

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA

fenología y polinización de
Aristolochia grandiflora swartz
(aristolochiaceae) en costa rica

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA

luko hilje quiros


Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
1978

Fenología y polinización de Aristolochia grandiflora
Swartz (Aristolochiaceae) en Costa Rica

Luka Hilje Quirós

Tesis presentada a la Escuela de Biología,
Universidad de Costa Rica

APROBADA



Dr. F. Gary Stiles H.

Director de Tesis



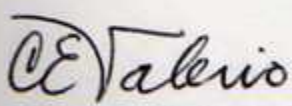
Dr. Luis A. Fournier O.

Miembro del Tribunal



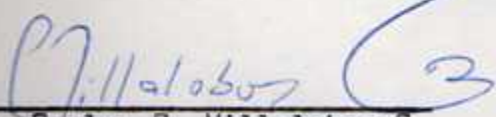
Lic. Sergio Salas O.

Miembro del Tribunal



Dr. Carlos E. Valerio G.

Miembro del Tribunal



M.Sc. Carlos R. Villalobos S.

Miembro del Tribunal

A la memoria de mi abuela materna,
luz infatigable en el oscuro sendero.
A la memoria siempre fiel y honrada
de mi padre, obrero de la vida.
A mi querida madre,
cántaro de amor, fe y abnegación.
A mis hermanos,
aunque no estemos todos presentes,
deuda eterna
con miras en un solo propósito.

AGRADECIMIENTO

Al Dr. F. Gary Stiles por su ejemplo y enseñanza de siempre y por la orientación brindada en este trabajo.

A los profesores Lic. Sergio Salas, Dr. Carlos E. Valerio, Dr. Luis A. Fournier y Carlos Villalobos M.Sc. por su estímulo y apoyo, sugerencias y corrección del texto original.

Al naturalista Luis D. Gómez por sus discusiones, estímulo, sugerencias y ayuda.

La identificación de la fauna la debo al Lic. Luis Fernando Jirón, Dr. Wayne Mathis (Smithsonian Institution, Washington, D.C.), Biólogo Francisco Fallas y Dr. Carlos E. Valerio; el análisis estadístico al Dr. Ramiro Barrantes y a la Bióloga Marta F. Veldez; las figuras al compañero Gerardo Rojas; el trabajo mecanográfico a la Sra. Nora Ma. Rojas Montero.

A la Lic. Deyanira Sequeira, Directora de la Biblioteca de la Universidad Nacional y el Dipl. Evangelos Stavrinides la ayuda en la consecución y traducción de alguna bibliografía.

Al Dr. Rolando Mendoza, Decano de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, al Lic. Juan Bertoglio, Director de la Escuela de Ciencias Biológicas, y a los compañeros y autoridades de la Universidad Nacional que me apoyaron para concluir esta investigación.

A tantos otros compañeros que sería extenso nombrar, por su estímulo y ayuda.

INDICE GENERAL

	<u>Página</u>
INDICE DE ILUSTRACIONES	vii
INDICE DE CUADROS	ix
RESUMEN	1
INTRODUCCION	3
REVISION DE LITERATURA	
1. Fenología de plantas herbáceas en la región neotropical	6
2. Biología de <u>Aristolochia grandiflora</u>	
2.1. Distribución geográfica y habitat.	11
2.2. Utilidad de la especie	13
2.3. Morfología de la flor	14
2.4. Síndrome de la sapromiofilia	17
2.5. Polinizadores de la flor	20
2.6. Mecanismos reproductivos.	24
MATERIALES Y METODOS	
1. Sitios de trabajo	29
2. Recolección de datos	
2.1. Observaciones sobre la fenología de la planta	30
2.2. Observaciones sobre el ciclo de vida de una flor	31
2.3. Observaciones sobre el comportamiento de la flor	32
2.4. Observaciones sobre los visitantes de las flores	32
2.5. Datos climáticos.	33

	<u>Página</u>
3. Análisis de datos	
3.1. Relación entre la fenología y el clima.	34
3.2. Desarrollo y crecimiento de las flores	34
3.3. Visitadores de las flores	35
RESULTADOS Y OBSERVACIONES	
1. Fenología de <u>Aristolochia grandiflora</u>	
1.1. Floración	36
1.2. Fructificación	49
2. Desarrollo y crecimiento de la flor	54
3. Fauna asociada con las flores.	63
4. Insectos polinizadores	71
DISCUSION Y CONCLUSIONES	79
BIBLIOGRAFIA.	111

INDICE DE ILUSTRACIONES

	<u>Página</u>
Figure 1. Vista lateral de un corte longitudinal de la flor de <u>A. grandiflora</u> , mostrando sus partes principales: anillo (an.), apéndice (ap.), bracteola (b), fondo (f.), ginostemio (g.), jeringa (j.), lóbulo (l.), nectario (n.), ovario (ov.), pedicelo (p.), pedúnculo (pd.), tubo (t.), utrículo (u.f., "ventana" (v.).	15
Figure 2. Representación gráfica de las principales variables climáticas del cuadro 2.	41
Figure 3. Periodicidad de floración y fructificación de <u>A. grandiflora</u> , expresada como el porcentaje del máximo número de flores o frutos registrado durante la época de estudio.	43
Figure 4. Periodicidad de las diferentes categorías de flores, expresada como el porcentaje del máximo número de flores de cada categoría registrado durante la época de estudio.	45
Figure 5. Periodicidad de las diferentes categorías de frutos, expresada como el porcentaje del máximo número de frutos de cada categoría registrado durante la época de estudio.	51
Figure 6. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del pedicelo-ovario (ambos expresados en cm.) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).	57
Figure 7. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del pedicelo-ovario (ambos expresados en cm.) para una sola planta (Sabana Sur).	58
Figure 8. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del "cáliz" (sin apéndice) (ambos expresados en cm.) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).	59

Figura 9. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del "cáliz" (sin apéndice) (ambos expresados en cm) para una sola planta (Sabana Sur).	60
Figura 10 Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del apéndice (ambos expresados en cm.) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).	61
Figura 11 Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del apéndice (ambos expresados en cm.) para una sola planta (Sabana Sur).	62
Figura 12 Curvas comparativas de la abundancia relativa de especies de artrópodos en los diferentes estadios florales.	70

INDICE DE CUADROS

Página

Cuadro 1.	Registros periódicos de la floración y la fructificación de <u>A. grandiflora</u> en la Ciudad Universitaria, durante la época de estudio.	37
Cuadro 2.	Valores mensuales promedio de las diferentes variables climáticas, de enero de 1976 a marzo de 1978, para la ciudad de San José (Fuente: Servicio Meteorológico Nacional).	39
Cuadro 3.	Resultados de las pruebas de correlación simple entre algunos factores climáticos y la floración y fructificación de <u>A. grandiflora</u> .	42
Cuadro 4.	Periodicidad de las diferentes subcategorías de flores "cerradas", expresada en números absolutos y porcentuales para cada día de muestreo.	47
Cuadro 5.	Resultados de las pruebas de regresión simple entre la tasa de crecimiento y la longitud de cada parte de la flor para la población (Ciudad Universitaria) y para una sola planta (Sabana Sur).	55
Cuadro 6.	Información sobre la fauna asociada con las flores de <u>A. grandiflora</u> , indicándose para cada grupo de artrópodos la cantidad de especies e individuos (entre paréntesis) en cada estadio floral.	64
Cuadro 7.	Grupos taxonómicos de artrópodos presentes en cada estadio floral, con el detalle de su cantidad de especies e individuos (entre paréntesis).	65
Cuadro 8.	Criterios básicos para determinar los posibles polinizadores de <u>A. grandiflora</u> .	72
Cuadro 9.	Datos ecológicos básicos de los insectos que visitan los estadios 1 y 2 de las flores.	76

RESUMEN

Esta investigación estudia el comportamiento fenológico de Aristo-
lochia grandiflora Swartz y su relación con la polinización de esta
planta en el Valle Central de Costa Rica, durante dos años.

Esta planta herbácea muestra periodicidad en sus actividades feno-
lógicas, en dependencia estrecha con la precipitación. Aunque hay
floración durante todo el año, el pico máximo se manifiesta en la es-
tación seca, al igual que la fructificación; la dehiscencia de los
frutos sucede en la época de post-veranillo y en la dispersión de las
semillas las corrientes de agua y secundariamente el viento son los
factores más importantes. La producción de semillas es alta, pero hay
evidencias de baja germinación, para lo cual se sugiere algunas expli-
caciones.

La flor es hermafrodita, pero hay dicogamia, de modo que se favo-
rece la polinización cruzada. Para lograr esto la flor tiene múlti-
ples características que atraen a las moscas. Aunque llegan muchas
especies solo dos de ellas, un otítido y un múscido, son los polini-
zadores en Costa Rica, y hay algunas evidencias de que son estaciona-
les, de modo que no traslapan todo el tiempo. Cuando ellos coinci-
den temporalmente y simultáneamente con el pico máximo de floración,
la fructificación se ve favorecida en forma significativa. Ambos po

linizadores no son los mismos que aparecen en otras regiones del mundo y esto puede significar que la planta tenga diferentes polinizadores en diferentes áreas geográficas. Pero es también una evidencia parcial, junto con algunas otras, de que la relación Aristolochia-dípteros no es un caso de coevolución y que es una evidencia más de la poca constancia y eventualidad de la polinización por dípteros. En este sentido los factores climáticos parecen afectar más que los bióticos el comportamiento fenológico de A. grandiflora.

Por otra parte, las flores son visitadas por muy diversos grupos de artrópodos, en diferentes estados de sucesión, y esto guarda cierta analogía con lo que ocurre a un animal vertebrado en descomposición, al menos en lo que respecta a los principales grupos: dípteros, coleópteros, e himenópteros.

El conocimiento detallado de la relación planta-polinizador requiere estudios exhaustivos sobre la biología de los dípteros en cuanto a fenología, hábitos y especificidad, especialmente, a lo largo de períodos amplios. Esta información complementaría los datos de la presente investigación y aportaría así bastante al entendimiento preciso de cómo afectan los factores bióticos la fenología de las plantas y comunidades vegetales tropicales.

INTRODUCCION

Es bien sabido que la biota de las regiones tropicales, en virtud de las características ambientales particulares de aquéllas, exhibe mecanismos y patrones de comportamiento muy particulares, que en buena medida la diferencia de la de otras regiones del planeta.

El conocimiento de tales mecanismos y patrones pueda abordarse desde diferentes puntos de vista o campos de estudio, y uno de singular importancia es la fenología, definida por Newman y Beard (1962) como "el estudio de las relaciones entre varios factores físicos del ambiente y los cambios estacionales en crecimiento y desarrollo durante los ciclos de vida de las plantas y los animales". Así, el estudio de las interacciones entre los animales y las plantas, y en relación con el ambiente en que viven, es de importancia fundamental para entender la dinámica de los ecosistemas tropicales y planificar así su aprovechamiento.

