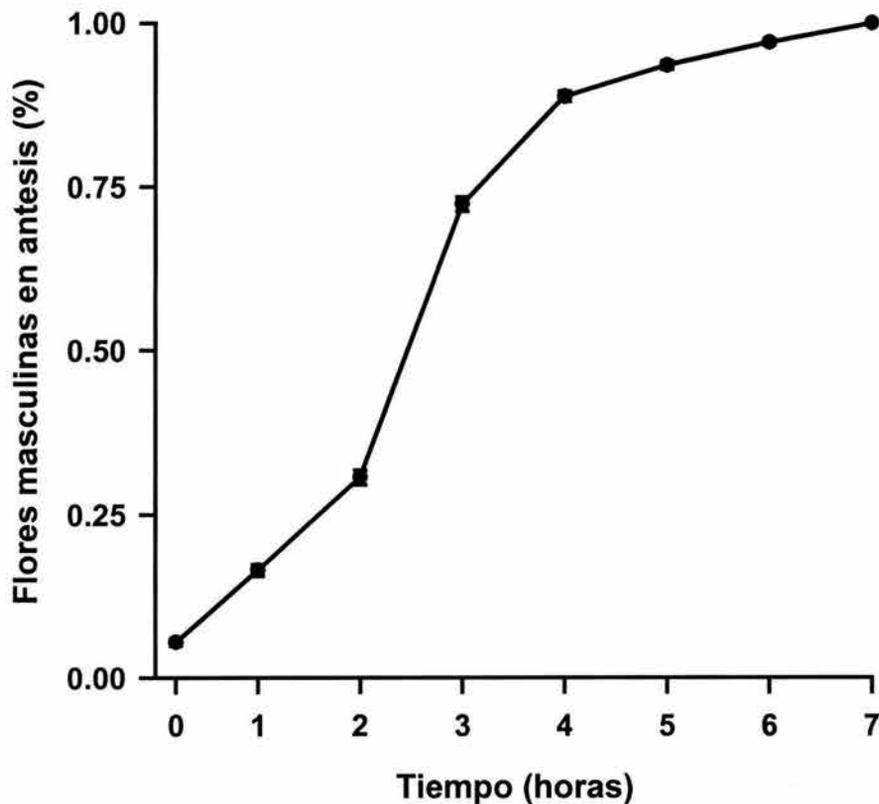


Figura 9. Secuencia temporal de apertura de las flores masculinas en inflorescencias de *B. mexicana*. Los puntos representan la proporción promedio de flores masculinas abiertas y las barras el error estándar.

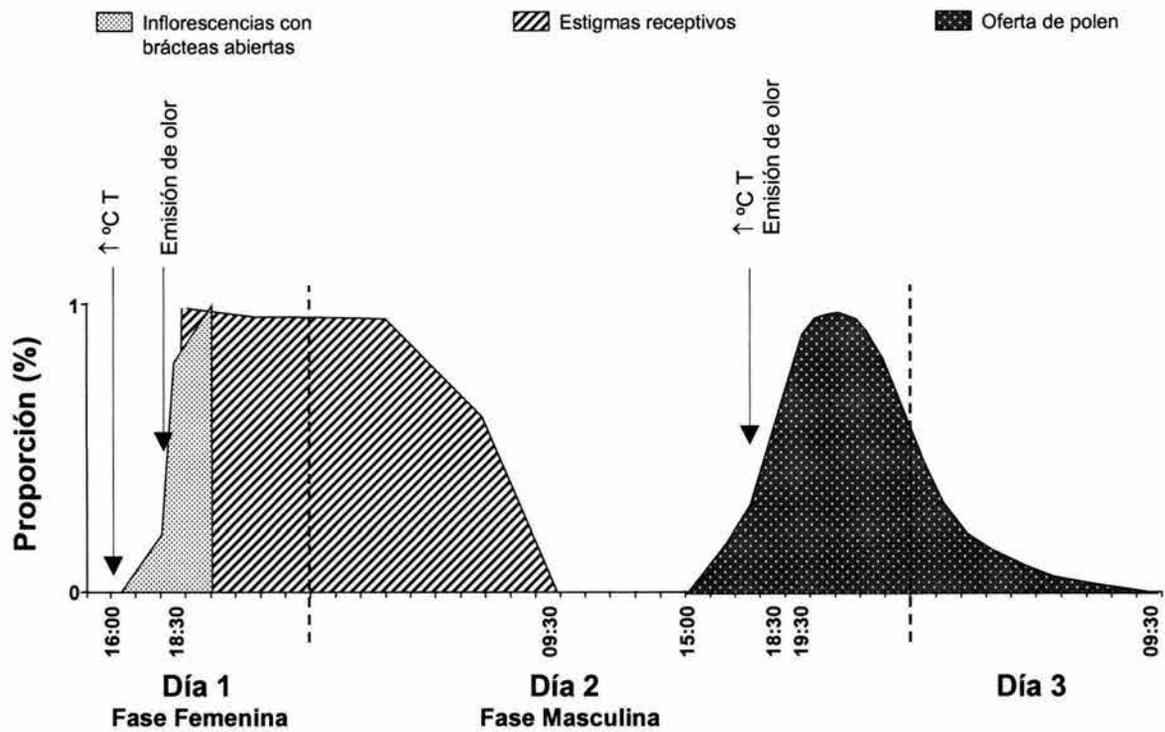


Figura 10. Esquema de la secuencia temporal de las fases sexuales de la inflorescencia de *B. mexicana*.

## Fenología estacional

Durante los censos, observé la floración de 41 individuos, equivalente al 72% de las plantas seleccionadas de la población. Los individuos florecieron a los  $37 \pm 4$  días de iniciado el censo (Fig. 11).

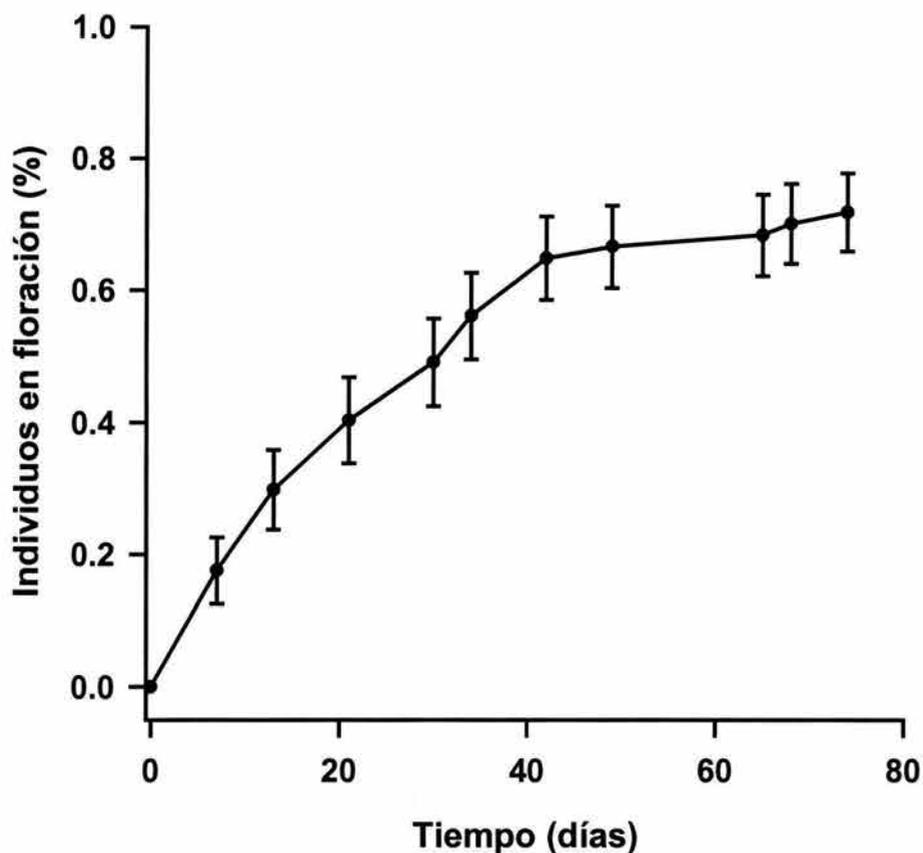


Figura 11. Secuencia temporal de la floración en individuos de *B. mexicana*. Los puntos representan la proporción de individuos con al menos una inflorescencia abierta y las barras el error estándar.

Los individuos que florecieron presentaron 2 inflorescencias por individuo con un ámbito de variación de 1 a 7 (CV = 64%). En total, censé 96 inflorescencias de las cuales el 93% florecieron. El cambio en la proporción de inflorescencias abiertas en la población (Fig. 12) fue aproximadamente del 20% durante las primeras dos semanas, después el cambio fue menor (aproximadamente del 10%) entre la tercera y doceava semana. El tiempo promedio de floración fue de  $31 \pm 2$

días. Al final del censo, esto es a los 74 días, permanecieron cerradas 7 inflorescencias.

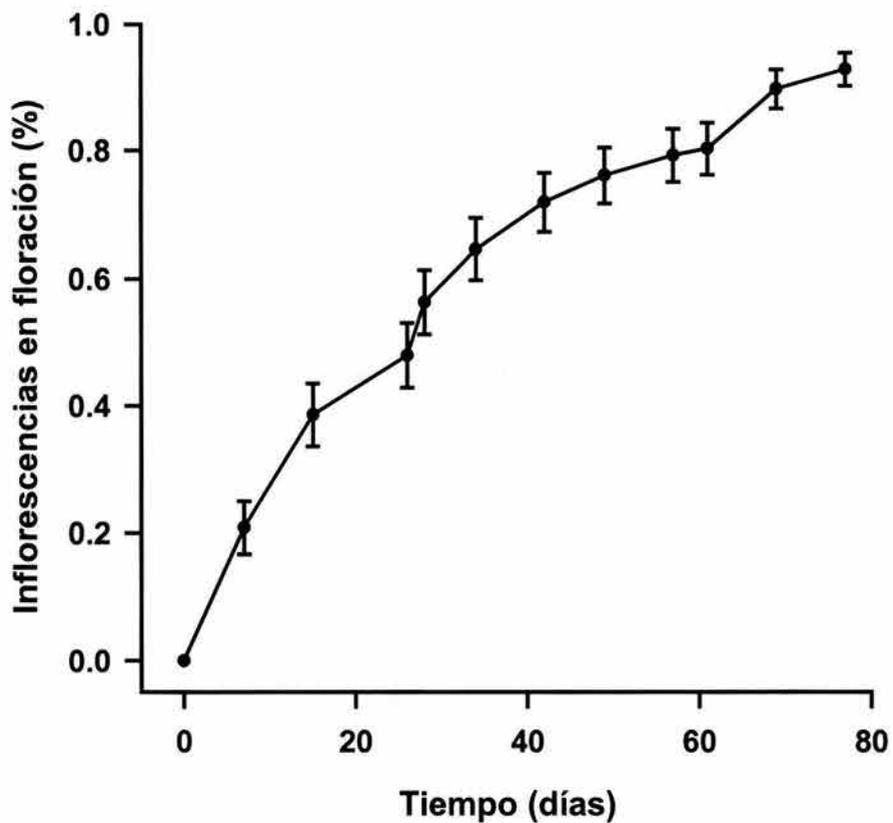


Figura 12. Secuencia temporal de floración en *B. mexicana*. Los puntos representan la proporción promedio de inflorescencias abiertas y las barras el error estándar.

### Sistema de apareamiento

Los resultados de los tratamientos aplicados a las inflorescencias fueron contundentes. Las inflorescencias de los tratamientos de apomixis y autopolinización no produjeron frutos. Las flores femeninas de estas inflorescencias abortaron solo unos días después de la aplicación de los tratamientos. El análisis de varianza se realizó comparando el tratamiento de polinización cruzada contra el testigo (STATISTICA ver. 5.5). Los resultados muestran que no hubo diferencias entre tratamientos en la proporción de frutos cuajados ( $F = 1.57$ ;  $P = 0.2362$ ) ni en la producción total de frutos ( $F = 2.60$ ;  $P = 0.1351$ ) (Fig. 13).

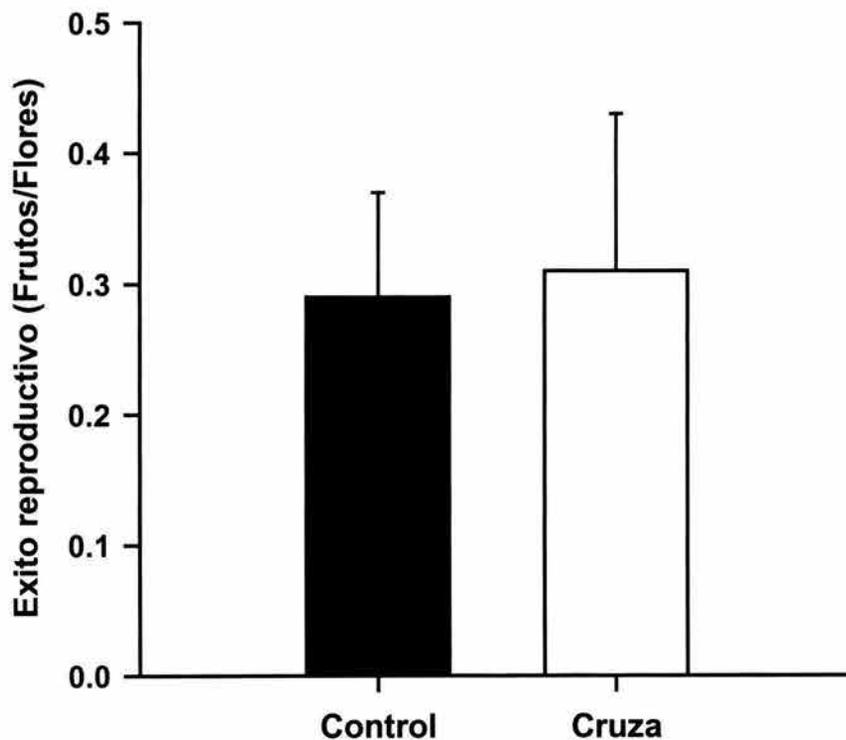


Figura 13. Valores de la proporción de frutos cuajados promedio por individuo obtenidos en el grupo control y el tratamiento de polinización cruzada en *B. mexicana*.

## Efectos de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador de *B. mexicana*

### Efecto de la fragmentación sobre la reproducción

El 60% de los individuos ( $n = 125$ ) de la población seleccionada durante 1999 florecieron; mientras que tan sólo el 25% de los tallos ( $n = 544$ ) lo hicieron. En los individuos reproductivos ( $n = 76$ ) florece solo un tallo (valor de mediana), lo que representa el 33% de los tallos de un individuo en la mayoría de los casos. La distribución de frecuencias relativas del número de tallos en floración en un individuo reproductivo fue asimétrica como lo indica la ausencia de diferencias significativas en el ajuste a un modelo binomial negativo ( $\chi^2 = 2.85$ , 3 g. l.,  $P = 0.41$ ). El evento más frecuente (57%) fue que en un individuo se presentara solo un tallo reproductivo (Fig. 14).

