COMPONENTES FENOLOGICOS DEL SISTEMA DE CRUZAMIENTO
MONOICO DE *CNIDOSCOLUS SPINOSUS* (EUPHORBIACEAE)
EN JALISCO

STEPHEN H. BULLOCK¹

RESUMEN

Una jerarquía de rasgos fenológicos define las oportunidades de cruzamiento en una población de *Cnidoscolus spinosus* en una selva tropical caducifolia en el occidente de México. En cualquier árbol dado, las inflorescencias se desarrollan más o menos sincronicamente y todas presentan flores femeninas y masculinas. Solamente se desarrollan flores femeninas en las posiciones inferiores de ramificación, pero más tarde sólo se desarrollan flores masculinas. El traslape del periodo de madurez de flores masculinas y femeninas es poco común en una inflorescencia o entre inflorescencias: los árboles son funcionalmente masculinos o femeninos en un momento dado. La sincronía interarbórea puede entonces reducir el éxito de la reproducción. La asincronía se consigue en parte por diferencias en el comienzo de la floración, y también por la varianza en la duración de los ciclos individuales de floración. La presencia de dos o tres ciclos de floración por árbol durante una estación (para la población) aumenta sus oportunidades reproductivas.

ABSTRACT

A hierarchy of phenological features defines the opportunities for breeding in a population of *Cnidoscolus spinosus* in a tropical deciduous forest in western Mexico. On any one tree, inflorescences develop in rough synchrony and all present flowers of both sexes. Only female flowers develop at the lowest ranks of ramification but only males develop later. Overlap of the mature period of flowers of both sexes is uncommon on one inflorescence of between inflorescences: individual trees are functionally female or male at any moment. Inter-tree synchrony may thus reduce successful breeding. Asynchrony is achieved in part by differences in the onset of flowering, but also by variance in the length of individual flowering cycles. The occurrence of two or three cycles per tree during one season for the population increases its breeding opportunities.

¹ Estación de Biología Chamela (UNAM), Apartado Postal 21, San Patricio, Jalisco 48980, México.

INTRODUCCION

Las oportunidades de cruzamiento entre plantas individuales están definidas por la compatibilidad genética y la accesibilidad física. Esta última incluye no solamente proximidad espacial, sino un traslapo temporal de las funciones femenina y masculina. Las plantas bisexuales encaran la disyuntiva de (i) presentar ambos sexos simultáneamente, aumentando así las oportunidades de autopolinizacin, o (ii) de presentar fases de cada sexo separadamente, limitando así el entrecruzamiento a plantas en la otra fase, *i.e.* más o menos precisamente "desincronizadas." Esta última situación no es rara, sin embargo, en especies hermafroditas o monóicas (Cruden & Hermann-Parker, 1977; Bullock, 1981). Las complicaciones potenciales de tal mecanismo de cruzamiento son múltiples, ya que pueden ser afectadas por la fenología del desarrollo a varios niveles de organización, p. ej., dentro de flores y entre ellas, en inflorescencias, individuos y poblaciones. El presente estudio trata de definir los componentes fenológicos del sistema monóico de reproducción de *Cnidocolus spinosus* Lundell (Euphorbiaceae) y determinar la importancia relativa de estos componentes.

MATERIALES Y METODOS

El sitio de estudio fue la Estación de Biología Chamela, una reserva ecológica del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. La estación se localiza aproximadamente a 19°30' lat. N. y 105°03' long. W., a 2 km del Océano Pacífico, en el Estado de Jalisco. Se dispone de datos de precipitación de 5 años (1977-1981). La precipitación total anual y el número de días lluviosos fueron, respectivamente, 643 mm en 54 días, 771 mm en 64 días, 744 mm en 43 días, 632 mm en 51 días y 843 mm en 53 días. La mayoría de las lluvias se restringen al período de junio a octubre.

El tipo de vegetación de la reserva es "selva tropical caducifolia" (Rzedowski, 1978), excepto la selva subcaducifolia en las cañadas grandes y arroyos. Se ha encontrado que *C. spinosus* es igualmente abundante en pendientes o en terrenos planos, aunque la gran mayoría de las especies arbóreas tiene marcadas diferencias en abundancia entre tales sitios (L. A. Pérez Jiménez, com. pers.). Sin embargo, *C. spinosus* es más abundante en sitios con fuerte perturbación, y la totalidad de las muestras para este estudio se localizaron en las márgenes de brechas o cerca de ellas, en una longitud de 3 km principalmente a los largos de las márgenes del Arroyo Zarco.