Sin embargo, a pesar de su importancia, es realmente poco lo que se ha investigado en este campo, y en los trópicos americanos no ha sido sino en los últimos años que se ha mostrado interés por este tipo de estudios, especialmente en Costa Rica y Panamá. En nuestro país el estudio de Fournier y Sales (1966) sobre la floración en una comunidad forestal en Villa Colón, es pionera en el cam

po fenológico, y luego de él se ha realizado importantes estudios tanto en aspectos metodológicos como en aspectos de fondo.

Casi todas las investigaciones realizadas en los trópicos americanos se refieren a comunidades vegetales en las que se ha enfatizado en su componente arborescente, por lo que hay un gran vacío en cuanto al conocimiento de la fenología de herbáceas, arbustos, etc. Otro vacío considerable se refiere a que se ha enfatizado marcadamente en la influencia del clima sobre el comportamiento fenológico de las plantas, sin investigar con profundidad la influencia de componentes bióticos, tales como los polinizadores o los dispersadores, en dicho comportamiento, aspectos éstos que han sido considerados por pocos autores (Gentry, 1974; Salas, 1974, Frankie, 1975; Stiles, 1975, 1978).

Si bien los estudios a nivel de comunidad tienen un valor más amplio y universal que aquellos realizados con una especie particular, éstos no dejan de ser importantes puesto que no toda especie se comporta de manera acoplada con el resto de su comunidad, ya sea por causas abióticas o bióticas.

En la perspectiva de aportar algunos conocimientos sobre la fenología de herbáceas y de cómo ésta es influenciada por sus polinizadores, escogí trabajar con el bejuco trepador Aristolochia grandiflora Swartz (Aristolochiaceae), conocida como "flor de pato",

"petito", "carraco", debido a la ligera semejanza de la forma de sus flores con el cuerpo de un pato. Estas debido a su olor a carraña y a su color amarotado atraen moscas, las cuales una vez que entran quedan atrapadas, gracias a algunos artificios de las flores, y no son liberadas sino hasta el día siguiente, en que inpregnadas de polen viajan hacia otra flor y la polinizan (Cammerloher, 1923; Petch, 1924; Percival, 1965). A primera vista uno piensa que este método de polinización, que implica para cada mosca invertir al menos dos días para polinizar una sola flor, pueda tener repercusiones en la fenología de A. grandiflora, de modo que podría favorecerse una tendencia a "apertarse" del modelo fenológico esperable en una planta análoga para de flores con los órganos reproductivos fácilmente accesibles.

Por estas razones, la presente investigación tiene como propósito contribuir al conocimiento de la fenología de herbáceas, ilustrada por A. grandiflora, y precisar la influencia de los polinizadores en este proceso.

REVISION DE LITERATURA

1.- Fenología de plantas herbáceas en la región neotropical.

A falta de estudios fenológicos específicos con plantas herbáceas, especialmente en las regiones tropicales de todo el mundo, el único punto de referencia aproximado lo son las plantas arborescentes, sobre las cuales en los últimos diez años o quince años se ha desarrollado un trabajo importante en los trópicos del Nuevo Mundo.

En estos estudios se percibe, en general, la falta de un método uniforme de trabajo, lo cual dificulta a veces la comparación de los fenómenos fenológicos. Así, cuando se trabaja a nivel de comunidad se registre mensualmente el número de especies en cada condición fenológica - floración, fructificación, caída de follaje y brotación-(Fournier y Sales, 1966; Croat, 1969, 1975; Frankie et al., 1974a), pero no se cuantifica la condición para cada especie; asimismo, cuando se trabaja con especies particulares, se utiliza la cantidad de flores, frutos, etc. para cada día de muestra, a veces expresada en números absolutos (Gentry, 1974; Mori y Kallunki, 1976) o en números relativos (Fournier, 1969). Esta heterogeneidad es inherente a los objetivos propios de cada estudio, pero la uniformidad metodológica es muy necesaria. En este sentido son importantes los esfuerzos que en los últimos cinco años se ha hecho para homogeneizar los criterios de evaluación de las ca

racterísticas fenológicas, del tamaño de la muestra, de la frecuencia de observaciones y de la misma representación gráfica (Fournier, 1974, 1976b; Fournier y Charpentier, 1975), así como de otras condiciones necesarias que sustenten el valor de los datos fenológicos (Frankie et al. 1974b; Stiles, 1978).

En Costa Rica los estudios fenológicos realizados comprenden diversas zonas climáticas. En las tierras bajas y húmedas de la vertiente Atlántica, destacan los estudios de Frankie et al. (1974a), Frankie (1975) y Stiles (1975, 1978) en "La Selva", a 140 m.s.m. Los dos últimos se refieren a las plantas polinizadas por colibríes, mientras que los dos primeros estudian la comunidad arborecente de la región y la actividad de los polinizadores en ella, respectivamente, comparándola con aquella de las tierras bajas y secas de la vertiente Pacífica. Para esta zona climática, con marcada sequía estacional, destacan además los estudios de Daubenmire (1972), Opler et al. (1976) y la comparación que entre ella y las tierras bajas y húmedas de la misma vertiente hace Janzen (1967). Para la zona de alturas intermedias del Pacífico seco, dentro de la que que de comprendido el Valle Central (Scott, 1966), los estudios realizados son los de Fournier y Salas (1966) en una comunidad arborecente de Villa Colón, a 800 m.s.m., Fournier (1976a) en forma similar para Montes de Oca, a 1200 m.s.m., Fournier, (1969) con la floración de Tabebuia pentaphylla (L) Hemsl. a cuatro niveles altitudi-

nales. Asimismo, Ortiz (1976) estudia una comunidad arborescente en zonas lluviosas de alturas intermedias, en el bosque pluvial de premontano a 900 m.s.m., en San Ramón, Alajuela, en la ladera Atlántica de la Cordillera Volcánica Central.

De todos los estudios mencionados, de otros realizados en Panamá (Croat, 1969, 1975; Gentry, 1974; Mori y Kallunki, 1976), así como de algunos ya clásicos (Alvim, 1964), se deduce que la vegetación de las regiones tropicales exhibe patrones estacionales definidos, especialmente en los siguientes aspectos: producción y caída del follaje, crecimiento del cambio, floración y fructificación. De estos los más significativos para las plantas herbáceas son el crecimiento vegetativo, la floración y la fructificación.

A pesar de la diferencia de las zonas climáticas en que se ha realizado los estudios, hay una tendencia general, en la mayoría de las especies de cada localidad, a florecer en la época seca mayor y en el "veranillo", sobreviniendo posteriormente el período de fructificación. Habitualmente simultánea a la floración ocurre la caída de las hojas viejas, que prácticamente de inmediato empiezan a reponerse. La fundamentación de estas ideas y las particularidades del comportamiento de la vegetación en cada localidad de estudio se encuentran en la literatura pertinente (Alvim, 1964; Fournier y Salas, 1966; Fournier, 1967, 1976a; Janzen, 1967; Croat,

1969, 1975; Daubenmire, 1972; Frankie et al., 1974; Frankie, 1975; Stiles, 1975, 1978; Mori y Kallunki, 1976; Opler et al., 1976; Ortiz, 1976; Jackson, 1978).

Acerca de los factores ambientales que determinan la periodicidad del comportamiento de la vegetación aún queda mucho por esclarecer. A diferencia de las zonas templadas, donde por la ubicación geográfica el fotoperíodo y la variación anual de la temperatura ejercen un marcado efecto sobre la biota (Alvim, 1964) en las zonas tropicales estos dos factores fluctúan a amplitudes muy bajas, por lo que su efecto no es comparable al ejercido en aquéllas. Alvim (1964) señala que en el crecimiento y la floración de las plantas tropicales los factores climáticos que más inciden son la longitud del día (fotoperiodicidad), la intensidad de la radiación solar (relacionada quizá con la fotoperiodicidad), las variaciones diarias de temperatura (termoperiodicidad) y la alternancia de períodos secos y húmedos (hidroperiodicidad). Aunque los autores mencionados en el párrafo anterior y algunos otros (Njoku, 1963; Lawton y Akpan, 1968; Stubblebine et al., 1978) han particularizado las causas de los fenómenos fenológicos, especialmente de la floración, no quedan netamente claros aspectos fundamentales referidos a la interdependencia de los factores climáticos y a sus mecanismos precisos de operación, para lo cual se requiere, como lo indica Alvim en 1964 y reitera Fournier en 1976, estudios de feno-

logía experimental, bajo condiciones controladas. Evidentemente y como parte del entendimiento global del problema, es necesario incrementar los estudios de la fauna que interactúa con la vegetación, como lo han hecho Janzen (1967) Gentry (1974), Salas (1974), Frankie (1975) y Stiles (1975, 1978).

El efecto de los factores abióticos y bióticos antes señalados rige tanto para plantas leñosas como para herbáceas. Sin embargo el conocimiento específico de estos aspectos en plantas herbáceas de las regiones tropicales es pobre. Janzen (1967) apunta que en las tierras bajas de América Central las plantas herbáceas pueden ser sometidas al mismo tipo de análisis que los árboles en lo que a su comportamiento anual se refiere. Sin embargo, para el bosque seco de las tierras bajas de Costa Rica, Frankie (1975) señala que el patrón de floración de los árboles, arbustos y herbáceas difiere para cada forma vegetal con respecto a las otras, de modo que la floración de las herbáceas ocurre durante la estación lluviosa. Croat (1969) en la isla de Barro Colorado, Panamá, también indica esta asincronía, pero en ese sitio, de bosque tropical húmedo y semidecíduo, a altitudes de 20 -300 m., la floración de las herbáceas ocurre durante la estación seca y el valor máximo aparece antes que los máximos de árboles y arbustos. Posteriormente Croat (1975) aporta datos más detallados al desglosar las categorías mayores de plantas según sus formas vegetales específicas y sus habi -

tats, de modo que considere las siguientes subcategorías de herbáceas: epífitas y semiepífitas, enredaderas, hierbas de sitios abiertos, sufruticosas, hierbas del bosque, hierbas de aperturas de luz y del borde del bosque, y hierbas acuáticas.

Stiles (1975, 1978) aporta datos sobre la floración de herbáceas monocotiledóneas y dicotiledóneas polinizadas por colibríes, enfatizando en la organización temporal de toda la comunidad vegetal ligada a dichas aves, en las tierras bajas y húmedas caribeñas de Costa Rica.

2.- Biología de *Aristolochia grandiflora*.

2.1. Distribución geográfica y habitat.

El género *Aristolochia* comprende 450 especies distribuidas principalmente en las regiones tropicales y subtropicales (Pfeifer, 1966) y hay una mayor cantidad de especies en el Nuevo Mundo (Solderer, 1889) lo cual sugiere el origen americano del grupo-, además de que las áreas más ricas en especies endémicas son Brasil y la Isla La Española -Haití y República Dominicana- (Pfeifer, 1966). Pfeifer (1966, 1970), distingue dos grupos: las especies con seis estambres, dentro de las que está *Aristolochia grandiflora*, y las de cinco estambres, que son unas treinta y cinco especies principalmente nativas de México.

Según Standley (1937) en Costa Rica hay catorce especies, pero más recientemente Pfeifer (1966) determinó solo nueve, que llegan a diez con el registro reciente de otra especie (Young, 1974). En esta información no se detalla la cantidad de sitios en que se colectó material ni su ubicación exacta, y es interesante anotar que casi ninguna de las especies registradas para Costa Rica tiene un ámbito amplio y continuo de distribución, de modo que unas especies aparecen en un solo punto del territorio y otras aparecen en varios puntos pero separados por enormes distancias.