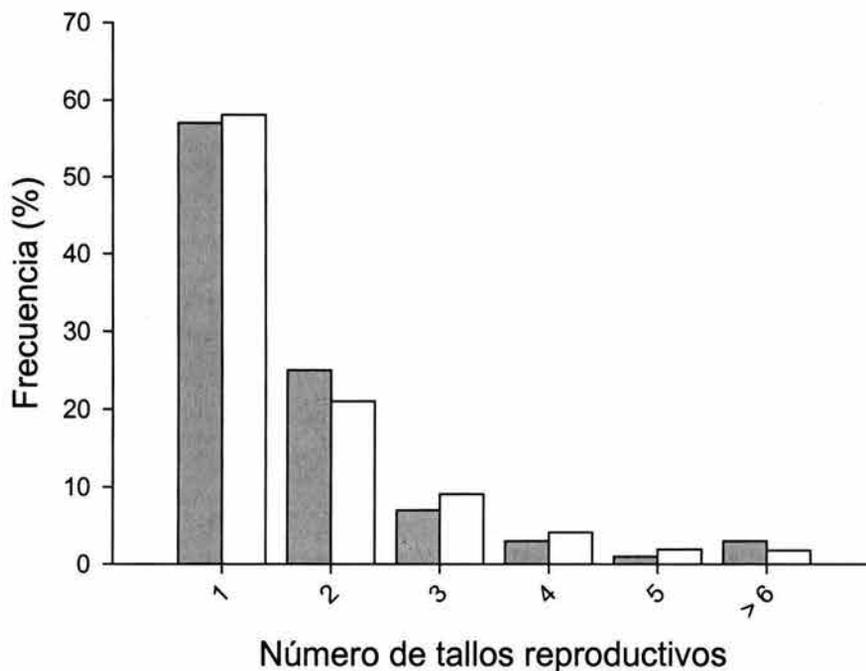


Figura 14. Distribución de frecuencias observadas y esperadas del número de tallos reproductivos por individuo en *B. mexicana*. Las frecuencias esperadas se obtuvieron mediante el ajuste de un modelo binomial negativo

### Comunidad de insectos visitantes

Mediante los conteos del número de flores femeninas ( $n = 59$ ) y masculinas ( $n = 16$ ) en distintas inflorescencias encontré que una inflorescencia porta  $179.84 \pm 11.49$  flores femeninas ( $\bar{x} \pm EE$ ) y  $3989 \pm 384.74$  flores masculinas. Así, la proporción sexual en las inflorescencias de *B. mexicana* es de 1:22 flores femeninas respecto a las masculinas. El peso de las inflorescencias fue  $56.95 \pm 2.36$  g. ( $n = 66$ ) y el número de raquillas por inflorescencia ( $n = 67$ ) fue de  $23.38 \pm 0.42$ . El número de raquillas fue menos variable que el peso fresco (CV = 15% y 37% respectivamente).

En las inflorescencias ( $n = 72$ ) colecté  $116.76 \pm 165.05$  insectos ( $\bar{x} \pm SD$ ). La abundancia de insectos por inflorescencia fue muy variable (CV = 142%). Esta variación no fue explicada por el tamaño de la inflorescencia ( $F = 0.06$ ;  $P = 0.80$ ). En total distinguí, 25 morfoespecies diferentes pertenecientes a los siguientes grupos: Curculionidae (2), Brentidae (1), Staphylinidae (4), Melolonthidae (1), Nitidulidae (4) (ver Apéndice III).

La abundancia de insectos no fue afectada por el área del fragmento pero sí por la fase sexual de la inflorescencia (ANCOVA;  $F = 0.65$ ,  $P = 0.43$ ). Por lo anterior simplifiqué el modelo eliminando el término no significativo (i.e., tamaño del fragmento). Los resultados de éste análisis mostraron que la abundancia de insectos es mayor en la fase femenina de las inflorescencias (ANOVA  $F = 5.25$ ,  $P < 0.04$ ; Fig. 15). Para *Phyllotrox* sp. la tendencia fue la misma; la fase sexual de las inflorescencias tuvo un efecto significativo sobre la abundancia de los polinizadores (ANOVA  $F = 11.85$ ,  $P = 0.006$ ) mientras que el efecto del área del fragmento no fue significativo (ANCOVA  $F = 0.02$ ,  $P = 0.87$ ).

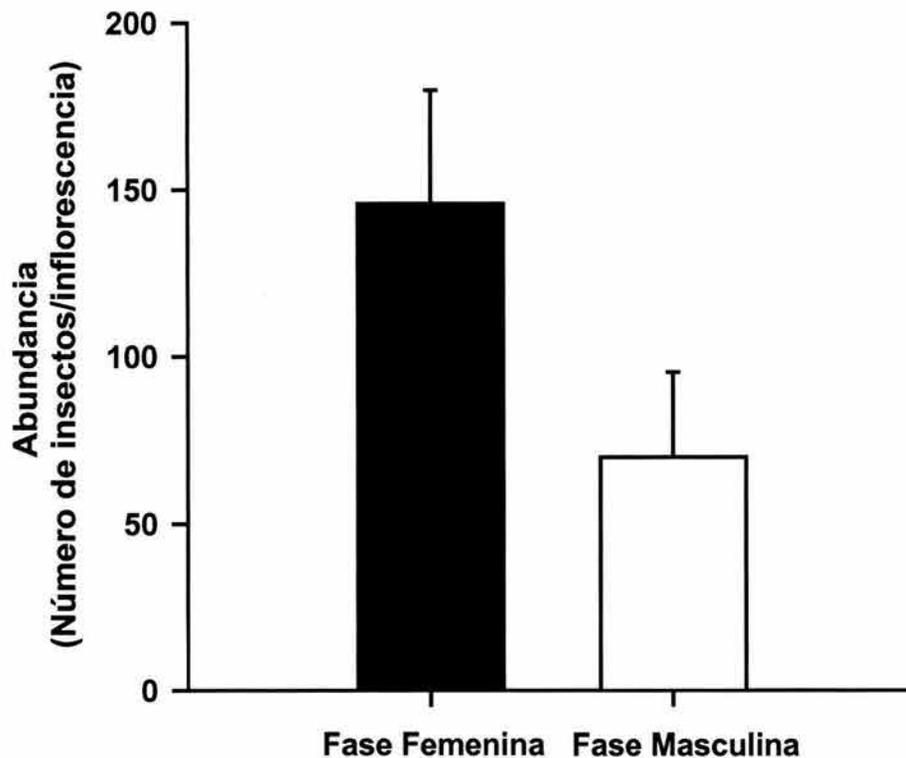


Figura 15. Abundancia de insectos colectados en inflorescencias en fase femenina y masculina de *B. mexicana*.

Por otro lado, encontré que la variación en la diversidad de visitantes fue explicada por una función cuadrática del área del fragmento y por la fase sexual de las inflorescencias (ANCOVA  $F = 17.82$ ,  $P < 0.0007$ ,  $r^2 = 0.86$ ; Fig. 16). Esta relación indica que los valores más altos de diversidad se encuentran en los fragmentos pequeños y en los grandes, mientras que los fragmentos de tamaño intermedio presentan menor diversidad. Por cuanto a la fase sexual, la diversidad fue mayor en la fase masculina que en la femenina.

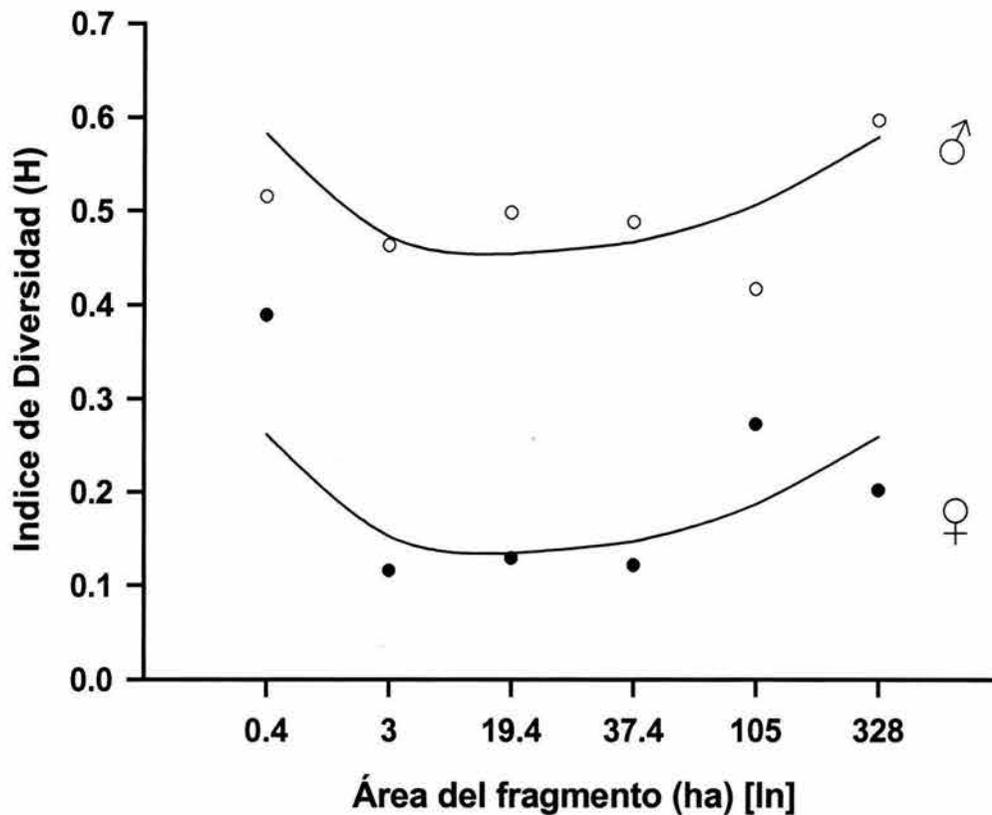


Figura 16. Efecto del tamaño del fragmento y la fase sexual de la inflorescencia sobre la diversidad de insectos colectados en inflorescencias de *B. mexicana*

El área del fragmento no afectó la equitatividad de la comunidad de insectos (ANCOVA  $F = 0.12$ ,  $P = 0.72$ ) por lo que fue excluida del modelo. La fase sexual, por el contrario, tuvo un efecto altamente significativo sobre este índice (ANOVA;  $F = 35.18$ ,  $P < 0.0001$ ). Las comunidades fueron más equitativas en la fase masculina de la inflorescencia, una tendencia opuesta al patrón observado en el caso de la abundancia (Fig. 17).

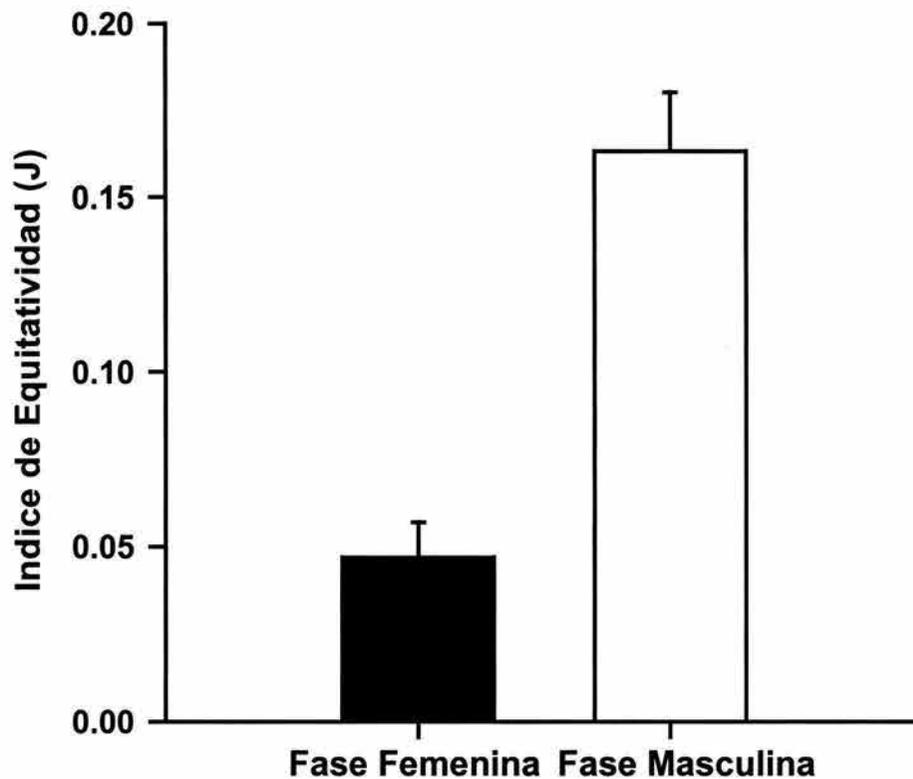


Figura 17. Equitatividad de la comunidad de insectos colectados en inflorescencias en fase femenina y masculina de *B. mexicana*.

El patrón de abundancia de especies en ambas fases se ajustó a un modelo logarítmico. El orden jerárquico de las morfoespecies con base en la abundancia relativa fue diferente en cada fase sexual. La especie más abundante fue *Phyllotrox* sp. (Curculionidae) seguida por *Aleocharinae* sp. (Staphylinidae). *Phyllotrox* sp. aportó el 87 y 54% de la abundancia en las inflorescencias en fase femenina y masculina respectivamente y *Aleocharinae* sp. el 9 y el 28% (Fig. 18).

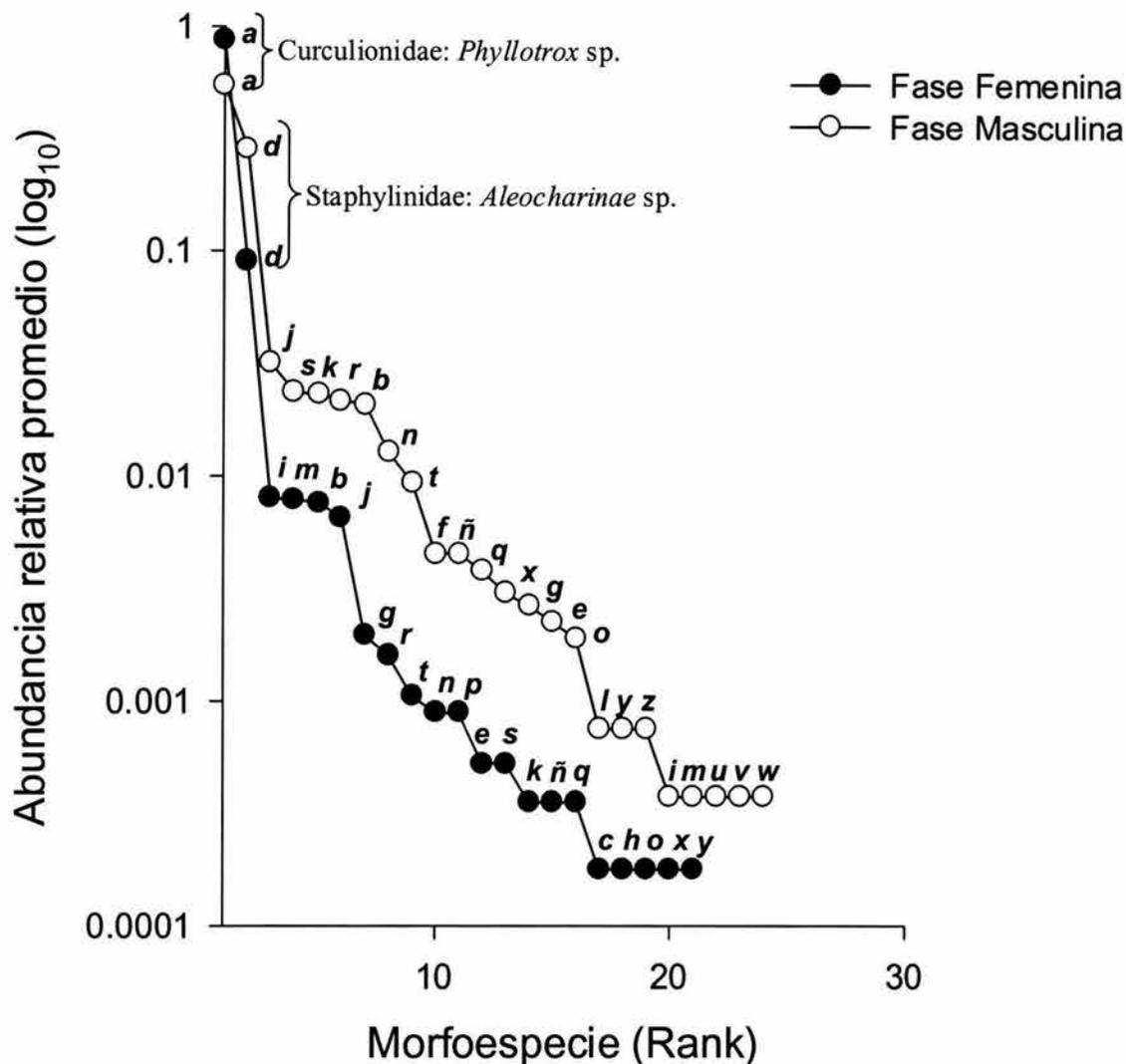


Figura 18. Abundancia relativa de las morfoespecies de insectos colectados en inflorescencias en fase femenina y masculina de *B. mexicana*. Las letras representan las morfoespecies.