Se observó una muestra de 78 árboles cada semana hacia mediodía, desde el 31 de mayo 1980 hasta el 23 de agosto 1980, excepto en la semana del 26 de julio. Para 4 árboles selectos se marcaron sus inflorescencias y éstas se observaron diariamente durante 4 semanas. Se marcaron flores individuales en varios árboles y se definió la longevidad de aquellas. Se anotaron las posiciones de flores de ambos sexos, en 5 inflorescencias de cada uno de 5 árboles observados.

Las inflorescencias y las hojas están restringidas a las puntas de las ramas. Así, pueden describirse los tamaños de los árboles muestreados por el número de puntas de ramas por árbol (Tabla 1). Arquitectónicamente, la ramificación es dicotómica o tricotómica, de manera que todas las puntas de las ramas son casi iguales en altura y tamaño. Los árboles pierden las hojas durante la estación seca, incluyendo el primero o segundo mes de floración en 1980.

COMPONENTES FENOLOGICOS DEL CRUZAMIENTO EN *CNIDOSCOLUS*

Tabla 1. Distribución de frecuencias de tamaño (con base en el número de puntas de crecimiento de los árboles muestreados (n = 78).

	Número de puntas de crecimiento						
	<u>1-10</u>	<u>11-20</u>	<u>21-30</u>	<u>31-40</u>	<u>41-50</u>	<u>51-100</u>	<u>101-150</u>
% árboles	28%	32	14	4	8	9	5

RESULTADOS

1. Morfología

Las inflorescencias se encuentran en las puntas de casi todas las ramas (1-2 por rama). La inflorescencia se ramifica en patrón dicotómico, aunque tricotómico en la primera división y ocasionalmente más arriba. Las flores, localizadas en las puntas de los pedúnculos, son solitarias, pero pedúnculos subsecuentes son laterales a la flor y opuestos entre sí. Debido a esta estructura regular, las posiciones de todas las flores pueden describirse por sus rangos en la secuencia de ramificación de la inflorescencia. Igualmente, el número de flores en cualquier rango, es, por lo regular, el doble del número en el rango inferior siguiente. Así en la sucesión de desarrollo, las flores en los rangos sucesivos son en número de 1, 3, 6, 12, 24, 48, 96, 192 en una inflorescencia ramificada siete veces.

Las flores son unisexuales. Ambos sexos se encuentran presentes en cada inflorescencia, pero sólo se desarrollan flores femeninas en los rangos inferiores y masculinas en los superiores. Aunque el rango en el cual el sexo cambia es variable entre inflorescencias y árboles, la frecuencia con que ocurren ambos sexos en un rango mismo en una inflorescencia es insignificante. En la muestra analizada aquí, el 50% de todas las flores femeninas fueron producidas en los rangos 1-3, y el 100% de ellas quedó dentro de los rangos 1-4 (incluyendo hasta c. 22 flores), mientras que las inflorescencias siguieron creciendo hasta 6-8 rangos en el 75% de la muestra (incluyendo c. 382 flores en 7 rangos).

2. Fenología

A. Flores

Las flores de los dos sexos tienen una diferencia muy marcada en su longevidad (Tabla 2). Todas las flores femeninas duraron cuando menos dos días en condiciones

Tabla 2. Distribución de frecuencias de longevidad de flores femeninas (con base en condición del estigma) y masculinas (con base en su abscisión).

		Número de días				
		1	2	3	4	5
% sobrevivencia, {	femeninas	100%	100	54	3	0
	masculinas	100%	0	0	0	0

aparentemente receptivas, y un poco más de la mitad duró otra mañana más; sin embargo, solamente el 3% persistió hasta la cuarta mañana. En contraste, las flores masculinas se desprendieron en la tarde del primer día.

B. Inflorescencias

Debido a que las flores femeninas ocupan las posiciones inferiores en cada inflorescencia, estas maduran antes que las flores masculinas. La fase masculina es más prolongada de lo que se esperaría en función del número de rangos y la longevidad de las flores. Aunque la ramificación aumenta rápidamente el número de flores en cada rango, no todas las flores de igual rango maduran el mismo día. Este patrón se puso en evidencia en recuentos diarios de flores masculinas (5 inflorescencias en cada uno de 4 árboles) durante periodos de 11-28 días (pero ninguno abarcando una fase masculina completa).