Sobre Aristolochia grandiflora, Standley (1937) señala que es común en la costa Atlántica y que se presenta también en la costa Pacífica, en Guanacaste, pero Pfeifer (1966) menciona únicamente las localidades de Limón, San José y Talamanca. De estos datos últimos se puede inferir que el ámbito altitudinal de la especie es muy amplia, y podría abarcar de 0 a 2500-3000 m., pero esto no puede asegurarse con certeza debido a la inexactitud en cuanto a los sitios de colecta. En cuanto a la distribución general de la especie (Pfeifer, 1966), su ámbito comprende desde México tropical hasta Panamá continuamente y las Antillas (Cuba, Jamaica, Santo Tomás, Martinica y Trinidad) y frecuentemente aparece al lado de ríos arroyos, etc., en áreas de crecimiento secundario. En cuanto a otras regiones del mundo, ha sido introducida en Ceilán (Petch, 1924) y en Java (Cammerloher, 1923).

2.2. Utilidad de la especie.

Wercklé (1909) cita que algunas especies de Aristolochia son denominadas "contra-veneno" en Costa Rica, y es muy probable que una de ellas sea A. grandiflora, ya que Standley (1937) señala que se supone que la especie tiene propiedades medicinales, especialmente como antídoto contra mordeduras de serpientes; además él menciona que las raíces se consideran tóxicas para los cerdos y otros animales, lo cual reafirma Escobar (1972), quien precisa que las raíces contienen el alcaloide aristoloquina ($C_{17}H_{19}O_3N$) y el ácido aristínico ($C_{18}H_{13}O_7N$). Acerca de las propiedades de antídoto señaladas Picado (1976) duda mucho, basado en algunas evidencias concretas.

Como otras propiedades de la especie, Escobar (1972) cita que es estimulante de la menstruación y causante de abortos y Pfeifer (1966) dice que el nombre mismo del género (etimológicamente, aristo = mejor y lochis = entrega, parto) proviene de que las plantas del género se han utilizado para aliviar los dolores del parto.

Kupchen y Daskotch (1962), citados por Pfeifer (1966), señalan que el ácido aristolóquico, probablemente presente en muchas especies, reduce el crecimiento de ciertos tipos de cáncer en ratones.

2.3. Morfología de la flor.

La flor adulta de A. grandiflora es considerada por Standley (1937) la más grande en América Central y una de las más grandes del mundo, ya que según sus datos el cáliz alcanza longitudes de 12-20 cm. y su apéndice apical puede medir hasta un metro. Este tipo de flor, que evolutivamente pudo haberse originado por "metamerfosis" a partir de una hoja (Lorch, 1959), carece de pétalos, por lo que toda su estructura, a excepción de los órganos reproductores, es el cáliz (Pfeifer, 1966). El tipo de perianto de A. grandiflora es primitivo dentro del género (Patch, 1924).

Los detalles de la morfología floral aparecen en varios estudios (Cammerloher, 1923; Patch, 1924; Pfeifer, 1966). Las partes principales aparecen en la figura 1. La flor, solitaria y axilar, cuelga de un pedicelo que se une al ovario ínfero, y éste al ginostemio y al cáliz. El ginostemio es una estructura compuesta por una columna estilar, con seis lóbulos estigmatales y seis anteras sé-siles, adnatas a la columna estilar. El cáliz es gamosépalo e inflexo y consta de múltiples partes. El utrículo o bulbo es la zona del cáliz en que está contenido el ginostemio y sus partes más importantes son un área despigmentada apical alrededor del gimnostemio delimitada por dos anillos rojo púrpura ("ventana") y un nectario alargado que ocupa parte de la línea medio-dorsal del utrículo. Curiosamente Patch (1924) ni Pfeifer (1966) mencionan el nec-

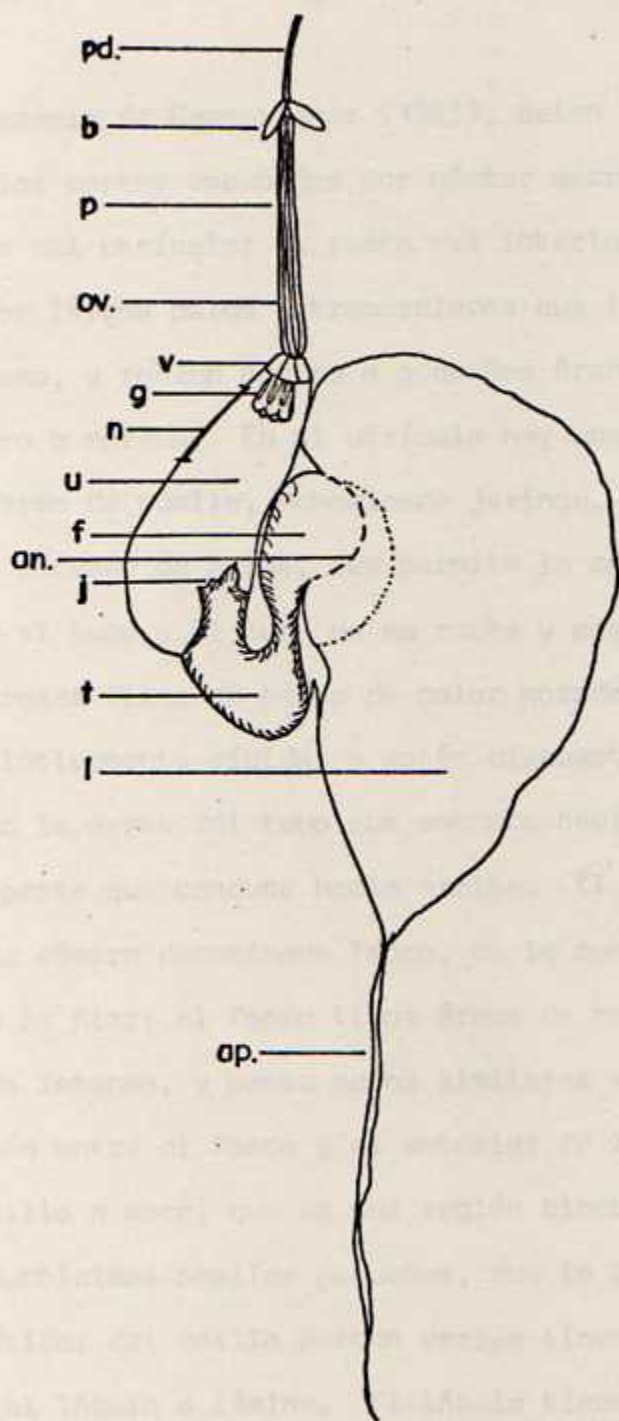


Figura 1. Vista lateral de un corte longitudinal de la flor de *A. grandiflora*, mostrando sus partes principales: anillo (an), apéndice (ap), bractea (b), fondo (f), gynostemio (g), jeringa (j), útrculo (u), nectario (n), ovario (ov), pedicelo (p), pedúnculo (pd), tubo (t), utrículo (u), "ventana" (v).

tario, a diferencia de Cammerloher (1923), quien lo describe como un área de pelos cortos embabidos por néctar secretado en la pared subyacente del utrículo; el resto del interior del utrículo está cubierto por largos pelos entremezclados que le dan una consistencia esponjosa, y rodean puntos o pequeñas áreas desnudas de color rojo oscuro o morado. En el utrículo hay una estructura intrusiva con forma de cuello, denominada jeringa, con una abertura longitudinal, rodeada de pelos, que permite la comunicación entre el utrículo y el tubo. El tubo no es recto y posee en sus paredes internas numerosas filas de pelos de color morado, los cuales son curvados y relativamente rígidos y están dispuestos oblicuamente hacia abajo en la parte del tubo que conduce hacia abajo y hacia arriba en la parte que conduce hacia arriba. El tubo remata en una especie de cámara denominada fondo, de la cual emana el olor más fuerte de la flor; el fondo tiene áreas de color verdoso y otras de morado intenso, y posee pelos similares a los del tubo. La comunicación entre el fondo y el exterior de la flor se da a través del anillo o boca, que es una región circular intensamente morada, con muchísimas papilas pequeñas, que le confieren ese color, y muy fétida; del anillo parten varias líneas que se extienden por todo el lóbulo o lámina. El lóbulo tiene forma acorazonada de visto de frente y posee un largo apéndice filamentosos y colgante en su parte inferior; exhibe un patrón de coloración heterogéneo, manchado, en el que las áreas que destacan sobre el fondo

amarillo verdoso corresponden a papilas similares a las del anillo. Por la cara externa toda la flor es de color amarillo verdoso, salvo las venas de color rojizo que se extienden en toda su longitud y que en el caso del lóbulo corresponden a las líneas que salen del anillo.

2.4. Síndrome de la sapromiofilia.

En la ecología de la polinización es habitual hablar de síndromes, ya sea de las flores visitadas por determinados animales, ó de éstos en relación con aquéllas. Estos síndromes o conjuntos de características especiales, reciben nombres particulares. El síndrome de la sapromiofilia, referido a la polinización efectuada por moscas asociadas con carroña o con excrementos, aparece en las familias Asclepiadaceae, Aristolochiaceae, Sterculiaceae, Rafflesiaceae e Hydnoraceae en las dicotiledóneas, y Taccaceae, Araceae, Burmanniaceae y Orchidaceae en las monocotiledóneas (van der Pijl, 1961).

La flor de Aristolochia grandiflora exhibe este síndrome, al que se han referido varios autores (van der Pijl, 1960, 1961; Percival, 1965; Faegri y van der Pijl, 1966; Baker y Hurd, 1968) y sistematizado así:

- 1.- Antesis diurna o nocturna. En el caso de A. grandiflora la flor se abre al inicio de la mañana, y está en estado femenino, ya que el estigma está abierto y receptivo, y las anteras no han liberado el polen, cosa que no ocurre sino en el segundo día (Cammerloher, 1923; Petch, 1924).
- 2.- Púrpura-pardo o verdoso como colores predominantes. El lóbulo de A. grandiflora es manchado y de apariencia amoratada, como carne sanguinolenta (Guenther citado por Manning, 1970).
- 3.- Olor fuerte como proteínas en descomposición. El olor de A. grandiflora, más parecido a carne putrefacta que a excrementos, se manifiesta solo en el estado femenino de la flor, el primer día, desapareciendo al llegar la noche (Cammerloher, 1923; Petch, 1924).
- 4.- Flores usualmente actinomorfas. A. grandiflora tiene flores zigomorfas (Pfeifer, 1966).
- 5.- Flores planas, o profundas si son de "trampa". La flor de A. grandiflora tiene forma tubular, retorcida, laberíntica, lo que adicionado a la forma y disposición de los pelos del tubo, a la amplitud de éste y a la jeringa, forma una trampa que retiene a sus visitantes (Cammerloher, 1923; Petch, 1924).