La similitud de las comunidades de insectos que visitaron las inflorescencias en los distintos fragmentos fue de  $0.9 C'\lambda$  en fase femenina y de  $0.63 C'\lambda$  en fase masculina, mientras que la diversidad  $\beta$  fue de 0.1 y 0.37 respectivamente. Los índices de similitud en la fase masculina entre pares de fragmentos variaron entre 0.99 y 0.59. Los valores más bajos de similitud ( $\lambda$ ) correspondieron a las comparaciones entre los fragmentos de 0.3, 3.02, 114.6 y 326 ha. (Tabla 8).

Tabla 8. Matriz de índices de similitud ( $\lambda$ ) entre todos los pares de fragmentos.

| $\lambda$ | Fragmento (ha) |      |      |      |       |
|-----------|----------------|------|------|------|-------|
| Fragmento | 0.4            | 3.0  | 19.4 | 37.4 | 105.0 |
| 3.0       | 0.90           |      |      |      |       |
| 19.4      | 0.99           | 0.90 |      |      |       |
| 37.4      | 0.98           | 0.81 | 0.99 |      |       |
| 105.0     | 0.78           | 0.59 | 0.84 | 0.90 |       |
| 328.4     | 0.88           | 0.75 | 0.93 | 0.93 | 0.81  |

El análisis de Jackknife indicó que la riqueza máxima promedio de insectos que se podría encontrar en inflorescencias de *B. mexicana* presentes en fragmentos de selva de entre 0.3-300 ha. es de  $30 \pm 1.29$  especies ( $\bar{x} \pm EE$ ); esta riqueza de especies es cercana al número de especies colectadas en este estudio (27 especies diferentes en total).

### Éxito reproductivo

En relación con el éxito reproductivo de las plantas encontré que ni la proporción de frutos cuajados ( $F = 0.51$ ,  $P = 0.51$ ,  $r^2 = 0.11$ ; Figura 19) ni la producción total de frutos ( $F = 0.14$ ,  $P = 0.72$ ,  $r^2 = 0.14$ ) fue afectada por el área del fragmento. Los análisis de regresión entre i) proporción de frutos cuajados y ii) producción de frutos vs. la abundancia de insectos mostraron que ninguna de las variables fueron afectadas por la abundancia de insectos ( $F = 2.64$ ,  $P = 0.17$ ,  $r^2 = 0.39$  y  $F = 0.19$ ,  $P = 0.67$ ,  $r^2 = 0.04$  respectivamente). Las infrutescencias ( $n = 58$ ) producen 85 frutos (mediana) (CV = 66%) lo cual representa una proporción frutos cuajados de 0.49 (CV = 53%) (mediana).

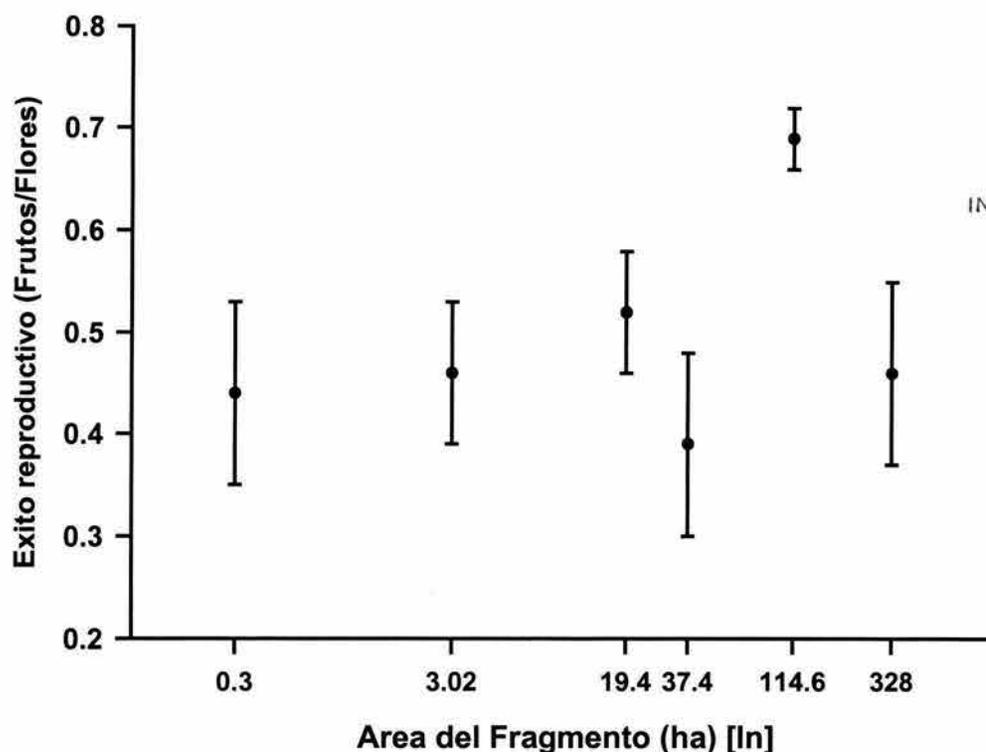


Figura 19. Relación entre la proporción promedio de frutos cuajados y el tamaño del fragmento en individuos de *B. mexicana*.

### Calidad de la progenie

Los frutos ( $n = 5039$ ) de *B. mexicana* pesaron 0.55 g. (mediana; CV = 1.4%). En una infrutescencia ( $n = 58$ ) el 92% de los frutos estuvieron catalogados dentro de la categoría de máxima madurez y el 99% fue viable.

El tamaño del fragmento no afectó el patrón de maduración ( $F = 1.01$ ,  $P = 0.37$ ,  $r^2 = 0.20$ ) o de depredación de frutos ( $F = 0.64$ ,  $P = 0.46$ ,  $r^2 = 0.13$ ). Tampoco afectó el peso ( $F = 4.97$ ;  $P = 0.08$ ;  $r^2 = 0.55$ ) ni la viabilidad de las semillas ( $F = 2.77$ ;  $P = 0.17$ ;  $r^2 = 0.40$ ). Por otro lado, no encontré evidencias de un compromiso entre el número de frutos por infrutescencia y el peso promedio de los frutos como lo muestra la correlación no significativa entre ambos componentes de la reproducción ( $r = -0.03$ ;  $P = 0.81$ ).

## DISCUSION

### **Caracterización del crecimiento de *B. mexicana* y el efecto del tamaño sobre la reproducción**

*Bactris mexicana* es una palma arbustiva, con hábito de crecimiento colonial y, por su altura, restringida al sotobosque de la selva. Su hábito de crecimiento coincide con el Modelo de Tomlinson descrito dentro de la clasificación de formas de vida propuestas por Hallé y Oldeman (1970). El hábito colonial se refiere a un tipo de crecimiento donde los tallos crecen inicialmente horizontales y subterráneos (plagiotrópico) y luego erectos (ortotrópico) a una corta distancia del tallo parental.

En *B. mexicana* conforme el tallo principal de un individuo aumenta en altura, este produce nuevas ramas. La relación lineal entre número de ramas y altura del tallo principal solo explica el 28% de la variación de los datos, esto implica que el 72 % es explicada por otras fuentes. Entre las causas más probables se destaca la variación ambiental (e.g., diferencias en fertilidad del suelo, competencia, disponibilidad de luz, etc.), la variación genética y el error en el conteo de las ramas. Si asumimos que esta última fuente de error es pequeña (lo cual es probable), gran parte de la variación se debe a efectos ambientales y genéticos que alteran la relación entre el crecimiento del tallo principal y la producción de ramas. Este hecho resalta que la arquitectura de la planta puede variar desde plantas bajas muy ramificadas hasta plantas altas con pocas ramas (como puede verse en los datos observados). Esta capacidad de las palmas de modular su arquitectura puede ser adaptativa si permite que la planta maximice su adecuación en condiciones ambientales cambiantes.

La distribución de frecuencias del número de tallos y la altura máxima de los individuos fue contagiosa, debido al predominio de las categorías más bajas de cada variable. Este tipo de distribuciones de "J" invertida han sido reportadas para otras especies no clonales en la selva de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995b) y se ha sugerido que son indicadoras de una regeneración activa de la población. Las distribuciones contagiosas de variables de tamaños son poco

comunes en plantas clonales, donde el establecimiento de semillas es raro (Cook 1979, Eriksson 1989, 1993) y el crecimiento poblacional depende enteramente de la "propagación vegetativa" (Cook 1985). Sin embargo esta distribución también ha sido reportada en *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (Mendoza y Franco 1998), una palma clonal, en la selva de Los Tuxtlas.

El incremento en el tamaño total del clon es el resultado del incremento en el número de tallos y en el tamaño de los mismos, al menos hasta que los tallos comiencen a senecer y morir (de Steven 1986, 1989). El crecimiento clonal descrito en términos de la relación entre la altura del tallo principal y el tamaño total del individuo (i.e., suma de las alturas de todos los tallos) ajustó a un modelo exponencial. Este incremento acelerado puede ser explicado por el aporte que los nuevos tallos hacen, en altura, al tamaño total del individuo, y es indicativo de que las plantas en su mayoría aún no alcanzan una etapa de estabilización en su crecimiento. Además de lo anterior, considerando que la distribución de las variables de tamaño fue contagiosa debido al predominio de las categorías mas bajas, tanto para los tallos como para los individuos, se puede sugerir que la población de ramets de *B. mexicana* se encuentra en una etapa de reclutamiento activo y de crecimiento acelerado.

El tamaño de los genets y de los ramets afectó positivamente la probabilidad de reproducción sexual en *B. mexicana*. Al igual que en *Geonoma congesta* (Chazdon 1992), la altura y número de hojas afectaron la probabilidad de que un tallo fuese reproductivo. Por otro lado, a nivel del individuo la probabilidad de reproducción aumentó con el número de tallos (i.e., tamaño de la planta). Este resultado coincide con el encontrado en otras palmas clonales de Los Tuxtlas y de otras selvas (Panamá, Costa Rica, Brasil y Nueva Zelanda), incluyendo *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1987, 1990), *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (Mendoza y Franco 1998), *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora* (de Steven 1989), *Geonoma congesta* (Chazdon 1992), *Iriartea deltoidea* (Pinard 1993) y *Rhopalostylis sapida* (Enright 1985, 1992).

Estos resultados mostraron que el tamaño es una variable muy importante para definir la condición reproductiva en las palmas. En las palmas de tallos únicos

(con un solo meristemo apical) como *Astrocaryum mexicanum* la fecundidad está relacionada con la altura y/o edad del individuo (tamaño del genet) (Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán *et al.* 1984). Estas plantas usualmente portan un número constante de hojas durante toda su vida adulta, por lo que el número de inflorescencias que pueden producir está restringida al número de meristemos axilares disponibles (Watkinson y White 1985, Álvarez- Buylla y Martínez-Ramos 1992). En especies con un solo meristemo apical, la reproducción aumenta rápidamente al aumentar el tamaño de la corona y luego alcanza un valor constante, como sucede en *Cocus nucifera* y *Elaeis guineensis* (Watkinson y White 1985); así como en *A. mexicanum* y *C. tepejilote* (Álvarez- Buylla y Martínez-Ramos 1992). Estas restricciones en el crecimiento impuestas por un solo meristemo apical son superadas en las palmas con tallos múltiples. El aumento en edad y/o tamaño en las palmas con tallos múltiples va acompañado de la producción de tallos nuevos; esta condición aumenta el número de meristemos para el crecimiento y la reproducción y por lo tanto hay un aumento en la fecundidad (Watkinson y White 1985, Franco y Silvertown 1996).

Los individuos de *B. mexicana* tuvieron predominantemente una inflorescencia por individuo, debido a que no todos los tallos de un individuo produjeron inflorescencias. Así, la proporción de tallos reproductivos fue muy baja (25%) y contrasta con la alta proporción de individuos reproductivos (60%). Si bien no todos los ramets de un genet se reproducen, es muy probable que al menos un ramet de un individuo se reproduzca. Estos resultados también han sido reportados para *Reinhardtia gracilis* var. *gracillior* (Mendoza y Franco 1998), *Geonoma congesta* (Chazdon 1992) y *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora* (de Steven 1989) y reflejan la dependencia de la condición reproductiva de un individuo sobre el tamaño del individuo. La estructura de la población de tallos dentro de una planta, la disponibilidad de recursos y la competencia entre tallos podrían explicar el porqué no todos los tallos florecen (Mendoza y Franco 1998).

Se ha propuesto que el crecimiento clonal confiere diferentes ventajas sobre el crecimiento no clonal. El hábito colonial minimiza la competencia por luz a nivel de las coronas y por recursos a nivel de la raíz entre los tallos (de Steven y

Putz 1985, Tomlinson 1990). Por otro lado, las especies multitallo tienen comparativamente tallos más delgados que las especies con tallos únicos dentro de un mismo género (Chazdon 1991, 1992, Tomlinson 1990). Si bien los ramets delgados de las especies multitallo son más susceptibles a la inestabilidad mecánica, el hábito colonial maximiza la vida del individuo, ya que disminuye la probabilidad de que los procesos destructivos afecten a toda la población de tallos (de Steven y Putz 1985, de Steven 1986,1989, Tomlinson 1990). Es decir, a pesar de que algunos tallos de un individuo mueran (debido a procesos destructivos), este evento no pone en riesgo la vida del genet. Esta característica podría conferir ventajas a las especies multitallo sobre las especies unitallo en ambientes fragmentados, donde la probabilidad de ocurrencia de procesos destructivos (i.e., caída de árboles) aumenta (Tomlinson 1990). Por otro lado, en comparación con las especies con tallo único, en las especies multitallos los tallos más delgados representan un menor requerimiento en la inversión de recursos para el soporte de la corona (Chazdon 1992).

Finalmente, si bien la propagación vegetativa raramente ocurre en condiciones naturales en las palmas (Tomlinson 1990), la clonalidad tiene un efecto muy fuerte sobre la reproducción sexual. Se ha sugerido que el crecimiento en altura y la conformación de las coronas de los tallos jóvenes dependen en gran parte del suplemento en recursos provistos por los ramets más viejos y altos y, por tanto, con mayor capacidad de captar luz. Así, los ramets jóvenes representan una “fase de desarrollo” caracterizada por un rápido crecimiento en altura y desarrollo de la corona. Los tallos jóvenes dependen del suplemento de fotosintatos provenientes de los ramets más viejos por algunos años y la reproducción se retrasa hasta que los ramets sean metabólicamente autosuficientes y el tamaño de la corona se estabilice (Chazdon 1992). Si bien la producción de un segundo o inclusive un tercer ramet debe entonces anteceder la reproducción sexual en el ramet fundador de un clon, el aumento en el número tallos no solo aumentaría la probabilidad de reproducirse sexualmente (como ya se discutió), sino que también tiene un fuerte impacto en la estructura de la población y la frecuencia de la reproducción sexual mediante el aporte de nuevos consortes a la población. Así, la

producción de ramets en *B. mexicana* no tendría mucha importancia en términos de “propagación vegetativa” *per se* sino que es parte de un proceso integral de crecimiento que promueve la adecuación del genet (Caswell 1985, Cook 1985), como ha sido reportado en *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora* (de Steven 1989), *Geonoma congesta* (Chazdon 1992), *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (Mendoza y Franco 1998) e inclusive ha sido sugerido en otras especies del género *Bactris* (*B. bífida*, *B. monticola* y *B. gasipaes*; Listabarth 1996).