C. Árboles

En cada árbol, las puntas de las ramas no se comportan independientemente; más bien, un grupo de inflorescencias sobre toda la copa se desarrolla, madura, y termina de florecer. Ciclos posteriores a menudo siguen al primero. Dentro de un ciclo, la duración de cada fase sexual puede describirse por el número de observaciones semanales consecutivas en las que estaban presentes flores de un sexo.

La Tabla 3 muestra que más del 90% de las fases femeninas duró una o dos observaciones semanales. En contraste, la fase masculina duró 3 o 4 observaciones en un poco menos del 50% de los casos. Además, la variación en duración fue mucho mayor para las masculinas que para las femeninas. El porcentaje substancial de fases masculinas que "terminaron" en "cero" observaciones (Tabla 3) se debe a dos causas. 1) Varios árboles abortaron la totalidad o casi totalidad de botones masculinos, quizá debido a limitaciones energéticas o hídricas. 2) Muchas inflorescencias —incluyendo todas en unos pocos árboles— fueron destruidas por abejas trigónidas que masticaron el pedúnculo de la inflorescencia.

Durante las observaciones semanales se observó un traslape de las fases femeninas y masculinas entre inflorescencias en árboles individuales. De los 105 cambios femenino

Tabla 3. Distribución de frecuencias de duración de fases sexuales en árboles individuales, a través de observaciones semanales y tomando datos de todos los ciclos*

	Número de observaciones consecutivas										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
femenina	3%	51	52	3	0	0	0	0	0	0	0
masculina	11%	9	11	25	23	13	5	1	0	2	0

* Las fases incompletamente observadas no se incluyen en este análisis, excepto en relación con la fecha de 26 de julio; en este caso se hizo una correlación cuando una fase continuó del 19 de julio al 3 de agosto; pero no se hizo corrección a ninguno de los sexos para árboles que cambiaron fases durante este periodo.

COMPONENTES FENOLOGICOS DEL CRUZAMIENTO EN *CNIDOSCOLUS*

a masculino presentes durante los tres meses (excluyendo aquellos alrededor del 26 de julio), se observó un traslazo de las fases en 13.3% de los casos. Esto probablemente subestima la frecuencia de traslazo, que en general debe durar unos pocos días. Un claro intervalo entre las fases se hizo patente con una frecuencia un poco menor (7.6%) dentro de los ciclos (no hubo floración durante una o más observaciones).

El elemento final de fenología individual es el número de ciclos de floración acaecidos durante toda la estación. De los 78 árboles observados, sólo uno no sobrepasó un ciclo individual, y cerca de 70% estaban en un tercer ciclo a finales de agosto. No se sabe si se iniciaron nuevos ciclos en septiembre 1980; sin embargo, en 1981 ninguno de los árboles tenía flores femeninas el 10 de septiembre o después, y solamente 14% llevaban algunas flores masculinas en esa fecha.

El traslazo intra-individual de fases femeninas y masculinas puede presentarse también en estas transiciones entre ciclos, esto es, durante el cambio de masculino a femenino. Sólo el 7% de las transiciones ($n=100$) mostró tal traslazo durante las observaciones semanales, pero en 70% de los casos hubo una o más semanas sin floración. (Por la frecuencia de observación no se puede decir si hubo o no traslazo en el otro 23%.) Del número total de traslazos intra-individuales de floración masculina y femenina ($n=21$), el 33% ocurrió entre ciclos pero el 67% ocurrió dentro de un ciclo.

D. Población

El periodo de floración para la población en estudio en 1980 se extendió cuando menos desde principios de mayo a agosto. La intensidad de la floración en este periodo, definida por el número de árboles en flor, fue más uniforme que normalmente distribuida a través de la estación (Tabla 4). Sin embargo, puesto que cada uno de los árboles tenía 2-3 ciclos de floración, la composición de la población activa cambió frecuentemente. Es notable que, a través de casi toda la estación, cerca del 20% de los árboles no estaban floreciendo en cada observación.

Más apreciable que la variación en la intensidad fue la variación en la proporción de sexos. Entre todas las observaciones semanales, los números relativos de árboles en cada fase variaron de 1 femenino: 7 masculinos a 1 femenino: 1.4 masculinos (Tabla 4). Sólo dos observaciones mostraron una proporción sesgada hacia femenino mayor de 1:2 (semanas 5 y 6).