- 6.- Sin guías de néctar. Aunque probablemente no cumplan esa función específica, en el lóbulo de A. grandiflora se distinguen numerosas líneas que convergen en el anillo o entrada de la flor.
- 7.- Néctar expuesto o ausente; algunas veces hay pseudonectarios. En el dorso del utrículo de A. grandiflora Cammerloher (1923) ha indicado la presencia de un largo nectario, la cual no han precisado otros autores como Petch (1924) o Pfeifer (1966).
- 8.- Con "ventanas" transparentes. En el ápice del utrículo, alrededor del ginostemio, A. grandiflora muestra áreas despigmentadas por las que penetra la luz.
- 9.- Con apéndices móviles filamentosos ("rabos"). En la parte inferior del lóbulo de A. grandiflora hay un largo "rabo" que, aunque colgante, no vibra con facilidad.

De las características enumeradas, evidentemente no todas tienen igual importancia, ni idénticas funciones, pero sí cumplen un papel en la polinización de la flor. Propiamente en la atracción de las moscas hacia la flor, son el olor y el color los elementos más importantes del síndrome, ya que es su efecto global, que simula la presencia de un animal muerto o de carne putrefacta, lo que los hace entrar a ella; por esta razón algunos autores (Hartzell, 1967; Wickler, 1968) consideran que la polinización de Aristolochia es un caso de mimetismo.

2.5. Polinizadores de la flor.

De manera general, se acepta que los polinizadores de Aristo-
lochia son moscas asociadas con carroña o con excrementos (van der
Pijl, 1960, 1961; Faegri y van der Pijl, 1966; Baker y Hurd, 1968;
Wickler, 1968) y hay pocos estudios que señalen identificaciones
más específicas al respecto (Commerloher, 1923; Patch, 1924; Per-
cival, 1965).

En la polinización, en que la flor es el componente pasivo del
binomio y el animal (en el caso de la polinización efectuada por
elementos bióticos) el activo, éste busca la flor para conseguir
alimento, ya sea para él o para su progenie (Faegri y van der
Pijl, 1966). Estos mismos autores apuntan que las moscas, a dife-
rencia de grupos como las abejas, no cuidan de su progenie (las
larvas, móviles, buscan su propio alimento) y el alimento que co-
lectan lo utilizan para ellas mismas; a la vez este alimento lo
toman de diversas fuentes y por ello su actividad como poliniza-
dores es irregular e informal. Robertson (1924), citado por Per-
cival (1965), señala que entre los insectos antófilos las moscas,
al igual que las abejas, son el grupo que visita más especies de
flores y que más frecuenta las flores, pero que su importancia co-
mo polinizadores es poca. Faegri y van der Pijl (1966) distinguen
que en cuanto a métodos y hábitos de polinización son los dípteros
el grupo más diverso entre los insectos. Percival (1965) anota que

la polinización por moscas en buena medida depende del habitat sobre todo para las flores que crecen en sitios húmedos y protegidos, donde las moscas por lo general son abundantes, y que quizá estas relaciones por fortuitas o eventuales, no conducen a adaptaciones recíprocas entre el insecto y la flor.

Las flores polinizadas por moscas pueden exhibir la sapromiophilia o la miofilia, esta última en relación con moscas más especializadas tales como sírfidos, bombílidos, tabénidos, neméstridos (Faegri y van der Pijl, 1966) y taquíidos. Pero Kugler (1956), citado por Percival (1965), dice que las adaptaciones mutuas entre moscas y flores son raras, excepto entre el olfato de las moscas "carroñeras" y el olor a carroña de las flores que ellas visitan.

En relación con el síndrome de la sapromiophilia, hay evidencias experimentales sobre el comportamiento de las moscas "carroñeras", obtenidas por Kugler (1956), citado por Percival (1965) y por Wickler (1968):

- 1.- Los dípteros Lucilia y Calliphora recién emergidos como adultos tienen una marcada preferencia por los colores amarillo y anaranjado, pero si a los colores se adiciona olores a excrementos o carroña, la preferencia se da para colores marrón, marrón-púrpura o gris-negro.

Esta asociación color-olor parece evidenciar rasgos de la historia natural de dichas moscas, ya que en la naturaleza ellas buscan carroña o excrementos para alimentarse de sus secreciones (Kugler demostró también la preferencia de estas moscas por superficies brillantes, de apariencia líquida) y para ovopositar ahí.

- 2.- Sarcophaga, de hábitos parecidos a Lucilia y Calliphora, muestra preferencia por objetos que tengan apéndices digitiformes, lo cual tiene validez para los Aristolochia que exhiben apéndices filamentosos.
- 3.- Además, McCann (1943), citado por Percival (1965), indica que las moscas reposan si están en la oscuridad, pero se activan en presencia de luz y se orientan hacia ésta. Este fototactismo positivo puede explicar la funcionalidad de las "ventanas" de algunas Aristolochia.

Sobre los grupos específicos de dípteros que polinizan a Aristolochia la información muestra vacíos. Patch (1924), quien en Ceilán trabajó con nueve especies de Aristolochia, entre ellas A. gigas (actualmente A. grandiflora) informe que los visitantes de diferentes especies son representantes de las siguientes familias: Sarcophagidae, Muscidae, Anthomyidae, Barboridae, Chloropidae, Ephydriidae, Drosophilidae, Sapromyzidae, Trypetidae, Ortalidae, Phoridae, Bibionidae, Mycetophilidae y Chironomidae. De ellas (Curren,

1934) en la actualidad Anthomyidae está contenida en Muscidae, Trypetidae se llama Tephritidae, Ortalidae es Otitidae, Lanchaea spp. no es Sepsomyzidae sino Lonchaeidae, Scatopse no es Bibionidae sino Scatopsidae, Sciara sp. no es Mycetophilidae sino Sciariidae, Ceratopogon sp. no es Chironomidae sino Ceratopogonidae y Lucilia sp. no es Muscidae sino Calliphoridae.

Petch (1924) no es claro al diferenciar entre visitantes y polinizadores, ya que solo habla de visitantes, y no se sabe si todos ellos actúan como polinizadores. Como un dato importante, él señala que las especies nativas de Ceilán (A. indica y A. bracteata) son visitadas por solo una especie, a diferencia de las especies introducidas, visitadas por varias especies.

Para A. grandiflora el mismo autor indica que es visitada por una especie de Sarcophaga (Sarcophagidae), por Lucilia sp. (hoy Calliphoridae), Chrysomya megalcephala, C. dux y C. cimbria (Muscidae), por dos especies de Lanchaea (hoy Lonchaeidae), por un Anthomyidae no identificado -principal visitante- y tres especies de Ophyra (hoy Muscidae).

Trabajando en Buitenzorg, Java, Cammerloher (1923) determinó que el principal visitante de A. grandiflora es también un Anthomyidae y que además llegan a la flor, especialmente al lóbulo, Sarcopha-

ga, Lucilia y Ophyra; anota que Rivellia basilaris (Otitidae) y Aphiochaeta sp. (Phoridae) a veces aparecen en el utrículo, moscas ambas que Patch (1924) halló en otras especies de Aristolochia en Ceilán. Cammerloher remarca que el entómido es el polinizador más importante, pero no deja absolutamente clara el papel de los otros visitantes.

Para el Nuevo Mundo, Moldenke (1976) cita que en California Aristolochia es polinizada por especies de Mycetophilidae y Hart (1897) en Trinidad (citado por Patch) halló que dos especies de Lucilia, Comptosia macellaria, Musca domestica, Sarcophaga sp., Ophyra senescens y un Tachinidae visitan a A. grandiflora.

En síntesis, de la información anterior se concluye que especies de las familias Anthomyidae (hoy Muscidae), Muscidae, Calliphoridae y Sarcophagidae conforman el conjunto de visitantes principales de Aristolochia grandiflora, pero que entre ellas hay diferencias en cuanto a su papel como polinizadores, acerca de lo cual se carece de información precisa.

2.6. Mecanismos reproductivos.

En cuanto a la reproducción de Aristolochia grandiflora ha habido importantes controversias, las cuales se pueden resumir en las siguientes ideas de Ule y de Burck (citados por Patch, 1924): que

la flor es protógina y que su morfología asegura la fecundación cruzada (Ule, en Brasil), y que la flor se autofecunda ya que los estambres y el estigma maduran a la vez (Burck, en Java). Patch (1924) concilia estas ideas señalando que en general la estructura y la forma de la flor están adaptadas para la fecundación cruzada, pero que algunas especies pueden autofecundarse.

Sobre Aristolochia grandiflora, tanto Cammerloher (1923) como Patch (1924) indican que es auto-estéril, a nivel de flor, aunque el último autor dice que también lo es a nivel de planta; es decir, según Patch, ni la autogamia ni la geitonogamia son posibles en dicha especie.

Ambos autores mencionan que las flores de A. grandiflora son hermafroditas y que se presenta dicogamia, ya que los órganos sexuales maduran en diferentes momentos; los primeros en madurar son los femeninos (flor protógina).

La flor se abre al amanecer y está en condición femenina, por lo que los seis lóbulos estigmales aparecen abiertos, con los bordes dirigidos hacia las paredes del utrículo, e impregnados de un líquido brillante y pegajoso; las anteras aparecen cerradas y húmedas. El cáliz exhibe varias particularidades, destacándose el fétido olor emanado del anillo y del fondo; el punto de unión del

fondo y el tubo tiene un diámetro pequeño, menor que el del resto del tubo, y está asociado con pelos curvados y rígidos que se extienden por toda la longitud del tubo, hasta la jeringa, la cual se comunica con el utrículo por una abertura estrecha y oval, también asociada con dichos pelos; en el utrículo destaca el nectario, de color morado tenue, cuyo punto extremo superior queda muy próximo a los lóbulos estigmales en la línea medio-dorsal del utrículo, y el resto de las paredes del utrículo no da evidencias de que haya azúcares.

En estas condiciones una mosca es atraída por el fuerte olor y luego de entrar y bajar hacia el tubo, topa con dificultades para salir debido a la estrechez del sitio, reforzada por la disposición de los pelos; esta misma disposición favorece que la mosca comine hacia adentro por el tubo y que atraviese la jeringa, quedando atrapada en el utrículo donde, de llevar polen la mosca puede polinizar la flor receptiva, o recoger polen al día siguiente cuando la flor esté en condición masculina.

El fuerte olor de la flor desaparece gradualmente y a inicios de la noche ya no existe; simultáneamente los lóbulos estigmales comienzan a recogerse, cerrando la abertura central. Al día siguiente las anteras están abiertas, luego de su dehiscencia longitudinal, y el polen pegajoso disponible, mientras que los lóbulos

estigmales están totalmente recogidos y opacos. En cuanto al cáliz, el lóbulo de muestras de marchitez, los pelos del tubo están marchitos o caídos, y el fondo se dilata al igual que la jeringa, esta última de forma oval muy amplia.

Así, una mosca que esté prisionera, con las primeras horas de luz y al atravesar ésta la "ventana" que rodea al ginostemio, buscará salir y se impregnará de polen, y más tarde, ya sin obstáculos por delante saldrá fácilmente y podrá visitar una flor en condición femenina y polinizarla.