## Caracterización de la biología reproductiva de *B. mexicana*

En las palmas, la unidad funcional durante la polinización es la inflorescencia, más que las flores individuales. Las inflorescencias de *B. mexicana* son pleonánticas ya que las ramas reproductivas aparecen en las axilas de las hojas y su producción es continua durante el crecimiento de la palma (Tomlinson 1990). El orden de maduración de las inflorescencias es acrópeto, es decir los ejes más jóvenes aún en floración están por arriba de los más viejos ya en fructificación (Tomlinson 1990).

En Centro y Sudamérica se ha estudiado la polinización en diferentes especies del género *Bactris* incluyendo *B. gasipaes* Kunth (Barbosa-Rodríguez 1903, Rodrigues-Lima 1955, Mora-Urpí y Solís 1980, Beach 1984, Listabarth 1992, 1996); *Bactris caryotaefolia*, *B. conciuna* y *B. setosa* (Barbosa-Rodríguez 1903) *Bactris guineensis* (L.) H. E. More y *B. major* Jacq. (Essig 1971); *B. hondurensis* Standl. (como *B. wendlandiana* Burret) y *B. longiseta* H. Wendl. Ex Burret (Bullock 1981); *B. coloradonis* L. H. Bailey (como *B. porschiana* Burret)(Beach 1984); *B. glaucescens* Drude (como *B. dibentula* Spruce) (Moraes y Sarmiento 1992); dos especies no identificadas (Listabarth 1992); *B. bifida* Mart. y *B. maraja* Mart. (como *B. monticola* Barb. Rodr.) (Listabarth 1996); *B. acanthocarpoides* Barb. Rodr., *B. maraja*, *B. hirta* Mart., y *B. simplicifrons* Mart. (Küchmeister *et al.* 1998); *B. hirta* var. *hirta*, *B. simplicifrons* y *B. maraja* var. *maraja* (Listabarth 1999). Recientemente, Henderson *et al.* (2000) realizaron un estudio sobre la polinización en 10 especies simpátricas del género.

Todas las especies tienen un síndrome de polinización muy similar (*ver* Apendice IV). Las inflorescencias y las flores se desarrollan rápidamente; la antesis es nocturna y generalmente dura 24 horas. Las inflorescencias protoginas muestran una elevación en su temperatura y emiten un olor característico durante la antesis. Las flores femeninas son receptivas a partir de la apertura de la bráctea y las masculinas están en antesis aproximadamente 24 horas después, momento en el cual liberan el polen y luego caen de la inflorescencia.

Si bien la diversidad de insectos en las inflorescencias de *B. mexicana* es alta, las especies que más contribuyeron a la abundancia fueron *Phyllotrox* sp.

(Curculionidae) y *Aleocharinae* sp. (Staphylinidae). *Phyllotrox* sp. aportó más del 50% de la abundancia total en inflorescencias en fase femenina y masculina. Estos pequeños insectos son muy abundantes en ambas fases sexuales de la inflorescencia. Los curculiónidos presentan numerosos tricomas que permiten que el polen se adhiera a su cuerpo; de hecho se ha reportado que pueden transportar hasta 241 granos de polen en su cuerpo (Búrquez *et al.* 1987).

Una vez en las inflorescencias, los curculiónidos caminan a lo largo de las raquillas y, en la fase femenina principalmente, ocupan las inflorescencias como sitio de apareamiento. Al igual que para otras especies del género (ver Apéndice IV), el polinizador principal de *B. mexicana* es *Phyllotrox* sp. Inclusive, algunos estudios han mostrado que el ciclo de vida de estos insectos está íntimamente relacionado con la palma, ya que se ha observado a los escarabajos hembra ovipositar en las flores masculinas de distintas especies de *Bactris*, donde las larvas se desarrollan (Listabarth 1996). En un amplio rango de la distribución del género *Bactris* (desde Brasil hasta México) la polinización es efectuada por al menos el mismo grupo de insectos (ver Apéndice IV).

La gran similitud en la proporción de frutos cuajados obtenidos en el tratamiento de polinización cruzada y el grupo control puede indicar que no hay limitación de polen por polinizadores (ya sea porque hay suficientes polinizadores o porque aunque haya pocos estos son muy eficientes). Si bien los curculiónidos cargan un número considerable de polen en sus cuerpos, su capacidad como polinizadores es maximizada por su abundancia.

Características tales como: termogénesis, inflorescencias de color crema, antesis protogina, emisión de aroma y antesis nocturna de las flores masculinas corresponden a un síndrome de polinización cantaridófilo (Prance y Arias 1975, Gottsberger 1977, Pellmyr y Thien 1986, Irvine y Armstrong 1990, Schatz 1990, Henderson 1986). Si bien *Bactris* muestra las mismas características básicas que otras especies cantaridófilas de las selvas tropicales (*revisado* por Schatz 1990) se encuentra entre una de las más sofisticadas (Listabarth 1992, 1996).

Dada la ausencia de néctar como recompensa floral para los polinizadores, Essig (1971) propuso un mecanismo general donde las flores masculinas

aseguran la atracción y el movimiento activo de polinizadores entre plantas mediante i) la emisión de aroma, ii) oferta de alimento (pétalos y polen) y iii) caída de las flores.

Durante la fase femenina, glándulas ubicadas en la parte basal de las flores masculinas (aún cerradas) emiten un aroma que atrae a los insectos (Essig 1971, Mora-Urpí y Solís 1980, Beach 1984). Si bien el aumento en la temperatura se ha sugerido como mecanismo para la expansión de gases e inducción de la apertura de la bráctea (Mora-Urpí y Solís 1980), también se ha propuesto como mecanismo para volatilizar los compuestos aromáticos (Beach 1984).

Una vez en las inflorescencias en fase femenina, los insectos comienzan por consumir los tejidos basales de las flores masculinas aún cerradas y eventualmente el polen (Essig 1971, Henderson *et al.* 2000). Sin embargo, esta última observación es motivo de controversia. Con base en los estudios de Uhl y Moore (1973, 1977) se ha discutido (Essig 1971, Beach 1984) que los insectos no llegan a consumir el polen. Uhl y Moore (1973, 1977) encontraron que la vascularización de las flores masculinas y femeninas es marcadamente dimófica. Los sépalos y pétalos de las flores femeninas tienen una alta cantidad de fibras. Si bien los autores han observado pequeñas lesiones en las flores femeninas han sugerido que la fibrosidad del tubo del perianto y el pistilo restringe el daño sólo a la parte exterior. Además, el canal pistilar contiene taninos que tal vez sirven para evitar el daño en esta región crítica durante la fecundación.

En contraste con las flores femeninas los sépalos de las flores masculinas tienen pocas fibras y son relativamente carnosos. Los pétalos son gruesos y tienen una capa de fibras y ráfidos localizados en la parte interna de los pétalos. La baja cantidad de fibras en las flores masculinas esta relacionada con el comportamiento alimenticio de los polinizadores. Los sépalos y la parte externa de los pétalos funcionan como atrayente y alimento para los polinizadores mientras que la parte interna de los pétalos protege el polen durante la etapa de receptividad de los estigmas de las flores femeninas.

Una vez concluida la fase femenina, los insectos permanecen inactivos entre las raquillas. Al comienzo de la antesis masculina los insectos vuelven a

estar activos incrementando sus desplazamientos dentro de la inflorescencia. Este comportamiento favorece que numerosos granos de polen queden adheridos a su cuerpo. Conforme la antesis masculina avanza, las flores masculinas comienzan a caer, esto aunado al aroma que despiden las inflorescencias vecinas en fase femenina promueve la migración de los insectos y el transporte activo de polen (Essig 1971).

Otros autores proponen que es la inflorescencia *per se* (incluida la bráctea) la que atrae a los curculiónidos debido a que les provee un ambiente propicio y seguro para su reproducción (Beach 1984, Listabarth 1996, Henderson *et al.* 2000). Inclusive se considera que el aumento de la temperatura es un factor importante para la alimentación y desarrollo de las larvas (Listabarth 1996).

Finalmente Moraes y Sarmiento (1992) sugiere que el aroma es uno de los elementos claves para la atracción de los polinizadores. Esta señal química puede considerarse como un factor determinante para la alimentación, cópula u oviposición de los insectos (Williams 1983). La oferta de alimento (sépalos, pétalos, polen) o de un sitio para la reproducción deben ser considerados mecanismos indirectos de atracción (Moraes y Sarmiento 1992). Sin embargo, a pesar de que se ha concluido repetidamente que la relación planta-polinizador en *Bactris* es altamente especializada [incluso se ha sugerido como una relación coevolutiva (Mora-Urpí y Solís 1980)], no existe hasta la fecha ningún estudio que determine cuantitativamente cuál es el atrayente principal para los polinizadores.

Al igual que en la mayoría de las especies de *Bactris* (ver Apéndice IV), los individuos de *B. mexicana* florecen aproximadamente a finales del mes de abril. Sin embargo, contrario a lo que sucede en las distintas localidades donde se han estudiado dichas especies, este mes corresponde, en la zona de Los Tuxtlas, a la época de secas (Ibarra-Manríquez 1992). Esto podría favorecer la polinización en la selva de Los Tuxtlas debido a que en este período la disminución en la humedad del aire evitaría el aglutinamiento de polen (Mora-Urpí y Solís 1980) haciendo más eficiente la polinización.

El sistema sexual de *B. mexicana* es monoico. Las plantas cuentan con tres mecanismos funcionales que evitan la autofecundación y promueven el

entrecruzamiento. Primero, la separación temporal de las fases sexuales impide la autopolinización. Si bien las flores femeninas permanecen receptivas hasta por 13 horas, el periodo de receptividad no coincide con el de apertura de las flores masculinas (24 h después) en una misma inflorescencia. Segundo, el sistema de autoincompatibilidad evita la producción de frutos con polen del mismo individuo, como mostraron los resultados de los tratamientos de autopolinización. Tercero, la presencia de inflorescencias en fases sexuales diferentes en un individuo a un mismo tiempo es muy baja (*obs. pers.*) lo cual garantiza que el intercambio de polen sea entre individuos diferentes.

## **Efectos de la fragmentación sobre la interacción planta-polinizador de *B. mexicana***

La fragmentación del hábitat no afectó la proporción de individuos o tallos reproductivos en los fragmentos. Este resultado difiere del obtenido por de Steven (1989) en parcelas de distinto tamaño en tres sitios diferentes (selva madura, vegetación secundaria y selva perturbada). La proporción de individuos reproductivos de *Oenocarpus mapora* fue mayor en la selva perturbada que en la selva madura en Costa Rica. Este resultado es esperable ya que *O. mapora* es una especie oportunista que se beneficia de los claros (de Steven 1989).

El tamaño del fragmento afectó solamente la diversidad de la comunidad de insectos y este efecto fue diferente en las fases sexuales de la inflorescencia. Por otro lado, los patrones de abundancia y equitatividad encontradas en la comunidad de insectos solo son explicados por la fase sexual de la inflorescencia. En la fase femenina la abundancia de insectos es mayor que en la fase masculina, mientras que la diversidad y la equitatividad muestran un patrón inverso entre fases sexuales. El efecto de la fase sexual sobre la comunidad de insectos es el reflejo de la respuesta de los insectos visitantes al mecanismo de atracción de las flores masculinas (Essig 1971).

Las especies más abundantes fueron *Phyllotrox* sp. y *Aleocharinae* sp. Sin embargo, el aporte a la abundancia de estas especies difiere entre fases. La especie del género *Phyllotrox* representó el 87 y 54% de la abundancia en las inflorescencias en fase femenina y masculina respectivamente; y la especie del género *Aleocharinae* el 9 y el 28% respectivamente. Durante la fase femenina los curculiónidos responden al aroma emitido por las flores masculinas a las cuales llegan para alimentarse y reproducirse. La ausencia de recompensa como néctar o polen previene la llegada de cualquier otro tipo de insecto, por lo que los curculiónidos dominan la comunidad y la hacen menos equitativa. Durante la fase masculina el polen es abundante y de fácil acceso. Sin embargo, las flores masculinas representan un recurso efímero debido a que 30 min. (aproximadamente) a partir de la antesis éstas comienzan a caer. La oferta

transitoria del recurso evita que los insectos permanezcan mucho tiempo en una inflorescencia. Esto podría mantener una alta tasa de recambio de insectos que evitaría que una especie domine la comunidad y podría promover el transporte activo del polen.

La abundancia de los insectos visitantes y polinizadores no fue afectada por el tamaño del fragmento. Los estudios de las respuesta de las especies de insectos a la fragmentación del hábitat indican que existe una respuesta diferencial entre especies, la cual depende en gran parte de los hábitos alimenticios, de los requerimientos de hábitat y de la conectividad de los fragmentos (Didham *et al.* 1996, Davies y Margules 1998, Didham *et al.* 1998, Zabel y Tschardtke 1998, Bromham *et al.* 1999, Golden y Crist 1999, Steffan-Dewenter y Tschardtke 2000, Trumbo y Bloch 2000, Niemela 2001).

La capacidad de crecimiento de las poblaciones de polinizadores determinada por su tamaño pequeño y corto ciclo de vida podrían contrarrestar los efectos negativos de la fragmentación sobre la abundancia de los polinizadores de *B. mexicana*. Por lo anterior, aún los fragmentos más pequeños constituyen un hábitat de tamaño suficiente para mantener comunidades viables de éstos insectos. Las predicciones sobre el efecto del tamaño de los insectos sobre sus capacidades de vuelo no son del todo contundentes (Nason y Hamrick 1997). Así, independientemente del tamaño pequeño del polinizador de *B. mexicana*, su capacidad de vuelo podría incrementar su habilidad para colonizar nuevos hábitats y mantener poblaciones viables en los fragmentos.

Por otro lado, el polinizador de *B. mexicana* (*Phyllotrox* sp.) forma parte de la comunidad de insectos visitantes de *Astrocaryum mexicanum*. Como ya se ha mencionado, *A. mexicanum* es una palma muy abundante en la selva de Los Tuxtlas. Probablemente, *A. mexicanum* constituye una fuente de recursos alterna. Así, la abundancia de *Phyllotrox*, puede ser mantenida por mayor tiempo dada la alta disponibilidad de recursos.

La diversidad de visitantes florales fue menor en los fragmentos de tamaño intermedio en relación con los fragmentos grandes y pequeños. Los altos valores de similitud ( $C'\lambda = 0.9$ ) para la comunidad de insectos colectados en

inflorescencias en fase femenina, indican un alto grado de solapamiento de las especies entre fragmentos, a diferencia del valor obtenido para la fase masculina (0.63). El grado de diferencia (Diversidad  $\beta$ ) en la composición de especies en la fase femenina y masculina es de 0.1 y 0.37 respectivamente, lo cual indica que la variación en la diversidad entre fragmentos es mayor en la fase masculina. Los índices de similitud en la fase masculina entre pares de fragmentos variaron entre 0.99 y 0.59. Los valores más bajos correspondieron a las comparaciones entre los fragmentos de áreas más contrastantes (i.e., chicos vs. grandes). La alteración en la diversidad de insectos en los fragmentos pequeños, podría deberse a la invasión de especies de zonas abiertas a la comunidad lo cual tendría como resultado el "incremento" en el número de especies en estos fragmentos (Niemela 2001) lo cual no necesariamente beneficiaría a las plantas. Las especies inmigrantes pueden ser polinizadores poco eficientes si consideramos que las especies que son polinizadores de *B. mexicana* responden a estímulos específicos, que no necesariamente atraerían a los nuevos visitantes.