Tabla 4. Distribución poblacional de la sexualidad y la proporción sexual a través de la estación de floración. (Nota: no se hizo observación en semana 9.)

		Semana											
		1	2	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13
% árboles	femenino	26%	10	19	20	26	32	26	17	22	24	19	17
	♂ ♀	0	3	1	5	3	3	1	1	1	3	4	3
	masculino	72%	72	58	50	42	46	54	64	56	54	45	45
	estéril	2%	15	22	24	30	19	19	18	20	19	24	28
N ♂/♀	N =	2.8	6.9	3.0	2.4	1.6	1.4	2.1	3.8	2.6	2.2	2.3	2.7

DISCUSION

Los patrones intra-arbóreos de maduración floral en *C. spinosus* deben resultar en una reproducción predominantemente xenógama. La "dioecia temporal" (Cruden & Hermann-Parker, 1977) es lograda por los árboles que tienen una notable integración fenológica. Dentro de una inflorescencia la antesis progresa regularmente de botones proximales a botones distales, y dentro del número creciente de ramas, todos los botones de rango N en la ramificación típicamente florecen antes que aquellos de rango N+1. Las posiciones proximales producen exclusivamente flores femeninas; subsecuente a la maduración de éstas se presenta un periodo de esterilidad antes de que los rangos superiores pasen a ser activos y produzcan flores masculinas. Por otra parte, a pesar del alejamiento fisiológico de otras ramas vegetativas, todas las inflorescencias de la copa (del árbol) están notablemente sincronizadas. Así, cada árbol presenta una fase femenina de flores pistiladas durante varios días y después una fase masculina de flores estaminadas durante varias semanas. Ya que no todas las flores masculinas en el rango N de todas las inflorescencias abren el mismo día, no todas las inflorescencias en un árbol terminan de florecer el mismo día. Sin embargo, el segundo y tercer ciclos de inflorescencias de la copa típicamente no comienzan la antesis hasta que ha pasado un lapso de tiempo substancial desde que todas las inflorescencias del ciclo anterior han terminado. Este patrón fenológico no es, sin embargo, rígidamente mecanicista y la coexistencia (poco común) de flores de uno y otro sexos puede detectarse como traslapo tanto entre fases de un ciclo como entre ciclos.

Si la maduración de las flores corriera pareja con la ramificación de la inflorescencia, habría poca diferencia entre la duración de las fases masculina y femenina, y la intensidad de la floración —notablemente en la fase masculina— aumentaría exponencialmente. De hecho, la maduración floral es mucho más lenta. Así la intensidad de la floración masculina se mantiene sin aumento y su duración se prolonga grandemente. Esto explica el sesgo grande y consistente en la proporción sexual entre árboles.

Este rasgo puede también tener consecuencias importantes en el comportamiento de los polinizadores, ya que el desplazamiento de planta a planta es esencial para el sistema de reproducción cruzada. La actividad prolongada de polinizadores individuales en un árbol de *C. spinosus* resultaría raramente en autopolinización desventajosa. Pero una tasa restringida de maduración y, por lo tanto, una provisión limitada de flores, puede inducir más desplazamiento de planta a planta (Augsburger, 1980).

Puesto que los cambios en expresión sexual de un individuo no ocurren diariamente, la relación de su comportamiento con otros miembros de la población es crucial para la fecundación cruzada. Si todos los árboles fueran sincrónicos durante el período de floración, no habría virtualmente oportunidad para la reproducción, ya que la población sería enteramente unisexual la mayoría del tiempo. La asincronía entre árboles puede realizarse por diferencias en el momento que principia la floración, aspecto no estudiado, pero esto dejaría a los árboles tempraneros (i) con pocos consortes o (ii) con consortes muy diseminados. Aún más, su adecuación se derivaría de las flores masculinas en tanto que las femeninas se desperdiciarían. Otro rasgo desincronizador es la diferencia entre árboles en la duración de fases; así árboles que inician la floración al mismo tiempo pueden de todas formas estar rápidamente y grandemente desincronizados; obviamente, las diferencias absolutas más grandes son posibles por la variación en la fase masculina. Sin embargo, el valor de la asincronía es limitado, a menos que los árboles puedan cambiar de sexo más de una vez durante una estación. La contribución exitosa de polen y óvulos de una planta, en vez de sólo uno u otros, está ligada, no

COMPONENTES FENOLOGICOS DEL CRUZAMIENTO EN *CNIDOSCOLUS*

solamente con la asincronía, sino con la existencia de varios ciclos de floración por individuo.