La separación temporal en cuanto a la maduración de los órganos sexuales es una evidencia de que la autogamia no es posible en A. grandiflora. Cammerloher (1923) realizó algunos experimentos que demuestran la necesidad de que haya insectos para que se efectúe la fecundación y la receptividad del estigma únicamente durante la fase femenina de la flor. El señala que la autogamia puede quizá darse artificialmente (como él lo hizo con A. arborea) pero no de manera natural; esto sería una evidencia de que el estigma es viable aún después de la fase femenina.

La dicogamia, que implica la autoesterilidad a nivel de la flor, permite la geitonogamia (entre flores de la misma planta) o la xenogamia (entre flores de diferentes plantas). Cammerloher

(1923) señala que quizá es más favorecida la primera, dada la cer-
canía de flores de diferentes fases en la misma planta, pero Patch
 (1924) enfatiza que ésta no es posible en Aristolochia grandiflora,
 que depende totalmente de la xenogamia.

MATERIALES Y METODOS

1.- Sitios de trabajo.

La mayor parte del estudio se realizó en un bosque de crecimiento secundario de unos doce años de edad en la Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Universidad de Costa Rica, en San Pedro de Montes de Oca. Este sitio está a 09°05'28"N, a 1200 m.s.m., su precipitación anual es de unos 2000 mm y su temperatura promedio anual de 20,5°C.

Se cultivó también una planta de A. grandiflora en el patio de una casa, en Sabana Sur, San José, localizada a 09°05'45"N, y 1133 m.s.m. La estación meteorológica más cercana, en la ciudad de San José, está a unos tres o cuatro kilómetros; en 1977 (año en que se sembró la planta), la precipitación anual fue de 1683.7 mm y la temperatura promedio anual de 21,4°C.

Ambos sitios están ubicados en la zona de vida de bosque húmedo de premontano (Tosi, 1969) en el Valle Central.

2.- Recolección de datos.

Desde el 15 de marzo de 1975 se iniciaron las observaciones en la Ciudad Universitaria, de manera sistemática. A partir de mediados de febrero de 1976, por un período de dos años, se trabajó sistemáticamente.

En Sabana Sur las observaciones comprendieron desde finales de octubre de 1977 hasta finales de abril de 1978.

2.1. Observaciones sobre la fenología de la planta.

Durante el primer año, de febrero de 1976 a febrero de 1977, se recogió los datos fenológicos quincenalmente, pero posteriormente (hasta inicios de marzo de 1978) esto se hizo cada mes, ya que se consideró que con estos datos se podría obtener la tendencia fenológica general.

En cada una de las visitas se muestró el universo de la población de A. grandiflora en la Ciudad Universitaria y se registró los siguientes datos:

- Flores cerradas (pequeñas, medianas y grandes)
- Flores abiertas (medianas y grandes)
- Flores marchitas colgantes
- Flores caídas
- Flores secas.
- Frutos verdes (pequeños y grandes).
- Frutos secos cerrados (pequeños y grandes)
- Frutos secos abiertos (pequeños y grandes).

Se trabajó con el universo de la población, ya que debido a su condición de enredadera y al habitat en que crece, era prácticamente imposible determinar cuántas plantas de Aristolochia había en el

sitio, para precisar el aporte de cada planta a la fenología de la población.

Aunque las estimaciones de tamaño para flores y frutos no tienen una base cuantitativa precisa, a partir de otros datos paralelos se puede fácilmente determinar los ámbitos de tamaño. Sin embargo para los propósitos de esta investigación esto no es de tanta importancia, como sí las categorías mayores.

Hay dos fuentes de error en esta información. Al registrar los datos de flores cerradas pequeñas, se anotó flores de tamaño tan pequeño como un centímetro de longitud; en esto no hay problema para los muestreos hechos a alturas menores pero a alturas mayores es difícil verlas, no solo por su tamaño (lo cual es válido para flores de 1-3 cm de longitud) sino también por su color verde, como el del follaje. Otro problema fue que a mediados de marzo de 1976 y a fines de mayo de 1977, alguien macheteó una porción del área de trabajo, de tamaño más considerable en la primera fecha y cuando la cantidad de flores era alta.

2.2. Observaciones sobre el ciclo de vida de una flor.

A fin de conocer cuánto tiempo necesita una flor desde que nace para convertirse en flor abierta, en fruto verde, en fruto seco, en fruto abierto y así evaluar la contribución de cada estadio en

un momento dado, se marcó varias flores con cintas plásticas rojas y numeradas, las cuales fueron amarradas en el tallo cerca de la flor de interés nuestro, para no maltratarlas. Se marcó flores de diferentes edades, 62 en la Ciudad Universitaria (población) y 21 en Sabana Sur (una sola planta), registrando para cada una en cada ocasión el tamaño en centímetros de sus partes: bracteola, pedicelo-ovario, cáliz, apéndice.

Con esto hubo dificultades ya que muchas murieron y de ninguna se pudo obtener un ciclo completo; sin embargo, se puede obtener una buena apreciación del ciclo de vida de la flor uniendo los datos fragmentarios.

2.3. Observaciones sobre el comportamiento de la flor.

Se observó, en Sabana Sur, la actividad y las características de la flor que garantizan la polinización, desde el momento en que se abre; datos como estos existen en la literatura, pero era importante investigarlos.

2.4. Observaciones sobre los visitantes de las flores.

Tanto en la Ciudad Universitaria como en Sabana Sur se realizó estas observaciones. Para ello se clasificó las flores así:

- Tipo 1. Flor en fase femenina, de primer día.
- Tipo 2. Flor en fase masculina, de segundo día.
- Tipo 3. Flor marchita, colgante.
- Tipo 4. Flor caída.

Con el cuidado de no afectar sensiblemente la fenología de Aristolochia al coleccionar flores potencialmente generadoras de frutos (tipos 1 y 2), se muestreó 39 del tipo 1, 30 del tipo 2, 62 del tipo 3 y 148 del tipo 4, en diferentes épocas del año.

Para cada flor muestreada se anotó su condición (1,2,3 o 4) y la presencia o no de fauna. La fauna se colectó cortando la región apical del utrículo y colocando un frasco en ese punto, para las flores 1 y 2, y para las restantes, mediante pinzas y pincel; se colocó en alcohol de 70% debidamente numerados, y se anotó la abundancia de cada especie, la presencia o no de polen sobre sus cuerpos, si estaba viva o muerta, su tamaño y morfología, y otras características etológicas importantes.

2.5. Datos climáticos.

Los datos sobre el clima comprendidos entre enero de 1976 y marzo de 1978, se tomaron de los registros del Servicio Meteorológico Nacional (Estación de la Ciudad de San José) y se refieren a promedios mensuales de: precipitación, temperatura máxima, mínimo,

y medio, humedad relativa y horas de brillo solar.

3. Análisis de datos.

3.1. Relación entre la fenología y el clima.

La relación existente entre el comportamiento fenológico de A. grandiflora y las diversas variables climáticas se determinó mediante gráficos y pruebas estadísticas de correlación simple (Snedecor y Cochran, 1974).

3.2. Desarrollo y crecimiento de las flores.

Como muchas flores murieron y no fue posible obtener un "ciclo" completo, se unió los datos fragmentarios y así se obtuvo datos sobre el ciclo de vida de una flor y un fruto.

Para determinar la relación entre el crecimiento (longitud) y la edad de la flor se definió dos parámetros; el promedio es la suma de las longitudes de una flor en las fechas de medición dividida entre dos, y la tasa es la división de la cantidad de centímetros que la flor crece entre ambas fechas de medición y el número de días que separa esas fechas. Este método fue utilizado originalmente por Stiles y Wolf (1974) para analizar el crecimiento del plumaje en colibríes. Para cada parte de la flor, la relación entre esos parámetros se determinó mediante gráficos y pruebas estadísticas de regresión (Snedecor y Cochran, 1974), sin discriminar

entre las estaciones seca y lluviosa, ya que no hay diferencias.

3.3. Visitadores de las flores.

Para determinar cuáles son los polinizadores primarios se estableció criterios comparativos de densidad, frecuencia, frecuencia con polen, etc.

La abundancia relativa de las especies visitadoras en cada tipo de flor se estimó estableciendo intervalos de cuatro números (categorías de abundancia) y anotando la cantidad de especies en cada categoría para cada estadio floral. La diversidad de especies se calculó según el índice de Shannon-Weaver (Odum, 1972).

RESULTADOS Y OBSERVACIONES

1.- Fenología de *Aristolochis grandiflora*.

1.1: Floración.

Los registros periódicos de floración aparecen en el cuadro 1. La categoría flores cerradas incluye flores desde que están bien diferenciadas hasta que el lóbulo se abre; flores abiertas comprende flores de tipo 1 y tipo 2; flores "viejas" equivale a flores tipo 3; flores caídas son las recolectadas cuando se han desprendido de la planta y flores secas aquellas que sin desprenderse están secas o "tostadas".

La relación de estos datos con las más importantes variables climáticas contenidas en el cuadro 2 y figura 2, se muestra en el cuadro 3, donde "flores colgantes buenas" abarca las cerradas y las abiertas. En este cuadro, "r" es el coeficiente de correlación, " r^2 " la covariancia y "p" la probabilidad.

En general, la floración de *Aristolochia grandiflora* ocurre durante la época seca en los sitios de estudio, dándose una relación inversa y altamente significativa con la precipitación, y directa pero no significativa con la luminosidad (cuadro y figura 3). Luego de los picos máximos, en la época seca misma, la floración empieza a declinar, llegándose a los mínimos quince días o un mes

Cuadro 1. Registros periódicos de la floración y la fructificación de A. grandiflora en la Ciudad Universitaria, durante la época de estudio.

Fecha	F.ce.	F.a.	F."v."	F.ca.	F.s.	TOTAL	F.v.	F.s.c.	F.s.a.	TOTAL
14-2-76	145	22	30	2	0	199	46	21	16	83
13-3-76	87	15	15	0	0	117	51	11	6	68
27-3-76	39	11	18	3	0	71	40	11	10	61
10-4-76	40	9	9	1	32	91	44	25	8	77
15-4-76	51	14	8	3	19	95	73	35	8	116
1-5-76	64	12	14	2	3	95	59	36	11	106
15-5-76	91	12	14	2	3	122	54	54	19	127
29-5-76	80	18	18	2	0	118	46	50	33	129
12-6-76	26	1	2	2	1	32	41	60	46	147
26-6-76	7	3	0	0	0	10	28	43	44	115
3-7-76	16	2	3	0	0	21	33	51	67	151
11-7-76	8	6	5	0	0	19	28	56	62	146
17-7-76	15	1	0	0	0	16	28	46	79	153
2-8-76	9	2	2	0	0	13	26	40	68	134
15-8-76	10	2	2	0	0	14	32	27	60	119
29-8-76	0	3	2	0	0	5	26	32	69	127
11-9-76	13	1	0	0	0	14	19	30	68	117
26-9-76	19	3	2	0	0	24	10	33	67	110
9-10-76	23	3	6	1	0	33	6	28	62	96
24-10-76	56	10	6	5	0	77	8	28	59	95
21-11-76	91	11	8	9	0	119	13	22	59	94
5-12-76	123	12	14	13	0	162	15	16	59	90
19-12-76	152	11	43	13	0	219	29	17	45	91
2-1-77	110	25	30	18	0	183	38	12	51	71
18-1-77	104	8	31	10	4	157	59	11	49	119

Cuadro 2. Valores mensuales promedio de las diferentes variables climáticas, de enero de 1976 a marzo de 1978, para la Ciudad de San José (Fuente: Servicio Meteorológico Nacional).