Contrario a la mayoría de los estudios (Jennersten 1988, Lamont *et al.* 1993, Steffan-Dewenter y Tscharrntke 1999, Gigord *et al.* 1999, Cunningham 2000), el éxito reproductivo de *B. mexicana* no fue afectado por el tamaño del fragmento. Este resultado es esperable ya que en los fragmentos no hubo limitación en la cantidad de polen depositado en los estigmas. La ausencia de una relación entre la abundancia promedio de polinizadores y el éxito reproductivo sugiere que aún las abundancias más bajas encontradas en una inflorescencia fueron suficientes para fertilizar las flores.

La calidad de los frutos (i.e., grado de madurez e intensidad de daño por roedores) y semillas (i.e., peso y viabilidad) producidos en los fragmentos no fue afectada por la fragmentación. Por otro lado, no encontré evidencias de un compromiso entre el número y el tamaño de los frutos producidos. Sin embargo, este resultado puede ser explicado porque en las palmas monoicas existe poca variación en el tamaño y número de frutos, lo cual a su vez está determinado por el tamaño y el número de las flores femeninas (Tomlinson 1990). Se sugiere que la ausencia de compromiso tamaño-número de flores femeninas (y por lo tanto de

tamaño-número de frutos) se debería a la competencia dentro de la inflorescencia entre las flores masculinas y femeninas en respuesta a factores extrínsecos a la planta (Tomlinson 1990).

Las inflorescencias de *B. mexicana* producen 85 frutos. Este valor es mayor al reportado en otras palmas de la selva de Los Tuxtlas, por ejemplo *Astrocaryum mexicanum* produce en promedio 28 frutos por infrutescencia (Piñero y Sarukhán 1982), *Chamaedorea tepejilote* 46 frutos por individuo (Oyama 1987, 1990) y *Reinhardtia gracilis* 9 frutos por individuo (Mendoza y Franco 1998). A pesar de que *B. mexicana* tiene una mayor producción de frutos, es menos abundante que *A. mexicanum*. Estos datos sugieren que en *B. mexicana* la proporción de frutos que se establecen es menor que en *A. mexicanum*. La depredación de frutos y semillas por roedores y larvas fue muy baja lo que indicaría que ésta interacción no es crítica para el establecimiento de las semillas. Otros factores como mecanismos de dispersión y germinación podrían limitar el reclutamiento de semillas.

## CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio contrastan con otros estudios que encontraron una respuesta negativa de la abundancia de insectos y el éxito reproductivo de las plantas ante la fragmentación del hábitat (Jennersten 1988, Lamont *et al.* 1993, Steffan-Dewenter y Tschardt 1999, Gigord *et al.* 1999, Cunningham 2000). El contraste es mayor con el trabajo de Warburton *et al.* (2000) donde el éxito reproductivo de *Santalum lanceolatum*, un arbusto clonal, es afectado negativamente por la fragmentación. Sin embargo, los resultados de este estudio coinciden con literatura reciente en la que no se ha encontrado una disminución en el éxito reproductivo de las plantas presentes en fragmentos (Costin *et al.* 2001, Murren 2002).

El hábito clonal y el tipo de polinizador de *B. mexicana* podrían compensar la posible falla en la reproducción sexual. El aumento en el tamaño tiene un fuerte efecto positivo sobre la probabilidad de reproducción tanto a nivel de individuos y tallos. Por otro lado, características como el tamaño, el ciclo de vida y las capacidades de vuelo de los polinizadores podrían contrarrestar los efectos negativos de la fragmentación sobre la abundancia de los polinizadores. El estudio cuantitativo de estas características, así como del mecanismo de atracción de polinizadores merece atención.

Así, los resultados de este estudio muestran que el impacto de la fragmentación sobre la abundancia y diversidad de insectos visitantes y/o polinizadores es más complejo que lo que se podría esperar simplemente con base en el tamaño del fragmento. Diferentes facetas de la diversidad de insectos responden de manera diferente y, además, factores intrínsecos a las plantas de estudio, tales como la fase reproductiva, el crecimiento y el fenotipo de los mismos constituyen una fuente de variación importante a considerar en estudios de fragmentación y su impacto sobre insectos e interacciones bióticas. Claramente ésta es un área promisoría de estudio para entender mejor las consecuencias del impacto antropogénico sobre las selvas tropicales.

Por otro lado, aún cuando la producción de frutos no haya sido afectada por el tamaño del fragmento ni por la abundancia de polinizadores, la ausencia de evidencia que demuestre las capacidades de vuelo de los polinizadores, nos impide descartar que el movimiento de polen conducente a la producción de frutos ocurra solamente entre un número reducido de individuos de cada fragmento. Lo anterior podría limitar el entrecruzamiento y afectar, en última instancia, la variabilidad genética de las poblaciones de *B. mexicana*. Sin embargo, las respuestas de la variabilidad genética de las poblaciones a la fragmentación son variadas (Young *et al.* 1996) por lo que esta hipótesis aguarda un estudio específico para ser verificada.

El papel de las poblaciones presentes en fragmentos es crítico para el mantenimiento de la diversidad genética de las especies (Young *et al.* 1996). Inclusive en plantas clonales, la adecuada representación de la diversidad genética solo puede lograrse mediante la conservación de poblaciones genéticamente diferentes (Peakall y Sydes 1996). En este aspecto, también resultan necesarios estudios que evalúen el papel de la dispersión de frutos en el reclutamiento y mantenimiento de las poblaciones de especies clonales.

En ausencia de más estudios no es posible concluir inequívocamente que la fragmentación no tiene un impacto negativo sobre esta interacción biótica.

## APENDICE

### I. Cálculo de índices de diversidad, equitatividad y similitud

Índice de diversidad de Shannon (Begon *et al.* 1990),

$$H = \sum P_i \cdot \log P_i$$

donde:

$P_i$  = proporción de individuos o biomasa con la que la *i*ésima especie contribuye al total de la muestra

Índice de equitatividad (Begon *et al.* 1990),

$$J = \frac{H}{H_{max}} = \frac{\sum P_i \cdot \log P_i}{\ln S}$$

donde

H = índice de diversidad de Shannon

S = número total de especies en la comunidad

Índice de Similitud de Morisita (1959, 1971) para la comparación de dos sitios (Kikkawa 1986)

$$C\lambda = \frac{2 \sum n_{i1} \cdot n_{i2}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2}$$

donde,

$$\lambda = \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

$n_i$  = valor de importancia de la especie  $n_i$

N = valor de importancia total

1 y 2 se refiere a los sitios

Existe una corrección a lambda,  $C'\lambda$ , que permite la comparación entre varios sitios

$$C\lambda = \left( \frac{\delta s}{1 - \delta s} \right) \cdot \left( \frac{1 - \delta z}{\delta z} \right)$$

donde,

$$\delta s = \frac{\sum N_j(N_j - 1)}{T(T - 1)}$$
$$\delta z = \frac{\sum \sum n_{ij}(n_{ij} - 1)}{\sum R_i(R_i - 1)}$$

El cálculo de  $\delta s$  y  $\delta z$  se obtiene a partir de una matriz de especies/fragmento (con las especies como fila y el fragmento en columna) lo cual permite hacer las sumatorias por fila ( $R_i$ ) y por columna ( $N_j$ ) y el gran total ( $T$ ).

Si bien con el valor de  $C'\lambda$  se obtiene el valor de similitud entre los seis fragmentos, el cálculo de  $C\lambda$  para pares de sitios, permite distinguir que pares de fragmentos son mas similares que otros.

Aún más, con el valor de  $C'\lambda$  se puede estimar la Diversidad  $\beta$  mediante el siguiente cálculo

$$\text{Diversidad } \beta = 1 - C'\lambda.$$

## APENDICE

### II. Procedimiento de Jackknife para realizar una estimación de la riqueza máxima de insectos en los fragmentos (Manly 1997)

La riqueza de especies de insectos puede ser estimada mediante el número de especies registradas en una o mas muestras provenientes de la comunidad en cuestión; sin embargo, este estimado representa una subestimación ya que no podemos esperar coleccionar todas las especies posibles. Se han propuesto una gran variedad de metodos para estimar el número de especies presentes pero no registradas. Burnham y Overton (1978, 1979) sugieren usar el método de Jackknife para contestar esta pregunta empleando el estimador obtenido con el Jackknife de primer orden. Este estimador puede ser obtenido mediante la ecuación general del Jackknife,

$$\hat{E}^* = \sum_{j=1}^n \hat{E}_j^* / n$$

o mediante la ecuación específica,

$$\hat{S}^* = S + \{(n-1)/n\}f_1$$

Para el primer caso, el estimador de la muestra completa es el número de diferentes especies coleccionadas en los cuadrantes, y el *i*ésimo estimador parcial es el número de diferentes especies coleccionadas cuando el cuadrante *i*ésimo es ignorado. Los *n* pseudo-valores son calculados empleando la ecuación

$$\hat{E}_j^* = n\hat{E} - (n-1)\hat{E}_{-j}$$

y el estimador del jackknife es la media de estos pseudo-valores. El error estándar de la media puede ser calculado de manera usual asumiendo que los pseudo-valores se comportan como estimadores independientes de la riqueza de especies.

## APENDICE

### III. Lista de insectos colectados

#### Curculionidae

##### Curculioninae

##### Derelomini

*Phyllotrox*; *Phyllotrox* sp.

##### Derelomini

#### Brentidae

##### Apioninae

Apionini; *Apion* sp.

#### Staphylinidae

##### Tachyporinae

*Coproporus* sp.

##### Aleocharinae

##### Paederinae

##### Oxytelinae

*Anotylus* sp.

#### Melolonthidae

##### Dynastinae

##### Cyclocephalini

*Cyclocephala fasciolata*

#### Nitidulidae

*Calopterus aberrans*

*Mystrops* sp

*Mystrops mexicanus*

*Eumystrops centralis*

## APENDICE

IV. Polinización en *Bactris**Bactris*, Henderson et al. 2000.

| Especie                                       | Características   | Periodo de floración                      | Inflorescencia  | Fase femenina   | Fase masculina   | Insectos   |
|---|---|---|---|---|--|--|
| <i>B. acanthocarpa</i> var. <i>exscapa</i>    | Solitaria, tallo corto y subterráneo de 30cm altura                         | Principios de la época de lluvias         | Cubierta por una bráctea espinosa de 22-32 cm con 25 raquillas.                         | 16-18:00h: Apertura de la bráctea y antesis de las flores pistiladas, aumento de temperatura, leve emisión de olor. Los estigmas permanecen turgentes hasta por 24 h.           | Las flores masculinas abren principalmente por la noche del 2º día y es hasta la mañana del tercer día que las flores comienzan a caer | 23 sp diferentes de 9 familias: <i>Phyllotrox</i> spp.* y <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas y dípteros  |
| <i>B. acanthocarpa</i> var. <i>intermedia</i> | Solitaria, tallo subterráneo y corto  | Mitad de la época de lluvias              | Interfoliar cubierta por una bráctea espinosa, mide 6.4 cm. y tiene 16 raquillas        | 16:30-50: Apertura de la bráctea y antesis de las flores pistiladas, aumento de temperatura, leve emisión de olor.  | 16:30-50 2º día Apertura de las flores masculinas; la caída de las flores masculinas es casi inmediata.                                | 14 sp diferentes 6 familias: <i>Phyllotrox</i> spp.*, <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas y dípteros  |
| <i>B. acanthocarpa</i> var. <i>tralliana</i>  | Solitaria, tallo subterráneo y corto  | Mediados a finales de la época de lluvias | Cubierta por una bráctea espinosa, mide 9.9 cm y tiene 23 raquillas                     | 17-18:00 Apertura de la bráctea y antesis de las flores pistiladas, aumento de temperatura, fuerte a leve emisión de olor.  | 16:35-17:25 2º día Inicio de la antesis de las flores masculinas 18:00h antesis completa; las flores comienzan a caer                  | 11 sp diferentes 4 familias <i>Phyllotrox</i> spp.*, <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas y dípteros   |
| <i>B. gastoniana</i>                          | Solitaria, tallo subterráneo y corto de 60cm de altura                      | Mediados de la época de lluvias           | Cubiertas por una bráctea espinosa, presenta 1 sola raquilla                            | 18:20: Apertura de la bráctea, aumento de temperatura, las flores pistiladas están en antesis (inmediata) y permanecen así por las siguientes 32 hs.                            | 2:00h 3er día. Antesis de las flores masculinas. Persistentes  | 10 sp 5 familias <i>Phyllotrox</i> spp.*, <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas y dípteros  |
| <i>B. hirta</i> var. <i>spruceana</i>         | Forma grupos de tallos (raramente solitaria) de hasta 2 m de altura.        | Principios de la época de lluvias         | Cubierta por una bráctea espinosa, mide 5.6 cm y tiene 1-3 raquillas                    | 17:15: Apertura de la bráctea y antesis de las flores pistiladas, aumento de temperatura, emisión de olor.  | 17:15h 2º día Antesis masculina. La caída de las flores es casi inmediata, pero algunas persisten                                      | 13 sp 6 familias <i>Phyllotrox</i> spp.*, <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., <i>Cyclocephala</i> sp., y <i>Odontoderes spinicollis</i> , estafilidos, hormigas, abejas dípteros y homópteros |
| <i>B. killipii</i>                            | Solitaria; pero raramente forma grupos de tallos, mide hasta 60 cm de alto. | Principios de la época de lluvias         | Cubierta por una bráctea no espinosa, mide 6.4 cm de largo y presenta una sola raquilla | 17-18:00h Apertura de la bráctea, emisión de un fuerte olor a almizcle y aumento de temperatura. Las flores pistiladas están en antesis (inmediata) los estigmas son turgentes. | 17:20-17:55h 2º día: las flores masculinas están en antesis; una hora después comienzan a caer.  | 11 sp 5 familias <i>Phyllotrox</i> spp.*, <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas y dípteros  |
| <i>B. maraja</i> var. <i>trichospatha</i>     | Forma grupos de tallos de hasta 5 m de alto.                                | Época de lluvias (Dic.)                   | Cubierta por una bráctea espinosa, mide 17.3 cm y presenta 9 raquillas                  |   |  | 16 sp 8 familias <i>Phyllotrox</i> spp.*, <i>Colopterus</i> spp.*, <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas, dípteros y homópteros  |

Continua...

| Espece                         | Características                                | Periodo de floración              | Inflorescencia  | Fase femenina   | Fase masculina  | Insectos  |
|--------------------------------|--|-----------------------------------|---|---|---|---|
| <b><i>B. oligocarpa</i></b>    | Talla pequeña; los tallos miden hasta 1.5m     |                                   | Cubierta por una bráctea espinosa y presenta una sola raquila                         | 5:10h Apertura de la bráctea y antesis de las flores femeninas; aumento de temperatura  | 5:20h 2º día Antesis de las flores estaminadas; las flores son persistentes                           | 3 sp 3 familias <i>Phyllotrox</i> spp.* y <i>Colopterus</i> spp.*   |
| <b><i>B. simplicifrons</i></b> | Solitaria o en grupos, los tallos miden 1.5m   | Mediados de la época de lluvias   | Cubierta por una bráctea no espinosa, presenta una sola raquila                       | 16:55h Apertura de la bráctea y antesis de las flores femeninas; aumento de temperatura   | 16:20h 2º día Antesis de las flores masculinas  | 6 sp. 3 familias <i>Phyllotrox</i> spp y <i>Colopterus</i> spp.   |
| <b><i>B. tomentosa</i></b>     | Forma grupos con tallos de hasta 2 m de altura | Principios de la época de lluvias | Cubierta por una bráctea no espinosa, mide 5.4cm de largo y presenta una sola raquila | 17:00-17:40h Apertura de la bráctea y antesis de las flores femeninas. No hay producción de aroma o si la hay, este es muy leve | 16:30-17:40h 2º día Antesis de las flores masculinas, las cuales comienzan a caer casi inmediatamente | 15 sp 8 familias <i>Phyllotrox</i> spp y <i>Colopterus</i> spp., <i>Pharaxonontha</i> sp., estafilidos, hormigas, abejas, dípteros y homópteros |