Se han estudiado algunos aspectos del sistema de cruzamiento de *C. urens*, una especie herbácea de Guanacaste, Costa Rica. (Bawa *et al.*, 1982 ms.). En este caso, el traslape de fases dentro de inflorescencias es poco frecuente, aunque no presentaron datos. En comparación con *C. spinosus*, el elemento más importante de su fenología es la desincronización entre inflorescencias, por lo cual no existen ciclos y casi todas las flores femeninas tienen consortes en la misma planta; *C. urens* es autocompatible. Por la longevidad de la fase masculina, probablemente para algunos individuos hay días en que presentan sólo flores masculinas, pero estos no fueron reportados. También en contraste con *C. spinosus* hay poca variación en número de inflorescencias por individuo en *C. urens* (10.5 ± 0.6). En otra especie herbácea, *C. texanus*, las varias inflorescencias de una planta son sincrónicas entre sí, siendo la planta funcionalmente macho o hembra en un momento dado, como en *C. spinosus* (Perkins *et al.*, 1975). Aunque no se cuantificó, en *C. texanus* ocurre un traslape entre fases, y las plantas son autocompatibles; no se notaron ciclos múltiples.

Los ciclos múltiples son también importantes para algunas palmas monóicas, en las cuales las fases masculinas y femeninas está completamente separadas (Schmid, 1970; Essig, 1971; Bullock, 1981; Pedroza, 1982). Algunas especies de palmas de antesis diurna difieren de *Cnidoscolus* spp. en que la larga fase masculina (± 2 semanas) precede a la corta fase femenina (unos pocos días) (Bullock, 1981), no viceversa, de manera que los polinizadores pueden estar condicionados a hacer visitas antes de la fase femenina. En *Cnidoscolus* spp. las flores femeninas maduran antes de estar escondidas en la inflorescencia creciente, ocupando así los rangos de ventajas fisiológicas y estructurales, y dejando posiciones más variables en su número y maduración a las flores masculinas gastables. En las inflorescencias racemosas de *Croton pseudoniveus*, otra Euphorbiaceae monóica de Chamela, no existe secuencia fija de floración y las flores basales femeninas abren a menudo al mismo tiempo que las masculinas de rangos más altos.

¿Presenta el aumento de tamaño vegetativo un dilema en la reproducción exitosa y sexualidad efectiva como resultado de ser la fase masculina más prolongada en árboles grandes que en pequeños? A menos que la atracción de nuevos polinizadores se mantenga constante, los mayores números de flores masculinas por copa pueden eventualmente disminuir el desplazamiento de polinizadores de un árbol a consortes potenciales. Sin embargo, el mantener una tasa particular de antesis por estrato a través de cambios de 1 a 100 (o más) inflorescencias, en vez de una tasa constante por inflorescencia, requeriría una integración extraordinaria. Aún más, el aumento resultante en duración de la fase masculina restringiría las oportunidades para ciclos múltiples y fecundidad aumentada en semillas.

No hay razón para suponer que los resultados numéricos particulares de estas observaciones sean generales para esta población. En otras especies genéticamente monóicas, el principio de la floración y su duración e intensidad en cada sexo, están sujetos a variación en tamaño (Policansky, 1980) y/o edad de las plantas (Peters, 1981), daño por herbívoros (Hendrix & Trapp, 1981), luz disponible (Gregg, 1975), y quizás agua disponible. Para el entendimiento de tales efectos en *C. spinosus* hace falta aún el análisis experimental. En Chamela hay, ciertamente, variación climática significativa entre años, por ej., en la intensidad de las lluvias de febrero, usualmente 1-3 chubascos es a veces suficiente para hacer que muchas especies produzcan hojas en medio de la estación seca. Los herbívoros en *C. spinosus* son conspicuos: en agosto algunos árboles

pueden estar infestados con grandes cantidades de larvas de lepidópteros con el potencial para defoliar árboles enteros. Como ya se hizo notar, las abejas trigónidas pueden destruir muchas inflorescencias, aparentemente al recolectar la cera cuticular. Otro problema interesante es saber si los árboles que se encuentran apretujados en el interior de la selva difieren en fenología o en proporciones de sexos florales con respecto a los árboles más esparcidos que carecen de interferencia por el dosel. En la actualidad sólo puede sugerirse que un porcentaje notable de puntas de rama no florecen en árboles en condiciones de apretujamiento, como se indica por la frecuencia de las asimetrías de la ramificación en las copas.