Mes	Precipitación (mm)	TEMPERATURA (°C)				Humedad relativa (%)	Lumino- sidad (horas- sol)
		Máxima	Mínima	Media	Oscilación		
1976							
ENE.	7.7	22.2	14.8	18.0	7.4	78	6.42
FEB.	0.4	22.58	14.22	17.8	8.36	85	7.36
MAR.	0	23.92	14.38	18.6	9.54	76	9.00
ABR.	44.9	26.0	15.93	20.1	10.07	75	6.48
MAY.	206.4	25.78	16.94	20.4	8.84	82	4.54
JUN.	317.8	27.84	16.52	20.2	11.32	84	3.54
JUL.	157.5	24.41	17.00	20.3	7.41	83	3.3
AGO.	206.8	24.5	17.00	19.9	7.5	84	4.3
SET.	308.6	25.64	16.75	20.1	8.89	88	4.0
OCT.	275.6	25.6	16.2	20.1	9.40	84	4.54
NOV.	133.0	24.18	16.22	19.6	7.96	82	4.36
DIC.	3.8	23.92	19.27	19.5	4.65	77	6.48
1977							
ENE.	2.1	23.38	14.76	18.69	8.62	79.6	5.54
FEB.	0	23.80	15.47	18.73	8.33	79.5	8.12
MAR.	1.2	24.50	15.80	19.7	8.70	74	7.36
ABR.	9.3	25.7	15.9	20.3	9.8	73	8.3

Continuación

Mes	Precipitación (mm)	TEMPERATURA (°C)				Humedad relativa (%)	Lumino- sidad (horas- sol)
		Máxima	Mínima	Media	Oscilación		
MAY.	194.8	27.1	16.8	20.7	10.3	81	6.18
JUN.	237.4	25.6	16.7	20.3	8.9	80	3.06
JUL.	55.2	24.2	16.9	20.0	7.3	79	4.6
AGO.	328.3	33.23	16.24	20.0	17.0	80	5.24
SET.	318.1	25.7	16.6	20.1	9.1	81	4.3
OCT.	384.7	25.2	16.1	19.8	9.1	82	4.3
NOV.	150.1	25.3	16.1	20.0	9.2	80	5.54
DIC.	2.5	24.35	16.17	19.63	8.18	83.8	6.12
1978.							
ENE.	5.6	-	-	-	-	-	-
FEB.	5.3	23.9	15.6	18.9	8.3	79	6.06
MAR.	2.6	25.4	16.5	19.5	8.9	76	6.36

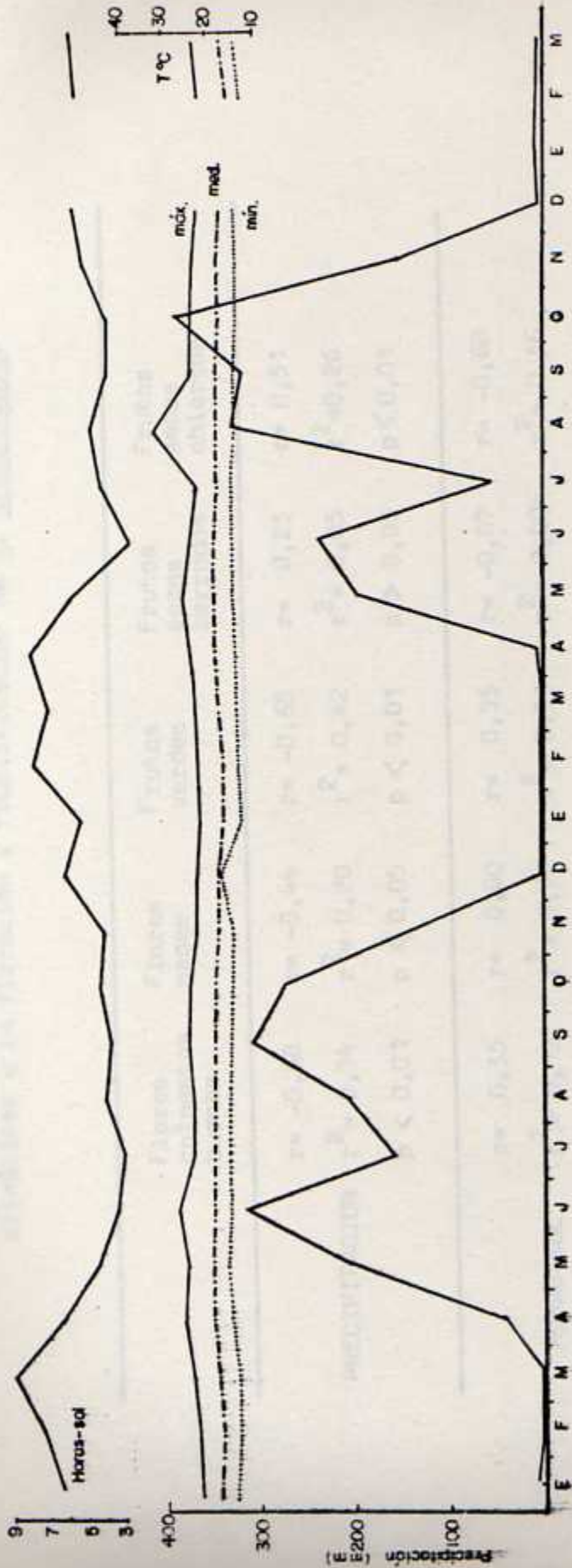


Figura 2. Representación gráfica de las principales variables climáticas del cuadro 2.

Cuadro 3. Resultados de las pruebas de correlación simple entre algunos factores climáticos y la floración y fructificación de A. grandiflora.

	Flores colgantes buenas	Flores secas	Frutos verdes	Frutos secos cerrados	Frutos secos abiertos
	r = -0,58 r ² = 0,34 p < 0,01	r = -0,44 r ² = 0,20 p < 0,05	r = -0,65 r ² = 0,42 p < 0,01	r = 0,23 r ² = 0,05 p > 0,05	r = 0,51 r ² = 0,26 p < 0,01
PRECIPITACION					
	r = 0,35 r ² = 0,12 p > 0,05	r = 0,60 r ² = 0,36 p < 0,01	r = 0,55 r ² = 0,31 p < 0,01	r = -0,07 r ² = 0,004 p > 0,05	r = -0,60 r ² = 0,36 p < 0,01
HORAS-SOL					

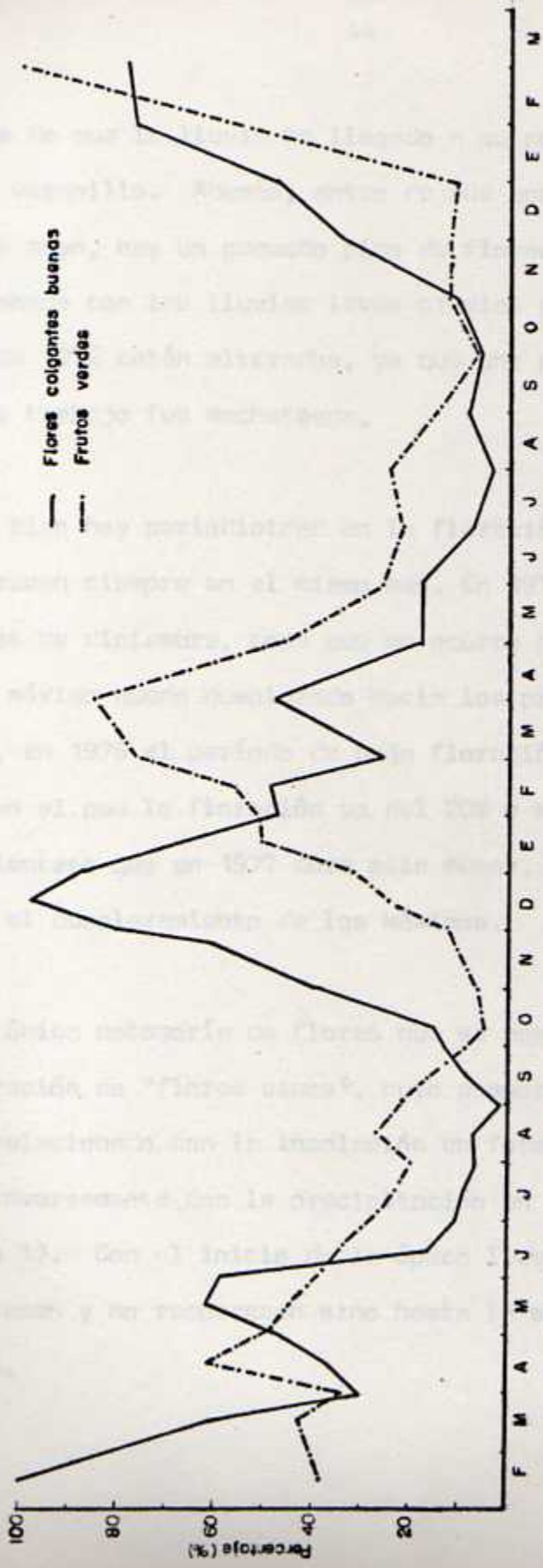


Figura 3. Periodicidad de floración y fructificación de A. grandiflora, expresada como el porcentaje del máximo número de flores o frutos registrado durante la época de estudio.

después de que la lluvia ha llegado a su punto más bajo en la época del veranillo. Además, antes de que aparezcan las fuertes lluvias de mayo, hay un pequeño pico de floración, intermedio, quizá relacionado con las lluvias leves previas a la época lluviosa; los datos de 1976 están alterados, ya que una porción importante del área de trabajo fue macheteada.

Si bien hay periodicidad en la floración, los picos máximos no aparecen siempre en el mismo mes. En 1976 el máximo aparece a mediados de diciembre, cosa que no ocurre en diciembre de 1977, ya que el máximo queda desplazado hacia los primeros meses de 1978. Además, en 1976 el período de baja floración (considerado como aquel en el que la floración es del 20% o menos) dura cuatro meses, mientras que en 1977 dura seis meses, lo cual está relacionado con el desplazamiento de los máximos.

La única categoría de flores que se aparta del patrón general de floración es "flores secas", cuyo comportamiento está directamente relacionado con la insolación en forma altamente significativa, e inversamente con la precipitación en forma significativa (cuadro 3). Con el inicio de la época lluviosa las flores secas desaparecen y no reaparecen sino hasta la siguiente época seca (figure 4).