\* polinizador

## APENDICE

### IV. Polinización en *Bactris*

*Bactris*, distintos autores

| Especie                 | Características   | Periodo de floración | Inflorescencia   | Fase femenina   | Fase masculina  | Insectos   | Observaciones   | Autor  |
|-------------------------|---|----------------------|--|---|---|--|---|--|
| <i>B. caryotaefolia</i> |   |                      |  | 5:45-8:45 apertura de la bráctea<br>6:45-16:45 apertura flores femeninas, producción de néctar, aumento de la temperatura   | Muy variable: 9:45 (mismo día)- 6:00 (día siguiente)<br>antesis masculina, liberación de polen            | Abejas y dípteros en fase femenina y masculina. La polinización se lleva a cabo por viento y abejas  | 2 inflorescencias desarrolladas a un mismo tiempo en dos estípetos diferentes. Jardín Botánico Rio de Janeiro | Barbosa-Rodrigues 1903 en Mora-Urpi y Solís 1980 |
| <i>B. conciuna</i>      | Dan lugar a los mismos fenómenos que de <i>B. caryotaefolia</i> |                      |  |   |   |  |   |  |
| <i>B. setosa</i>        | Dan lugar a los mismos fenómenos que de <i>B. caryotaefolia</i> |                      |  |   |   |  |   |  |
| <i>B. guineensis</i>    | Cespitosa con tallos espinosos de hasta 4m.                     | Julio-agosto         | Cubierta por una bráctea espinosa  | 16:30-17:30h: Apertura de la bráctea. Las flores femeninas están en antesis entre las 18:30-19:00h. Los estigmas están turgentes. No hay producción de néctar.  | 16:15-16:30h (2º día)<br>Antesis masculina, emisión de olor. Minutos después las flores masculinas caen   | 7 especies de insectos fueron colectadas en las dos poblaciones: abejas trigonas (3 sp), drosófila (1 sp), nitidulidos* (1 sp) y curculiónidos* (2 sp) | Observaciones durante Julio 12-13 en una población en Costa Rica  | Esig 1971  |
| <i>B. major</i>         | Colonial con tallos espinosos de hasta 8m.                      |                      |  |   |   |  | Observaciones durante Agosto 11-12 en una población en Costa Rica   |  |
| <i>B. wendlandiana</i>  | Estatura muy baja   | Ene, Mar, Ago        |  | Antesis por la tarde: 17:15-18:00   |   | Escarabajos: <i>Cyclocephala stictica</i> , <i>C. amazona</i> , <i>C. brittoni</i> y <i>Mimeoma acuta</i>  | Observación incidental durante Dec 1978-Sep 1979  | Bullock 1980                                     |
| <i>B. longiseta</i>     |   | Feb, Jun?            |  |   | <i>Mimeoma acuta</i>  |  |   |  |
| <i>B. poschiana</i>     | Forma grupos con tallos de hasta 10m de alto.                   | Ago-Sept             | Cubierta por una bráctea espinosa, mide 25cm de largo y presenta 42-82 raquillas | 16:00-17:30 apertura de la bráctea; estigmas turgentes y de color crema. En la mañana del 2º día se tornan cafés. No hay producción de néctar. Producción de olor y aumento de la temperatura tiempo después de la apertura de la bráctea | 16:30-17:00 (2º día): Apertura de las flores masculinas. Al cabo de una hora las flores comienzan a caer. | <i>Phyllotrox megalops</i> *, <i>Grasidius longimanus</i> , <i>Cyclocephala amazona</i> , <i>Mimeoma acuta</i> y abejas trigonas                       | Periodo de estudio: 78-80; 14 inflorescencias observadas. Estación La Selva, Costa Rica                       | Beach 1984                                       |

Continúa...

| Espece                  | Características   | Periodo de floración  | Inflorescencia                                 | Fase femenina  | Fase masculina   | Insectos   | Observaciones  | Autor                   |
|-------------------------|---|---|--|--|--|--|--|-------------------------|
| <i>B. bidetula</i>      | Colonial de hasta 50 tallos de hasta 4 m de altura              | Epoca de lluvias  |  | 5:30-6:30 apertura de la bráctea, emisión de un leve aroma, aumento en la temperatura.               | 17:00-18:20h (2º día) Antesis masculina; horas después las flores masculinas caen  | <i>Phyllotrox</i> * (2 sp), <i>Phitotribus</i> sp. y 3 especies no identificadas de curculiónidos  | Sep-Nov 1989- Ene-May 1990 Bolivia.  | Moraes y Sarmiento 1992 |
| <i>B. sp 1</i>          | Forma grupos de hasta 4 tallos espinosos de hasta 3 m de altura | Abr-May y Oct-Nov<br>Los frutos maduran en 6 meses                | Intrafoliar                                    | 17:45-18:15: Apertura de la bráctea y antesis femenina ; aumento de la temperatura y emisión de olor | 16:30(2º día):Antesis masculina, emisión de olor y aumento de temperatura  | <i>Phyllotrox</i> * (2 sp) y <i>Mystrops</i> sp.   | Periodo: Oct 1988-Ene 1990. Amazonia Peruana                                 | Listabarth 1992         |
| <i>B. sp 2</i>          | Forma grupos de hasta 4 tallos espinosos de hasta 6 m de altura | Oct-Nov<br>Los frutos madura en Abr, Mar, y May                   | Intrafoliar                                    |  |  | <i>Phyllotrox</i> * sp1, <i>Mystrops</i> sp1 y <i>Cyclocephala</i> sp  |  |                         |
| <i>B. bifida</i>        | Cespitosa con 2-3 tallos de hasta 2 m de altura.                | Dos periodos: Abr-May y Oct-Nov.<br>Los frutos maduran en 6 meses | Intrafoliar cubierta por una bráctea espinosa. | 15:45-16:30: Aumento de temperatura, emisión de olor, estigmas hialinos y turgentes hasta 8-12 hrs   | 13:30-14:25 (2º día): Antesis masculina, aumento de temperatura y emisión de olor  | 11 especies en total: <i>Phyllotrox</i> * sp1 y 2, <i>Epurea</i> * sp1., <i>Mystrops</i> sp., estafilinidos (2sp), <i>Megalopta</i> sp, abejas trigonas y dípteros | Observaciones: Octubre 1988- Enero 1990; 18 inlorescencias. Amazonia Peruana | Listabarth 1996         |
| <i>B. monticola</i>     | Forma grupos de hasta 6 tallos de 5 m de alto.                  | Oct-Nov; Frutos: Abr-May  | Intrafoliar cubierta por una bráctea espinosa. | 18:00-18:30: Aumento de temperatura, emisión de olor, estigmas hialinos y turgentes hasta 12 hrs     | 16:45-17:00 (2º día): Antesis masculina progresiva a partir del ápice hacia la base de las raquillas, aumento de temperatura y emisión de olor | 11 especies en total: <i>Phyllotrox</i> * sp2., <i>Epurea</i> * sp1., estafilinidos (2sp), <i>Megalopta</i> sp, abejas trigonas y dípteros                         | Observaciones: Octubre 1988- Enero 1990; 5 inlorescencias. Amazonia Peruana  | Listabarth 1996         |
| <i>B. macroacanthos</i> | Forma grupos de 4 tallos de 2-4 m de altura                     |   | Intrafoliar cubierta por una bráctea espinosa. | Observaciones: Octubre 1988-Enero 1990. No se observaron individuos en floración. Amazonia Peruana   |  |  |  |                         |

\* polinizador

## APENDICE

### IV. Polinización en *Bactris*

*Bactris gasipaes*; distintos autores

| Especie            | Características  | Periodo de floración         | Inflorescencia   | Fase femenina  | Fase masculina   | Insectos   | Observaciones   | Autor  |
|--------------------|--|------------------------------|--|--|--|--|---|--|
| <i>B. gasipaes</i> |  |                              |  | 6:00 apertura de la bráctea. Olor fuerte y agradable. Producción de néctar por el estigma. Aumento de temperatura  | 18:00 apertura flores masculinas   | Abejas en la fase masculina  | 2 inflorescencias producidas con un año de diferencia. Jardín Botánico Rio de Janeiro                       | Barbosa-Rodrigues 1903 en Mora-Urpi y Solis 1980 |
| <i>B. gasipaes</i> |  |                              |  | Aumento de la temperatura previo a la apertura de la bráctea 16-18:00 apertura de la bráctea. Estigmas turgentes y fértiles.   | 17:00 (2º día) apertura flores masculinas  | Polinización por insectos ( <i>Trigona ruficos</i> o coleópteros) o por viento   | Belém (Brasil)  | Rodrigues-Lima 1955 en Mora-Urpi y Solis 1980    |
| <i>B. gasipaes</i> | Forma grupos de 6-12 tallos que pueden alcanzar una altura máxima de 25m | Nov- Dic                     | Cubierta por una bráctea espinosa, con ramificación de primer orden.             | 17-18:00 apertura de la bráctea. Las flores femeninas son fértiles desde a apertura de la bráctea y permanecen así por mas de 24 h. No hubo producción de néctar. Las flores masculinas desprenden un fuerte olor. | 17-18:00 (2º día) apertura flores masculinas que sucede progresivamente a partir del ápice hacia la base de las espigas.                       | <i>Derelomus palmarum</i> *, <i>Cyclocephala</i> , drosófilas y abejas trigonas.   | Dos periodos de floración 76-77 y 77-78, dos localidades diferentes (Costa Rica), en condiciones de cultivo | Mora-Urpi y Solis 1980                           |
| <i>B. gasipaes</i> | Forma grupos de tallos de hasta 20m                                      | 2 periodos: May-Jul y Enero. | Cubierta por una bráctea espinosa. Mide 40cm de largo y presenta 46-62 raquillas | 16:00-17:30: Apertura de la bráctea; olor y aumento en la temperatura, estigmas turgentes y de color crema. Los estigmas son receptivos por lo menos 24 h (hasta 60h). No hay producción de néctar.                | 16:30-17:00 (2º día): Apertura de las flores masculinas. Al cabo de unos minutos las flores comienzan a caer.                                  | <i>Phyllotrox megalops</i> *, <i>Cyclocephala amazona</i> y abejas trigonas  | Periodo: 1978-80; 30 inflorescencias observadas. Estación La Selva, Costa Rica                              | Beach 1984                                       |
| <i>B. gasipaes</i> | Forma grupos de hasta 5 tallos   | Jul-Nov Frutos: Feb-Abr      | intrafoliar  | 17:45-18:15: Apertura de la bráctea y antesis femenina; aumento de la temperatura y emisión de olor  | 16:30(2º día): Antesis masculina, emisión de olor y aumento de temperatura   | <i>Phyllotrox</i> sp1, <i>Mystrops</i> sp1 y <i>Cyclocephala</i> sp.   | Periodo: Oct 1988-Ene 1990. Amazonia Peruana  | Listabarth 1992                                  |
| <i>B. gasipaes</i> | Forma grupos de hasta 8 tallos espinosos de hasta 20m de altura.         | Ago-Nov; Frutos: Ene-Feb     | Cubierta por una bráctea espinosa  | 16:00-17:00: Aumento de temperatura, emisión de olor, estigmas hialinos y turgentes hasta 8-12 hrs   | 16:15-17:35 (2º día): Antesis masculina progresiva a partir del ápice hacia la base de las raquillas, aumento de temperatura y emisión de olor | 12 especies en total: <i>Phyllotrox</i> * sp3, <i>Epurea</i> * sp2, estafilinidos (2 sp), <i>Megalopta</i> sp, abejas meliponas y dípteros | Observaciones: Octubre 1988-Enero 1990; 8 inflorescencias. Amazonia Peruana                                 | Listabarth 1996                                  |

\* polinizador

## LITERATURA CITADA

- **Aizen M. A. y P. Feinsinger. 1994b.** Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honeybees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392
- **Aizen M. A. y P. Feinsinger. 1994a.** Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351.
- **Álvarez-Buylla R. E. y M. Martínez-Ramos. 1992.** Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- **Appanah S. 1981.** Pollination in Malaysian primary forests. *Malaysian Forests*. 44: 37-42
- **Appanah S. 1990.** Plant-Pollinator interactions in Malaysian rain forests. *En: Bawa, K. S. y Hadley, M. (eds.) Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants.* UNESCO, Paris and Parthenon, London
- **Armstrong J. E. y A. K. Irvine. 1989.** Floral biology of *Myristica insipida* (Myristicaceae), a distinctive beetle pollination syndrome. *American Journal of Botany* 76(1): 86-94.
- **Armstrong J. E. y B. A. III Drummond. 1986.** Floral biology of *Myristica fragrans* Houtt. (Myristicaceae), the nutmeg of commerce. *Biotropica* 18(1):32-38.
- **Armstrong J. E. y D. Marsh. 1997.** Floral herbivory, floral phenology, visitation rate, and fruit set in *Anaxagorea crassipetala* (Annonaceae), a lowland rain forest tree of Costa Rica. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124(3): 228-235.
- **Ashton P. S. 1969.** Speciation among tropical forests trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1: 155-196
- **Baker H. W., Bawa K. S., Frankie G. W. y P. A. Opler. 1983.** Reproductive biology of plants in tropical rain forests. *En: Golley, F. B. (ed.), Tropical Rain Forest Ecosystem: Structure and function.* Elsevier. 183-215 p
- **Balick M. J. (ed.) 1988.** The palm – Tree of life: Biology, utilization, and conservation. Proceedings of a symposium at the 1986 Annual Meeting of the Society for Economic Botany held at the New York Botanical Garden, Bronx, New York, 13-14 June 1986. *Advances in Economic Botany* 6. New York Botanical Garden, Bronx.
- **Balslev H. y A. Barford. 1987.** Ecuadorean palms: An overview. *Opera Botanica* 92: 17-35
- **Balslev H. y A. Henderson. 1987.** *Prestoea palmito*. *Principes* 31:11

- **Barbault R. y S. D. Sastrapradja. 1995.** Generation, maintenance and loss of biodiversity. En: Heywood, V. H. (ed.) 1995. Global Biodiversity Assessment. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- **Barbosa-Rodríguez J. 1903.** Les noces des palmiers remarques preliminaires sur la fécondation. Impremiere Ad. Martens. Bruxelles, 90p.
- **Barrett S. C. H. y J. R. Kohn. 1991.** Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. *En:* Falk, D. A. y K. E., Holsinger (eds.) Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press. New York. Pp: 3-30
- **Bawa K. S. 1979.** Breeding systems of trees in a tropical wet forest. New Zealand Journal of Botany. 17: 521-524.
- **Bawa K. S. 1990.** Plant-pollinator interactions in tropical rainforests. Annual Review of Ecology and Systematics 21: 399-422
- **Bawa K. S. y J. H. Beach. 1981.** Evolution of sexual systems in flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden. 68: 254-274.
- **Bawa K. S. y M. Hadley. (eds.) 1990.** Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. UNESCO, Paris and Parthenon, London
- **Bawa K. S., Perry D. R., Bullock S. H., Coville R. E. y M. H. Grayum. 1985.** Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination mechanisms. American Journal of Botany 72: 346-352
- **Beach J. H. 1982.** Beetle pollination of *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae). American Journal of Botany. 69: 1074-1081
- **Beach J. H. 1984.** The reproductive biology of the peach or "Pejibayé" palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the atlantic lowlands of Costa Rica. Principes 28(3):107-111
- **Beath D. D. N. 1996.** Pollination of *Amorphophallus johnsonii* (Araceae) by carrion beetles (*Phaeochrous amplus*) in a Ghanaian rain forest. Journal of Tropical Ecology 12(3): 409-418.
- **Begon M., Harper L. y R. Townsend. 1990.** Ecology: Individuals, populations and communities. Segunda Edición. Blackwell Scientific. Boston, USA.
- **Bever J. D. 1999.** Dynamics within mutualism and the maintenance of diversity: inference from a model of interguild frequency dependence. Ecology Letters 2(1): 52-61
- **Bond W. J. 1994.** Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. Philosophical Transactions of the Royal Society,

Series B. 344: 83-90.