Las principales limitaciones de este estudio son fácilmente reconocibles.

1) Esta caracterización del sistema de cruzamiento está basada en observaciones de categorías ("sexo de las flores presentes") y no en aspectos cuantitativos ("número de flores presentes de cada sexo"). Sin embargo, es aparente que el bosquejo del sistema está representado adecuadamente por datos de categorías y que el punto importante por aclarar, con observaciones cuantitativas diarias, ha sido identificado: la transición intracíclica entre las fases femenina y masculina. La limitación principal referente a la interpretación de estas observaciones por el momento, no es ni la cuantificación ni el intervalo entre observaciones, sino la falta de datos sobre la sincronía de la iniciación del primer ciclo.

2) La importancia del traslapo de las fases con respecto a la fecundidad femenina podrá ser determinada sólo cuando se haya determinado experimentalmente el grado de autocompatibilidad. Se ha encontrado autocompatibilidad en *C. texanus* (Perkins *et al.*, 1975) y *C. urens* (Bawa *et al.*, 1982 ms.).

3) Respecto a la fecundidad femenina, no se ha estudiado el éxito en la producción de semillas en los diversos ciclos, tampoco se ha dilucidado si están involucrados problemas ecológicos o fisiológicos. El fracaso masivo en la producción de semillas es, sin embargo, menos plausible que la interacción intra-arbórea con respecto a la fructificación y floración. Sería de interés el observar si la fructificación en una rama afecta la floración subsecuente en ella misma.

4) Finalmente, la generalidad de estos estudios deberá ser confrontada con más estudios de *C. spinosus*, incluyendo observaciones de árboles enclavados en la selva y de árboles en condiciones experimentales, y con el estudio comparativo de otras especies monóicas.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer la traducción hecha por el Dr. F. Chiang, y su revisión por el Dr. R. Dirzo y la Biol. H. Flores. Se ofrecieron comentarios útiles sobre el manuscrito por el Dr. F. Chiang, el Dr. Dirzo, y el M. en C. L. Alfredo Pérez-Jiménez.

LITERATURA CITADA

- AUGSPURGER, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- BAWA, K.S., C.J. WEBB, A.F. TUTTLE. 1982. The adaptive significance of monoecism in *Cnidoscolus urens* (Euphorbiaceae). Manuscrito.
- BULLOCK, S.H. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25: 101-105.

COMPONENTES FENOLOGICOS DEL CRUZAMIENTO EN *CNIDOSCOLUS*

- CRUDEN, R.W., S.M. HERMANN-PARKER. 1977. Temporal dioecism: an alternative to dioecism? *Evolution* 31: 863-866.
- ESSIG F. B. 1971. Observations on pollination in *Bactris*. *Principes* 15: 20-24.
- GREGG, K.B. 1975. The effect of light intensity on sex expression in species of *Cynoches* and *Catasetum* (Orchidaceae). *Selbyana* 1: 101--113.
- HENDRIX, S.D., E.J. TRAPP. 1981. Plant-herbivore interactions: insect-induced changes in host-plant sex expression and fecundity. *Oecologia* 49: 119-122.
- MORA-URPI, J., E.M. SOLIS. 1980. Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae). *Rev. Biol. Trop.* 28: 153-174.
- PEDROZA V. A.L. 1982 *Biología floral de Astrocaryum mexicanum* Lieb. (Palmae). Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- PERKINS, G., J.R. ESTES, R.W. THORP. 1975. Pollination of *Cnidoscolus texanus* (Euphorbiaceae) in south-central Oklahoma. *Southw. Naturalist* 20: 391-396.
- PETERS, C.M. 1981. Estudios autecológicos de *Brosimum alicastrum* Sw. en el norte de Veracruz. I. Floración, fructificación y dinámica reproductiva. **VIII Congreso Mexicano de Botánica**, p. 271. *Sociedad Botánica de México, México*.
- POLICANSKY, D. 1981. Sex choice an size advantage model in jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*). *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 78: 1306-1308.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetacion de Mexico*. Editorial Limusa, México.
- SCHMID, R. 1970. Notes on the reproductive biology of *Asterogyne maritima* (Palmae). I. Inflorescence and floral morphology; phenology. *Principes* 14: 3-9.