- Flores cubradas
- - - Flores abiertas
- · · Flores viejas
- · - Flores caídas
- Flores secas

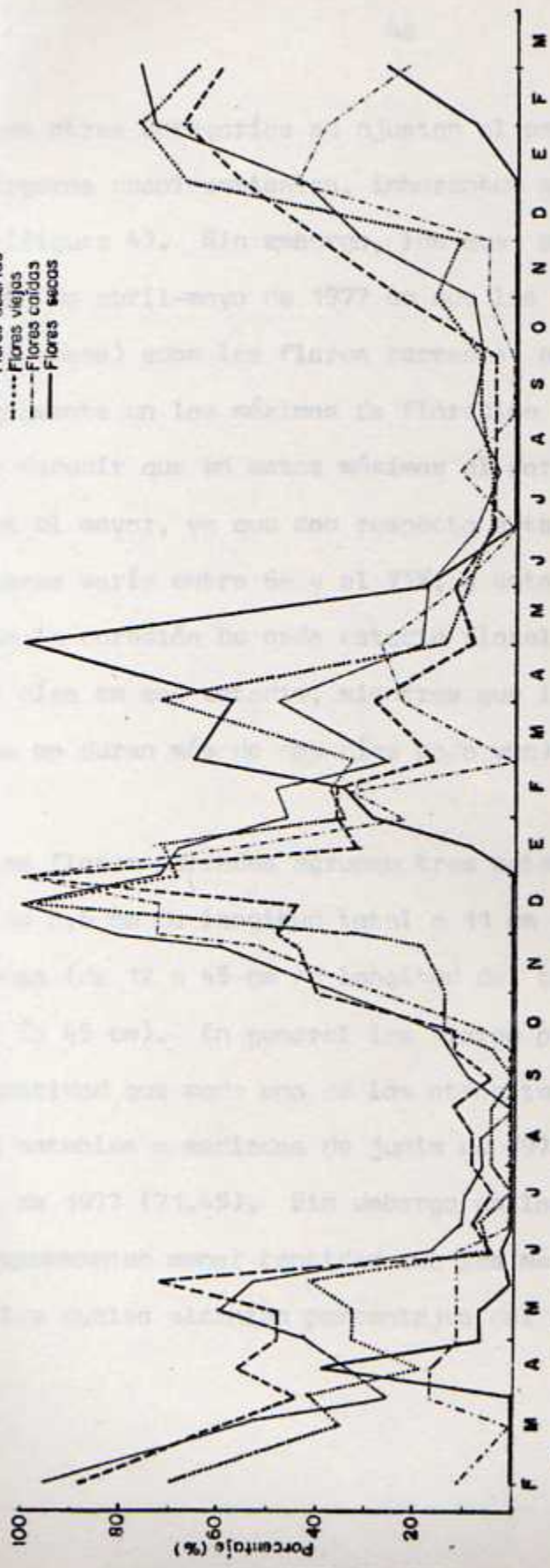


Figura 4. Periódicidad de las diferentes categorías de flores, expresada como el porcentaje del máximo número de flores de cada categoría registrado durante la época de estudio.

Las otras categorías se ajustan al patrón general de floración con ligeros desplazamientos, inherentes al ciclo de vida de una flor (figura 4). Sin embargo, los que siempre predominan (con excepción de abril-mayo de 1977 en que las más abundantes son las flores secas) son las flores cerradas, aumentándose su cantidad precisamente en los máximos de floración general. Del cuadro 1 se puede deducir que en estos máximos el porcentaje de flores cerradas es el mayor, ya que con respecto a todas las demás categorías de flores varía entre 66 y el 73%, y esto está en relación directa con la duración de cada estadio floral (una flor cerrada dura 30-40 días en ese estadio, mientras que las abiertas, "viejas" y caídas no duran más de dos días cada una).

Las flores cerradas agrupan tres categorías de tamaño: pequeñas (de 0,5 cm de longitud total a 11 cm de longitud del cáliz), medianas (de 12 a 45 cm de longitud del cáliz) y grandes (cáliz mayor de 45 cm). En general las flores pequeñas aparecen en mayor cantidad que cada uno de los otros tamaños y alcanzan porcentajes notables a mediados de junio de 1976 (69.2%) y a finales de abril de 1977 (71.4%). Sin embargo en los picos máximos la floración aparecen en menor cantidad que las medianas y las grandes juntas, las cuales alcanzan porcentajes del 60% (cuadro 4).

Cuadro 4. Periodicidad de las diferentes subcategorías de flores "cerradas", expresada en números absolutos y porcentuales para cada día de muestreo.

Fecha	Pequeñas		Medianas		Grandes		Total
	NO	%	NO	%	NO	%	
14-2-76	57	39.3	45	31.0	43	29.65	145
13-3-76	18	20.7	30	34.5	39	44.8	87
27-3-76	8	20.5	12	30.76	19	48.7	39
10-4-76	13	32.5	15	37.5	12	30	40
15-4-76	15	29.4	21	41.2	15	29.4	51
1-5-76	23	35.9	24	37.5	17	26.5	64
15-5-76	22	24.1	24	26.3	45	49.5	91
29-5-76	22	27.5	28	35	30	37.5	80
12-6-76	18	69.2	5	19.2	3	11.5	26
26-6-76	2	28.6	4	57.14	1	14.3	7
3-7-76	4	25	6	37.5	6	37.5	16
11-7-76	1	12.5	4	50	3	37.5	8
17-7-76	1	6.66	6	40	8	53.3	15
2-8-76	1	11.11	2	22.2	6	66.6	9
15-8-76	5	50	0	0	5	50	10
29-8-76	0	0	0	0	0	0	0
11-9-76	5	38.5	4	30.7	4	30.7	13
26-9-76	3	15.8	8	42.1	8	42.1	19
9-10-76	8	34.8	5	21.7	10	43.4	23
24-10-76	15	26.8	21	37.5	20	35.7	56
21-11-76	45	49.4	18	19.8	28	30.7	91
5-12-76	75	61	25	20.3	23	18.7	123
19-12-76	50	32.9	45	29.6	47	30.9	152
2-1-77	38	34.5	36	32.7	46	41.8	110

Continuación.

Fecha	Pequeñas		Medianas		Grandes		Total
	Nº	%	Nº	%	Nº	%	
18-1-77	45	43.3	25	24	34	32.7	104
30-1-77	39	55.7	12	17.1	19	27.1	70
13-2-77	43	58.9	11	15	19	26	73
27-2-77	21	53.8	6	15.4	12	30.7	39
27-3-77	33	45.2	22	30.1	18	24.6	73
30-4-77	20	71.4	5	17.8	3	10.7	28
29-5-77	12	44.4	5	18.5	10	37	27
26-6-77	4	33.3	4	33.3	4	33.3	12
31-7-77	1	20	0	0	4	80	5
28-8-77	7	53.8	2	15.4	4	30.8	13
2-9-77	3	30	3	30	4	40	10
29-9-77	3	23	5	38.5	5	38.5	13
27-11-77	18	38.3	10	21.3	19	40.4	47
31-12-77	11	16.6	21	31.8	34	51.5	66
28-1-78	51	45.5	28	25	33	29.5	112
4-3-78	44	37.9	34	29.3	38	32.7	116

Lo anterior significa que a un plazo corto estas flores medianas y grandes se abrirán, generando el pico máximo de flores abiertas que, por cierto, es relativamente bajo, de 25 flores para diciembre de 1976 (y hay que tener presente que incluye tanto flores femeninas como masculinas). Las flores abiertas, a las que se debe adicionar las "viejas" y las caídas para tener una idea más exacta de la disponibilidad de flores para los agentes polinizadores, tienen su máximo en la época seca, pero realmente se manifiestan a lo largo de todo el año, aunque en cantidades muy bajas (cuadro 1).

1.2. Fructificación:

El cuadro 1 muestra los registros periódicos de fructificación y el cuadro 3 los resultados de las correlaciones entre los datos del cuadro 1 y los datos climáticos más importantes del cuadro 2 y figura 2. Como frutos secos abiertos se considera los frutos desde el momento en que sus seis lóculos se separan totalmente y hasta que no quedan semillas en ninguno de ellos.

El pico máximo de frutos verdes o nuevos se manifiesta en la época seca, aproximadamente tres y medio meses después del pico máximo de floreción (figura 3), al menos para 1976. Los coeficientes (cuadro 3) indican que hay una correlación negativa y altamente significativa entre la producción de frutos verdes y la pre-

precipitación, y positiva y altamente significativa con respecto a la luminosidad. Antes de la entrada de las fuertes lluvias de mayo su producción empieza a disminuir, y quince días o un mes después del valor más bajo de precipitación en el veranillo, aparece un pico intermedio de frutos verdes, que luego declina hasta el mínimo en setiembre-octubre (figuras 3 y 5).

Conforme disminuyen los frutos verdes, aumentan los frutos secos cerrados, cuyo máximo se manifiesta dos meses después del de los verdes (la conversión de verde en seco dura entre seis y ocho semanas). El comportamiento de los frutos secos cerrados es independiente de la precipitación y de la luminosidad (cuadro 3); los picos intermedios se evidencian en setiembre-octubre, y los mínimos en la época seca (figura 5). En los máximos la cantidad de estas frutos es baja (cuadro 1), al menos en comparación con las otras categorías de frutos; esto se debe a que un fruto seco cerrado dura entre quince y treinta días para abrirse, de modo que por la rapidez de esta transformación es difícil obtener un pico alto en un momento dado.

La rapidez de la conversión se manifiesta en que el pico máximo de frutos secos abiertos aparece un mes después del de secos cerrados (figura 5). Las correlaciones son altamente significativas, en sentido positivo con respecto a la precipitación, y nega-

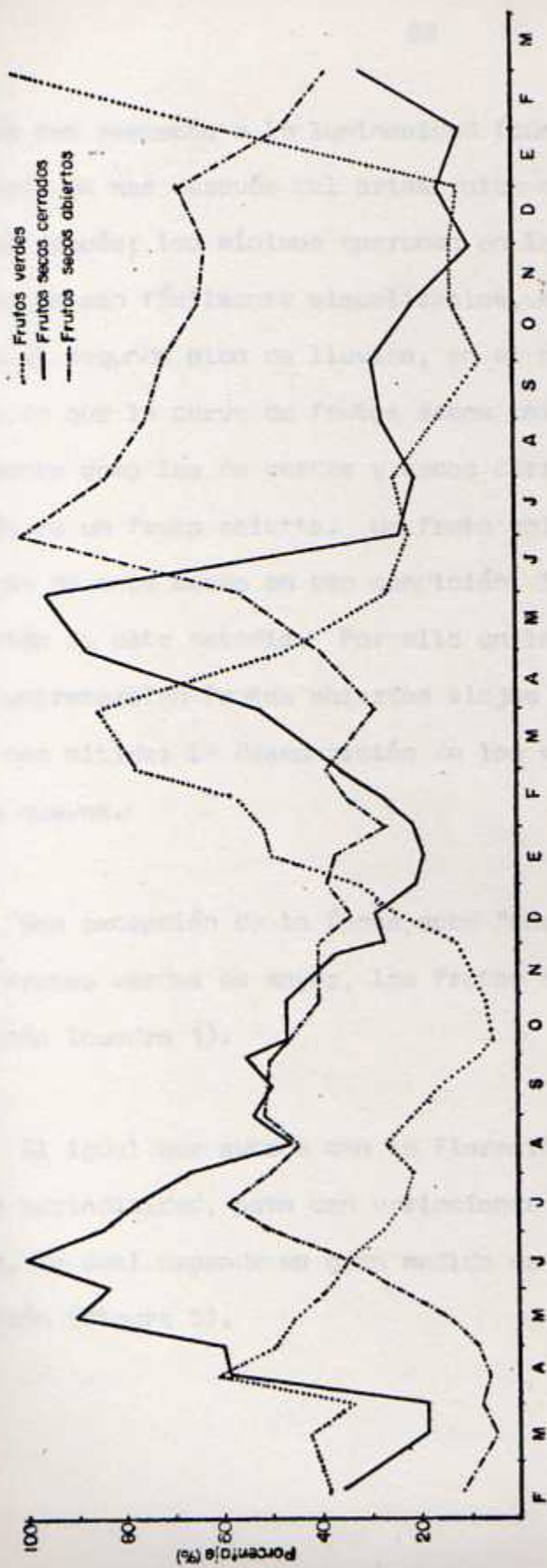


Figura 5. Periodicidad de las diferentes categorías de frutos, expresada como porcentaje del máximo número de frutos de cada categoría registrado durante la época de estudio.