- **Borchsenius F. 1997.** Palm communities in western Ecuador. *Principes* 41: 93-99
- **Briggs J. C. 1996.** Tropical diversity and conservation. *Conservation* 10(3) pp. 713-718
- **Bromham L., Cardillo M., Bennett A. F. y M. A. Elgar. 1999.** Effects of stock grazing on the ground invertebrate fauna of woodland remnants. *Australian Journal of Ecology* 24(3):199-207.
- **Bullock S. 1981.** Notes on the phenology and inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25:101-105.
- **Bullock S. H. 1980.** Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12:247-255.
- **Burd M. 1994.** Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review* 60: 83-139
- **Burnham K. P. y W. S. Overton. 1978.** Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65:623-633.
- **Burnham K. P. y W. S. Overton. 1979.** Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60:927-936
- **Búrquez A., Sarukhán J. y A. L. Pedroza. 1987.** Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 94: 407-419
- **Caswell H. 1985.** The evolutionary demography of clonal reproduction. *En:* Jackson J. B. C., Buss L. W. y R. E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven. Pp: 187-224.
- **Caughley G. 1994.** Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63: 215-244.
- **Ceron C. E. y C. Montalvo. 1997.** Composición y estructura de una hectárea de bosque en la Amazonia Ecuatoriana – Con información etnobotánica de los Huaorani. *En:* Valencia, R. y H. Balslev (eds.) *Estudios sobre diversidad y ecología de plantas. Memorias del II Congreso Ecuatoriano de Botánica realizado en la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, 16-20 octubre 1995.* Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito. Pp: 153-172
- **Conner J. K. y S. Rush. 1996.** Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105(4):509-516
- **Cook R. E. 1979.** Patterns of Juvenile mortality and recruitment in plants. *En:* Solbrig

O. T., Jain S., Johnson B. y P. H. Raven. (eds) Topics in plant population biology. MacMillan, London. Pp: 207-231.

- **Cook R. E. 1985.** Growth and development in clonal plant populations. *En:* Jackson J. B. C., Buss L. W. y R. E. Cook (eds.) Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven. Pp: 259-296.
- **Costin B. J., Morgan J. W. y A. G. Young. 2001.** Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biological Conservation* 98: 273-284
- **Cunningham, S. A. 2000.** Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society London B.* 267: 1149-1152
- **Chazdon R. L. 1991.** Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*: are species variations on a theme? *American Journal of Botany* 78:680-694
- **Chazdon R. L. 1992.** Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica* 24(1):43-51.
- **Dale V. H., Pearson S. M., Offerman H. L. y R. V. O'Neill. 1994.** Relating Patterns of land-use change to faunal biodiversity in the Central Amazon. *Conservation Biology.* 8(4):1027-1036.
- **Davies K. F. y C. R. Margules. 1998.** Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67(3):460-471.
- **de Blasio F. V. 1998.** Diversity variation in isolated environments: Species-area effects from a stochastic model. *Ecological Modelling.* 111(1):93-98
- **de Steven D. 1986.** Comparative demography of a clonal palm (*Oenocarpus mapora* subsp. *mapora*) in Panama. *Principes* 29:162-165.
- **de Steven D. 1989.** Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology* 77: 579-596.
- **de Steven y F. E. Putz. 1985.** Mortality rates of some rainforest palms in Panama. *Principes* 29:162-165
- **Debinski D. M. y R. D. Holt. 2000.** A survey and overview of habitat fragmentation Experiments. *Conservation Biology.* 14(2): 342-355
- **del Amo R. S. 1985.** Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. *Investigaciones en la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Editorial Alhambra Mexicana, S. A., Volúmen 2. Mexico. Pp: 79-91.

- **Diamond J. M. 1975.** The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves. *Biological Conservation*. 7: 129-146
- **Didham R. K, Hammond P. M., Lawton J. H., Eggleton P. y N. E. Stork. 1998.** Beetle responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*. 68(3): 295-323
- **Didham R. K., Ghazoul J., Stork N. E. y A. J. Davis. 1996.** Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11(6): 255-230
- **Dirzo, R. 1984.** Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. *Physiological ecology of plants in the wet tropics. Proceedings of an international symposium held in Oxatepec and Los Tuxtlas, Mexico, June 29 to July 6, 1983.* Dr W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands. 209-224 p.
- **Dirzo R. 1987.** Estudios sobre interacción planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 35: 119-131.
- **Dirzo R. y A. Miranda. 1991.** Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *En: Price, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W. and Benson, W. W. (eds.), Plant-animal interactions..* John Wiley, New York. 273-287 p
- **Dirzo R. y M. C. García. 1992.** Rates of Deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical Area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6(1):84-91
- **Dransfield J. 1978.** Growth forms of rain forest palms. *En: Tomlinson, P. B. y M. H., Zimmermann (eds.) Tropical trees as living systems: The proceedings of the fourth Cabot symposium held at Harvard Forest, Petersham, Massachusetts, on April 26-30, 1976.* Cambridge University Press, Cambridge, England. Pp: 247-268
- **Eguiarte L. E., Búrquez A., Rodríguez J., Martínez-Ramos M., Sarukhán J. y D. Piñero. 1993.** Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*. 47(1):75-87.
- **Eguiarte, L. E.; N., Pérez-Nasser y D. Piñero. 1992.** Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69(3): 217-228
- **Ehrlich P. R. 1988.** The loss of diversity: causes and consequences. *En: Wilson, E. O. (ed.) Biodiversity.* National Academy Press. Pp: 29-35.
- **Ellstrand N. C. y D. R. Elam. 1993.** Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242
- **Englund R. 1993.** Movement patterns of *Cetonia beetles* (Scarabaeidae) among

flowering *Viburnum opulus* (Caprifoliaceae). Option for long-distance pollen dispersal in a temperate shrub. *Oecologia* 94(2): 292-302.

- **Enright N. J. 1985.** Age, reproduction and biomass allocation in *Rhopalostylis sapida* (nikau palm). *Australian Journal of Botany* 10: 461-467
- **Enright N. J. 1992.** Factors affecting reproductive behavior in the New Zealand nikau palm *Rhopalostylis sapida* Wendl. et Drude. *New Zealand Journal of Botany* 30:69-80.
- **Eriksson O. 1989.** Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55:231-238
- **Eriksson O. 1993.** Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* 8:313-316.
- **Erwin T. L. 1982.** Tropical forests: their richness in coleoptera and other arthropod species. *Colleopterists Bulletin* 36:74-75
- **Erwin T. L. 1988** The tropical forest canopy: the heart of the biotic diversity. *En: E. O. Wilson, ed. Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C. Pp: 123-129.*
- **Essig F. 1971.** Observations on pollination in *Bactris*. *Principes*: 15:20-24
- **Faber-Langendoen D. y A. H. Gentry. 1991.** The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Chocó region, western Colombia. *Biotropica* 23: 2-11
- **Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1993.** Forest Resources Assessment 1990: Tropical Countries. FAO Forestry Paper 112, United Nations Food and Agricultural Organization. Rome.
- **Franco M. y J. Silvertown. 1996.** Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* 351:1341-1348
- **Fritz A. L. y L. A. Nilsson. 1994.** How pollinator-mediated mating varies with population size in plants. *Oecologia* 100: 451-462
- **Gentry A. H. (ed.) 1990.** Four Neotropical Forests. Yale University Press, New Haven, Conn.
- **Gentry A. H. 1988.** Tree species richness of open Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85: 156-159
- **Gigord L., Frédéric P. y J. A. Shykoff. 1999.** Effects of habitat fragmentation on *Dombeya acutangula* (Sterculiaceae), a native tree on La Réunion (Indian Ocean). *Biological Conservation* 88: 43-51
- **Gilbert L. E. 1980.** Food web organization and the conservation o neotropical diversity. *En: Soulé, M. E. And Wilcox, B. A. (eds.), Conservation Biology: An evolutionary-*

ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. Pp: 11-33.

- **Golden D. M. y T. O. Crist. 1999.** Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: community, guild and species responses. *Oecologia* 118(3):371-380.
- **Gómez-Pompa A. y S. del Amo. (eds.). 1985.** Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Editorial Alhambra Mexicana, México.
- **Gómez-Pompa A., Vázquez-Yañez C., del Amo S. y A. Butanda (eds.). 1976.** Regeneración de selvas, investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz México. Vol I. Compañía Editorial Continental S. A., México.
- **González E., Dirzo R. y R. C. Vogt (eds.). 1997.** Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM-IB-IE-CONABIO.
- **Gottsberger G. 1977.** Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Plant Systematics and Evolution*. Suppl 1:211-226.
- **Groom M. J. 1998.** Allee Effects Limit Population Viability of an Annual Plant *American Naturalist*. 151(6):487-496
- **Gutowski J. M. 1990.** Pollination of the orchid *Dactylorhiza fuchsii* by longhorn beetles in primeval forests of northeastern Poland. *Biological Conservation* 51(4): 287-297.
- **Hall P., Walker S. y K. Bawa. 1996.** Effects of forest deforestation on genetic diversity and mating system in a tropical tree *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology* 10: 757-768
- **Hallé F. y R. A. A. Oldeman. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie, Paris.
- **Hallé F., Oldeman R. A. A. y P. B. Tomlinson. 1978.** Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- **Harper J. L. 1977.** Population biology of plants. Academic Press, New York, NY.
- **Harper J. L. y J. White. 1974.** The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- **Hattingh V. y J. H. Giliomee. 1989.** Pollination of certain *Leucadendron* species (Proteaceae). *S. AFR. J. BOT./S.-AFR. TYDSKR. PLANTKD* 55(4): 387-393.
- **Hawkeswood T. J. 1987.** Pollination of *Verticordia picta* (Myrtaceae) by scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologische Zeitschrift* 97(18): 257-260.
- **Hawkeswood T. J. 1993.** Observations on insect pollination of *Melaleuca lanceolata* Otto and *Verticordia picta* Endl. (Myrtaceae), *Leucopogon parviflorus* (Andr.) Lindl. (Epacridaceae) and *Eryngium pinnatifidum* Bunge (Apiaceae) in Western Australia.

Giornale Italiano di Entomologia 6(33): 239-242.

- **Henderson A. H. 1986.** A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review* 55: 221-259.
- **Henderson A. H., G. Galeano y R. Bernal. 1995.** Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Pp: 193.
- **Henderson A. H., Pardini R., dos Santos Rebello J. F., Vanin S. y D. Almeida. 2000.** Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia*. 52(2): 160-171
- **Herrera C. M. 1987.** Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90
- **Heywood V. H. e I. Baste. 1995.** Introduction. *En: Heywood, V. H. (ed.) Global Biodiversity Assessment.* Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- **Hoch G. A. y G. H. Alder. 1997.** Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology* 13: 51-58
- **Ibarra-Manríquez G. 1988.** The palms of a tropical rain Forest in Veracruz, Mexico. *Principes*, 32(4): 147-155
- **Ibarra-Manríquez G. 1992.** Fenología de las palmas en una selva cálida húmeda de México. *Bull. Inst. fr. ét. andines*. 21:669-683
- **Ibarra-Manríquez G. y S. Sinaca-Colín. 1997.** Parte II: Las plantas. Listados. Fanerógamas. *En: González E., Dirzo R. y R. C. Vogt (eds.) Historia Natural de Los Tuxtlas.* UNAM-IB-IE-CONABIO. Pp: 162-174
- **Irvine A. K. y J. E. Armstrong. 1990.** Beetle pollination in tropical forests of Australia. *En: Bawa, K. S. y Hadley, M. (eds.) Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants.* UNESCO, Paris and Parthenon, London
- **Jennersten O. 1988.** Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects, of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 4:359-366
- **Jennersten O. y S. G. Nilsson. 1993.** Insect flower visitation frequency and seed set production in relation to patch size of *Visccaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos* 68: 283-292
- **Johnson D. (ed.) 1996.** Palms: Their conservation and sustained utilization. Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland.
- **Kahn F. y J. J. de Granville. 1992.** Palms in forest ecosystems of Amazonia. *Ecological Studies*, 95. Springer-Verlag, Berlin.
- **Kearns C. A y D. W. Inouye. 1993.** Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot. Colorado, USA.

- **Kearns C. A y D. W. Inouye. 1997.** Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience* 47(5): 297-307
- **Kearns C. A., Inouye D. W. y N. M. Waser. 1998.** Endangered Mutualisms: The conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- **Kikkawa, J. 1986.** Complexity, diversity and stability. *En: Kikkawa J. y D. J. Anderson (eds.) Community Ecology: Patterns and Process.* Blackwell Scientific Publications. USA. 55-56p.
- **Klinkhamer P. G. L. y T. J. de Jong. 1990.** Effects of plant size, plant density and sex differential reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405
- **Klinkhamer P. G. L., de Jong T. J. y G. J. de Bruyn. 1989.** Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201-204
- **Krannitz P. G. y M. A. Maun. 1991.** An experimental study of floral display size and reproductive success in *Viburnum opulus*: importance of grouping. *Canadian Journal of Botany* 69: 394-399
- **Küchmeister H. 1997.** Reproduktionsbiologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet. Ph.D. Thesis. Justus Liebig-Universität Giessen.
- **Kunin W. E. 1992.** Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis eruroides* (Brassicaceae). *Oecologia* 91: 129-133
- **Kunin W. E. 1993.** Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145-2160
- **Kunin W. E. 1997.** Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 82: 225-234
- **Lamont B. B., Klinkhamer P. G. L. y E. T. F. Witkowski. 1993.** Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- **Lanly J.-P., Singh K. D. y K. Janz. 1991.** FAO's 1990 Reassessment of tropical forest cover. *Nature and Resources* 27: 21-26.
- **Laurance W. F. 1991.** Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation.* 57: 205-219.
- **Laurance W. F. 1994.** Rainforest fragmentation and the structure of small mammal

communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*. 69: 23-32

- **Laurance W. F. 1999.** Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91: 109-117
- **Laurance W. F. y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) 1997.** Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA.
- **Lawes Agricultural Trust (IACR-Rothamsted). 1998.** Genstat 5, Release 4.1. Cuarta Edición.
- **Lawton J. H. 1994.** What do species do in ecosystems? *Oikos*. 71: 367-374.
- **Lippok B., Gardine A. A., Williamson P. S. y S. S. Renner. 2000.** Pollination by flies, bees, and beetles of *Nuphar ozarkana* and *N. advena* (Nymphaeaceae). *American Journal of Botany* 87(6): 898-902.
- **Listabarth C. 1992.** A survey of pollination strategies in the Bactridinae. *Bull. Inst. fr. ét. andines*. 21:699-714
- **Listabarth C. 1996.** Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28(1):69-81,
- **Listabarth C. 1999.** The palms of the Surumoni area (Amazonas, Venezuela). I. Assemblage composition and survey of pollination strategies. *Acta Botanica Venezuelica*. 22(1):141-151.
- **López E. y C. Uquillas. 1997.** *Carpophilus hemipterus* (Coleoptera: Nitidulidae) as cherimoya (*Annona cherimolia* Mill.) pollination agent under controlled conditions. *Acta Entomologica Chilena* 21: 89-99.
- **Lovejoy T. E., Bierregaard R., Ryland A. B., Malcolm J. R., Quintela C. E., Harper L. H., Brown K. S., Powell A. H., Powell G. N., Schubart H. O. R. y M. B. Hays. 1986.** Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *En: Soulé, M. (ed.), Conservation Biology*. Sinauer Associates Sunderland, Mass. Pp: 257-285.
- **Lundberg S. y P. K. Ingvarsson. 1998.** Population Dynamics of Resource Limited Plants and their Pollinators. *Theoretical Population Biology* 54:44-49
- **Manly, B. F. J. 1997.** Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Segunda Edición. Chapman & Hall, London.
- **Martínez-Ramos M. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995a.** Seed dispersal and patch dynamics in tropical rain forests: a demographic approach. *Ecoscience*. 2(3): 223-229.
- **Martínez-Ramos M. y E. R. Álvarez-Buylla. 1995b.** Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*

56:121-153.

- **Martius C. F. P von (1823-50)** Historia Naturalis Palmarum, 3 vols., Munich
- **Matsumura C. e I. Washitani. 2001.** Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. Ecological Research 15(3): 307-322
- **Matthies D.; Schmid B. y P. Schmid-Hempel. 1995.** The importance of population processes for the maintenance of biological diversity. GAIA 4: 199-209
- **May R. M. 1990.** How many species? Philosophical Transaction of the Royal Society of London, B 330: 292-304
- **May R. M. 1992.** L'inventaire des espèces vivantes. Pour la Science 182: 30-35
- **May, R. M. 1975.** Patterns of species abundance and diversity. En: Cody M. L. y J. M. Diamond (eds.) Ecology and Evolution of Communities. The Belknap Press of Harvard University. Cambridge, USA.
- **McNeely J. A., Gadgil M., Levèque C., Padoch C. y K. Redford. 1995.** Human influences on biodiversity. En: Heywood (ed.) Global Biodiversity Assessment. Cambridge Univ. Press. Cambridge. Pp: 711-822
- **Mendoza A. y K. Oyama. 1999.** Ecology, management and conservation of potentially ornamental palms. Acta Horticulturae. 486:79-86.
- **Mendoza A. y M. Franco. 1998.** Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. American Journal of Botany. 85(4):521-527.
- **Mendoza, A. 1981.** Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en *Astrocaryum mexicanum*. Tesis Licenciatura (Biologo). Facultad de Ciencias. UNAM.
- **Mendoza, A. 1994.** Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis Doctorado (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- **Mills L. S. y P. E. Smouse. 1994.** Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. American Naturalist. 144: 412-431
- **Miranda F. y E. Hernández-X. 1963.** Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28:29-179
- **Moraes M. y J. Sarmiento. 1992.** Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en el bosque de galería (Depto. Beni, Bolivia). Bull. Inst. fr. ét. andines. 21:685-698.
- **Moraes M., Galeano G., Bernal R., Balslev H. y A. Henderson. 1995.** Tropical Andean palms (Arecaceae). En: Churchill, S. P.; Balslev, H.; Forero, E. y J. L., Luteyn.

(eds.) Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden. New York. Pp: 473-487

- **Mora-Urpí J. y E. M. Solís. 1980.** Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae). Revista de Biología Tropical, 28(1): 153-174
- **Murcia C. 1995.** Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution. 10: 58-62
- **Morisita, M. 1959.** Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyuhu Univ., Ser. E. (Biol.) 3: 65-80.
- **Morisita, M. 1971.** Composition of I $\delta$ -index. Res. Popul. Ecol. 13:1-27.
- **Murcia C. 1996** Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. En Forest Patches in Tropical Landscapes, ed. J. Schelhas, R. Greenberg, Washington, DC. Island pp: 19-36.
- **Murren, C. J. 2002.** Effects of habitat fragmentation and pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. Journal of Ecology 90:100-107
- **Mustajarvi K., Siikamaki P., Ryttonen S. y A. Lammi. 2001.** Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. Journal of Ecology 89: 1, 80-87.
- **Myers N. 1984.** The Primary Source: Tropical Forests and Our Future. W. W. Norton, New York
- **Myers N. 1988.** Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. The Environmentalist 8(3):187-208
- **Myers N. 1989.** Deforestation Rates in Tropical Countries and Their Climatic Implications. Friends of the Earth, Washington, DC.
- **Myers N. 1993.** Tropical Forests: The main deforestation fronts. Environmental conservation. 20(1): 9-16.
- **Nason J. D. y J. L. Hamrick. 1997.** Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: Two case studies of neotropical canopy trees. Journal of Heredity 88(4): 264-276.
- **National Research Council (NRC). 1992.** Conserving biodiversity: A research agenda for development agencies. National Academy Press, Washington, D. C.
- **Niemela J. 2001.** Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. European Journal of Entomology 98(2):127-132.
- **Noble I. R. y R. Dirzo. 1997.** Forests as human-dominated ecosystems. Science 277:

- **Olesen J. M. y S. K. Jain. 1994.** Fragmented plant population and their lost interactions. *En: Loeschcke, V.; Tomiuk, J. y S. K., Jain (eds.) Conservation Genetics.* Basel: Birkhäuser. Pp: 417-426.
- **Oyama K. 1987.** Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- **Oyama K. 1990.** Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology.* 78(3): 648-663.
- **Oyama K. 1991.** Seed predation by a curculionid beetle on the dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Principes* 35(3):156-160.
- **Oyama K. y A. Mendoza. 1990.** Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica.* 22(2):119-123.
- **Oyama K. y R. Dirzo. 1991.** Ecological aspects of the interaction between *Chamaedorea tepejilote*, a dioecious palm and *Calyptocephala marginipennis*, a herbivorous beetle, in a Mexican rain forest. *Principes* 35(2):86-93.
- **Peakall R. y M. A. Sydes. 1996.** Defining priorities for achieving practical outcomes from the genetic studies of rare plants. *En: Stephens, D. y S. Maxwell (eds.) Back from the Brink: Refining the threatened species recovery process.* Surrey Beatty & Sons, Sydney. Pp: 889-892
- **Pedersen H. B. 1994.** Management, extractivism and commercial use of wild palms in Ecuador. *En: Ríos, M. y H. B. Pedersen. (eds.) Las palmas y el hombre.* ABYA-YALA. Quito, Ecuador. Pp: 12-22
- **Pellmyr O. y L. B. Thien. 1986.** Insect reproduction and floral fragrances: Keys to the evolution of the Angiosperms? *Taxon* 35:76-85
- **Peres C. A. 1994.** Composition, density, and fruit phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- **Phillips O. L. 1997.** The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation.* 6: 291-311
- **Pinard M. A. 1993.** Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14
- **Piñero D. y J. Sarukhán. 1982.** Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology.* 70(2):461-472.

- **Piñero D., Sarukhán J. y E. González. 1977.** Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 37: 69-118.
- **Piñero D., Sarukhán J. y P. Alberdi. 1982.** The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. Journal of Ecology. 70(2):473-481
- **Prance G. T. y J. R. Arias. 1975.** A study of the floral biology of *Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby (Nymphaeaceae. Acta Amazonica 5:109-139.
- **Quinn J. F. y S. P. Harrison. 1988.** Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. Oecologia. 75: 132-140
- **Ranta P., Blom T., Niemelä J., Joensuu E. y M. Siitonen. 1998.** The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest remnants. Biodiversity and Conservation. 7: 385-403
- **Rathcke B. J. y E. S. Jules 1993.** Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. Current Science. 65(3): 273-277,
- **Reid W. V. y D. R. Miller. 1989.** Keeping options alive: the scientific basis for conserving biodiversity. World Resources Institute, Washington, D. C.
- **Richards C. M., Church S. y D. E. MacCauley. 1999.** The influence of population size and isolation on gene flow by pollen in *Silene alba*. Evolution 53: 63-73
- **Richards P. W. 1952.** The Tropical Rain Forest. Cambridge, Cambridge University Press.
- **Rodrigues-Lima R. 1955.** Observações sobre a pupunheira. Notas Agronómicas (Belém) 2:62-65.
- **Rodríguez M. del C., Orozco-Segovia A., Sánchez-Coronado M. E. y C. Vázquez-Yañes. 2000.** Seed germination of six mature neotropical rain forest species in response to dehydration. Tree Physiology. 20(10):693-699.
- **Roll J., Mitchell R. J., Cabin R. J. y D. L. Marshall. 1997.** Reproductive success increases with local density of conspecifics in the desert mustard *Lesquerella fendleri*. Conservation Biology 11: 738-746
- **Sakai S. y T. Inoue. 1999.** A new pollination system: Dung-beetle pollination discovered in *Orchidantha inouei* (Lowiaceae, Zingiberales) in Sarawak, Malaysia. American Journal of Botany 86(1): 56-61.
- **Sakai S., Momose K., Yumoto T., Kato M. y T. Inoue. 1999.** Beetle pollination of *Shorea parvifolia* (section Mutica, Dipterocarpaceae) in a general flowering period in Sarawak, Malaysia. American Journal of Botany 86(1): 62-69.

- **Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., LeRoy Poff N., Sykes M. T., Walter B. H., Walker M. y D. H. Wall. 2000.** Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 0: 1-5
- **Sánchez-Cordero V. y R. Martínez-Gallardo. 1998.** Post-dispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 14(2):139-151.
- **Sarukhán J., Martínez-Ramos M., y D. Piñero. 1984.** The analysis of demographic consequences. *En: Dirzo R. y J. Sarukhán (eds.) Perspectives on plant population ecology.* Sinauer, Sunderland, Ma. Pp: 83-106.
- **SAS Institute Inc. 1989-1997.** JMP ver 3.2.1
- **Saunders D. A., Hobbs R. J. y C. R. Margules. 1991.** Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1):18-32.
- **Schatz G. 1990.** Some aspects of pollination biology in Central American forests. *En: Bawa, K. S. y Hadley, M. (eds.) Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants.* UNESCO, Paris and Parthenon, London
- **Schmitt J. 1983.** Flowering plant density and pollinator diversity and abundance in orchard and uncultivated habitat in the Okanagan Valley, British Columbia. *Canadian Entomology*. 119: 735-745
- **Seeman B. C. 1856.** Popular history of the palms and their allies. London
- **Shafer C. L. 1990.** Nature Reserves: Island theory and conservation practice. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- **Sih A. y M. Baltus. 1987.** Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68:1679-1690
- **Skole D. y C. Tucker. 1993.** Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978-1988. *Science* 260:1905-1910
- **Smith F. D. M., May R. M., Pellew R., Johnson T. H. y K. R. Walther. 1993.** How much do we know about the current extinction rate? *Trends in Ecology and Evolution*. 8: 375-378
- **Sowig P. 1989.** Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78:550-558.
- **Spruce R. 1871.** Palmae amazonicae siver Enumeratio Palmarum in Itinere svo per Regioned Americanae Aequatoriales Lectarum. *Journal of the Linnean Society of Botany*

11, 65-183

- **Stat-Soft Inc. 2000.** STATISTICA ver. 5.5
- **Steffan-Dewenter I. y T. Tscharntke. 1999.** Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440
- **Steffan-Dewenter I. y T. Tscharntke. 2000.** Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3(5):449-456.
- **Steiner K. E. 1998.** The evolution of beetle pollination in a South African orchid. *American Journal of Botany* 85(8):1180-1193.
- **Svenning J. C. 1998.** The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 7: 1529-1537
- **Svenning J. C. 2001.** On the role of micro environmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*. 67(1): 1-53
- **Syed R. A. 1979.** Studies on oil palm pollination by insects. *Bulletin of Entomological Research*. 69(2):213-224.
- **Tang W. 1987.** Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). *American Journal of Botany* 74(1): 90-99.
- **Terborgh J. 1986.** Community aspects of frugivory in tropical forests. *En: Estrada, A. y Fleming, T. H. (eds.) 1986. Frugivores and Seed Dispersal.* Junk Publishers, Dordrecht
- **Terborgh J. 1992.** Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*. 42: 283-292. Pp: 371-384.
- **Tokeshi, M. 1993.** Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research*. 24: 111-186.
- **Tomlinson P. B. 1990.** The structural biology of the palms. Oxford University Press. New, York. 477p.
- **Trumbo S. T. y P. L. Bloch. 2000.** Habitat fragmentation and burying beetle abundance and success. *Journal of Insect Conservation* 4(4): 245-252.
- **Turner I. M. 1996.** Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- **Uhl N. W. y H. E. Jr. Moore. 1973.** The protection of pollen and ovules in palms. *Principes* 17: 11-149.
- **Uhl N. W. y H. E. Jr. Moore. 1977.** Correlations of inflorescence, flower structure, and

floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* 9(3):170-190.

- **Uhl N. W. y J. Dransfield. 1987.** Genera palmarum: A classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr. L. H. Bailey Hortorium; International Palm Society, Lawrence, K. S
- **Valencia R., Balslev H., Paz G. y C. Mio. 1994.** High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28
- **van Treuren R., Bijlsma R., Ouborg N. J. y W. van Delden. 1993.** The effects of population size and plant density on outcrossing rates in locally endangered *Salvia pratensis*. *Evolution* 47: 1094-1104
- **Vázquez-Yañes C. y J. R. Toledo. 1989.** El almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales. Problemas y aplicaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 49: 61-69.
- **Vovides A. P. y M. A. Garcia Bielma. 1994.** A study of the *in situ* situation of four species of threatened understory palms of the genus *Chamaedorea* in the wild in the state of Veracruz, Mexico. *Principes*. 38(2):109-113.
- **Wallace A. R. 1853.** The palm trees of the Amazon and their uses. John van Voorst, London
- **Warburton C. L., James E. A., Fripp Y. J., Trueman S. J. y H. M. Wallace. 2000.** Clonality and sexual reproductive failure in remnant populations of *Santalum lanceolatum* (Santalaceae). *Biological Conservation* 96:45-54.
- **Watkinson A. R. y J. White. 1985.** Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 313:31-51
- **Webb G. A. 1987.** Beetle visitors to flowers of *Angophora hispida* (Sm.) D. Blaxell (Myrtaceae) and some other *Angophora* in the Sydney region. *Australian Zoologist* 23(4): 59-62.
- **Whitmore T. C. 1975.** Tropical rainforests of the Far East. Clarendon Press, Oxford. p. 339
- **Whitmore T. C. 1997.** Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *En: Laurance, W. F., Bierregaard, R. O. (eds.), Tropical forests remnants: Ecology, management and Conservation of fragmented communities.* University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp: 3-12.
- **Whitmore T. C. and J. A. Sayer. (eds.) 1992.** Tropical Deforestation and Species Extinction. Chapman and Hall, London.

- **Wilson E. O. 1985.** The biological diversity crisis: a challenge to science. *Issues in Science and Technology* (Fall): 20-29
- **Wilson E. O. 1988** (eds.), *Biodiversity*. 3-18. National Academy Press, Washington, DC
- **Wilson E. O. y E. O. Willis. 1975.** Applied biogeography. En: Cody, M. L y Diamond, J. M. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. 522-534. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- **Williams N. H. 1983.** Floral fragrances as cues in animal behavior. *En: Jones C. E. y R. J. Little* (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold Co. Inc. N. Y. Pp: 50-72.
- **Woodroffe R. y J. R. Ginsberg. 1998.** Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280(5372): 2126-2128
- **Young A. y N. Mitchell. 1994.** Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zeland. *Conservation Biology*. 67: 63-72.
- **Young A., Boyle T. y T. Brown. 1996.** The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 11(10): 413-418.
- **Young H. J. 1986.** Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73: 931-944
- **Young H. J. 1988a.** Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology* 69(3): 832-844.
- **Young H. J. 1988b.** Neighborhood size in a beetle pollinated tropical aroid: Effects of low density and asynchronous flowering. *Oecologia* 76(3) 461-466.
- **Young H. J. 1990.** Pollination and reproductive biology of an understory neotropical aroid. *En: Bawa, K. S. y Hadley, M.* (eds.) *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. UNESCO, Paris and Parthenon, London
- **Zabel J. y T. Tschardtke. 1998.** Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116(3):419-425.
- **Zenteno, L. 2001.** Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la herbivoría de *Chamaedorea alternans* (Arecaceae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura (Biología). Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.