tivo con respecto a la luminosidad (cuadro 3). En 1976 el máximo ocurre un mes después del primer pico de lluvias y en 1977 quince días después; los mínimos aparecen en la época seca y los intermedios no son fácilmente visualizables, aunque el de 1976 coincide con el segundo pico de lluvias, en el post-veranillo. Esto, además de que la curva de frutos secos abiertos no declina tan abruptamente como las de verdes y secos cerrados, obedece a la duración de un fruto abierto. Un fruto abierto que fue mercado duró cerca de once meses en esa condición, lo que revela la extensa duración de este estado. Por ello en la curva de frutos abiertos se entremezclan frutos abiertos viejos y nuevos y no se manifiesta con nitidez la desaparición de los viejos y el surgimiento de los nuevos.

Con excepción de la época seca "tardía", cuando la producción de frutos verdes es mayor, los frutos abiertos predominan durante el año (cuadro 1).

Al igual que sucede con la floración, la fructificación muestra periodicidad, pero con variaciones temporales de un año a otro, lo cual depende en gran medida de las variaciones en la floración (figura 5).

En el cuadro 1 y figura 5 es notable que durante esta investigación la cantidad de frutos verdes y de secos abiertos aumentó año con año, a diferencia de la cantidad de flores (cuadro 1) que se mantuvo más o menos constante; el aparente comportamiento más fluctuante en 1976 que en 1977 se debe a que en 1976 los datos se registraron quincenalmente y en 1977 mensualmente.

Aunque no hay estimaciones bien precisas, se puede decir que el porcentaje de fructificación real es menor que el potencial. En Sabana Sur, de unas cincuenta flores producidas durante la época de estudio solamente se obtuvo tres frutos. En la Ciudad Universitaria, tomando como punto de partida mediados de setiembre de 1976, luego de que en agosto no había flores cerradas (cuadro 4), y conjugando estos datos con los de duración de cada estadio de flor y fruto, debería haber al menos 250 frutos verdes a finales de marzo de 1977, según la proyección, pero en la realidad solo hay 101; es decir, el porcentaje de fructificación es del 40%. Para inicios de 1978 dicho porcentaje es del 84.4% (de 141 potenciales hay 119).

Una vez que se pasa de flor a fruto, éste no enfrenta mayores problemas para sobrevivir, ya que tres meses después del máximo de frutos verdes, cuando se alcanza el de frutos secos abiertos, hay 134 de éstos (para 1977), que corresponden un centenar a abiertos

nuevos y los otros al remanente acumulado visible a fines de enero de 1977 (cuadro 1). Los frutos secos abiertos contienen entre 140 y 300 semillas, y 200 en promedio, lo que significa que en el máximo de junio-julio de 1977 hay aproximadamente 20.000 semillas disponibles en la población de A. grandiflora en la Ciudad Universitaria.

2.- Desarrollo y crecimiento de la flor.

En el cuadro 5 se muestran los resultados de las pruebas estadísticas de regresión entre la tasa de crecimiento y la longitud de cada parte de la flor. La longitud del "cáliz" no es real, ya que por su forma retorcida no se puede medir sin romperlo; por esto, su longitud se calcula tomando como puntos extremos el ápice del utrículo y el sitio en que nace el apéndice, midiendo linealmente la distancia que los separa (figura 1).

Las dimensiones de la bracteola también se anotaron, pero realmente no se incrementan conforme la edad de la flor aumenta, por lo que quizá solo sirva de protección a las flores cuando éstas son muy pequeñas.

Desde que una flor se diferencia, protegida por la bracteola, y hasta que se abre transcurren entre treinta y cuarenta días. En el estado de flor abierta las proporciones de longitud promedio

Cuadro 5. Resultados de las pruebas de regresión simple entre la tasa de crecimiento y la longitud de cada parte de la flor para la población (Ciudad Universitaria) y para una sola planta (Sabana Sur).

	Pedícelo-ovario	"Cáliz"	Apéndice
POBLACION	$Y = -2.13X + 5.51$	$Y = 1.25X + 7.96$	$Y = 7.1X + 4.85$
	$r^2 = 0,05$	$r^2 = 0,03$	$r^2 = 0,16$
	$t = 2,08$	$t = 0,77$	$t = 9,22$
	$p < 0,05$	$p > 0,05$	$p < 0,001$
PLANTA	$Y = -0,26X + 4.56$	$Y = 7,0X + 2,93$	$Y = 6,73X + 1,76$
	$r^2 = 0,0009$	$r^2 = 0,37$	$r^2 = 0,64$
	$t = 2,02$	$t = 6,58$	$t = 11,03$
	$p < 0,05$	$p < 0,001$	$p < 0,001$

de las tres partes son: pedicelo-ovario, 13% (varía entre 11 y 21%), "cáliz", 36.5% (31 a 48%) y apéndice, 51% (38 a 58%).

El pedicelo-ovario, tanto a nivel poblacional (Ciudad Universitaria) como a nivel de una planta individual (Sabana Sur) crece rápidamente cuando su tamaño es menor. Es decir, conforme aumenta su longitud absoluta (generalmente mide de 6-7 cm como máximo) la tasa de crecimiento merma, y esto es significativo estadísticamente (cuadro 5, figuras 6 y 7).

La velocidad con que crece el "cáliz", que alcanza longitudes máximas promedio de 19 cm, es independiente de su tamaño en los datos poblacionales, pero no en los de una planta individual (cuadro 5, figuras 8 y 9). En este último caso, la relación es altamente significativa, es decir, conforme aumenta la longitud del "cáliz" su tasa de crecimiento aumenta. Sin embargo, la distribución de los puntos en ambos casos (población e individuo) parecen indicar que ocurre alguna desaceleración a mayores longitudes.

El apéndice, cuya longitud máxima promedio es 27 cm crece a mayor velocidad conforme aumenta su tamaño, de manera altamente significativa tanto para la Ciudad Universitaria como para Sabana Sur (cuadro 5, figuras 10 y 11).

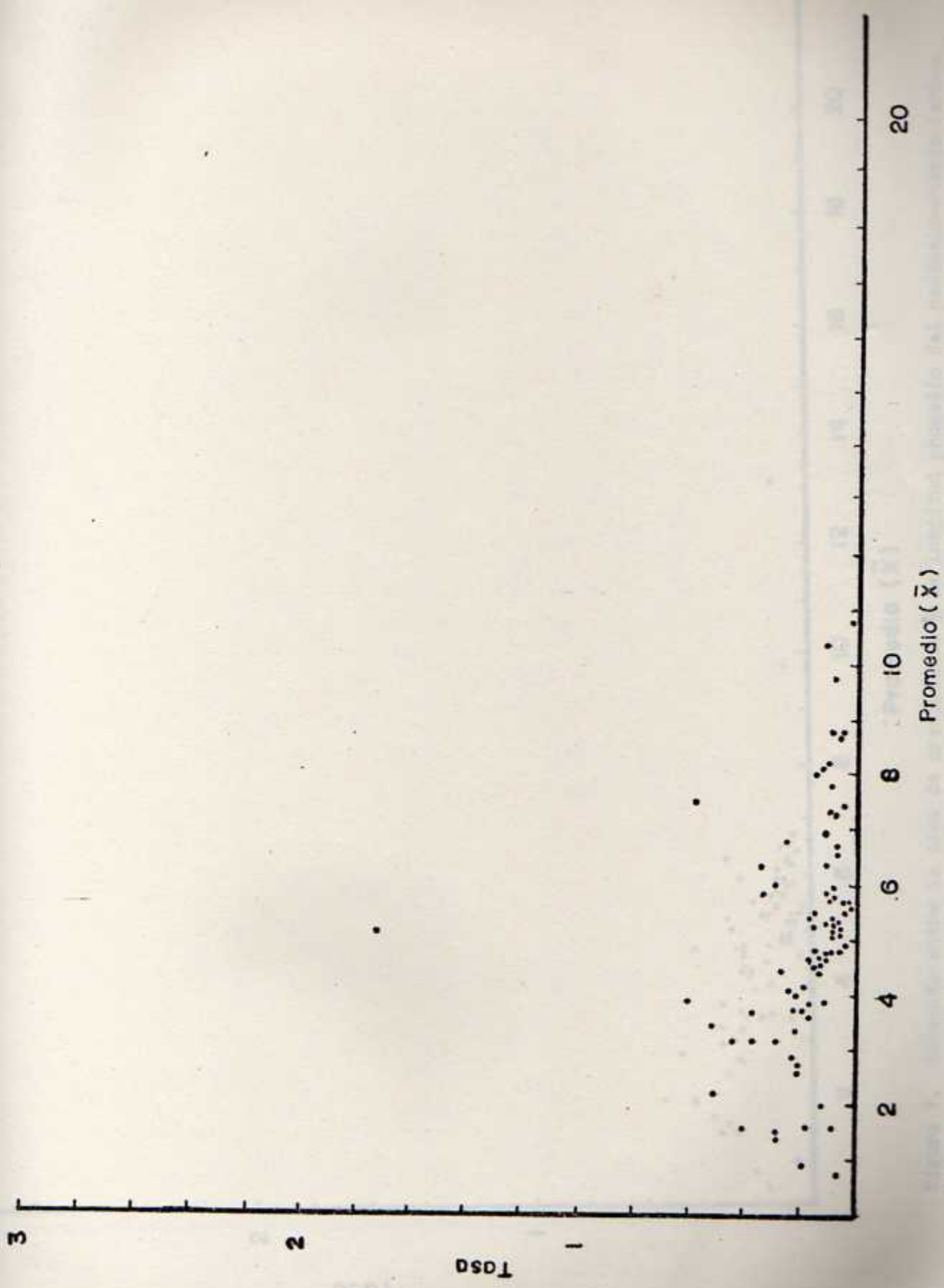


Figura 6. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del pedicelo-ovario (ambos expresados en cm.) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).

2

T030

1

2 4 6 8 10 12 14 16 18 20

Promedio (\bar{X})

Figura 7. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del pedicelo-ovario (ambos expresados en cm.) para una sola planta. (Sabana Sur).

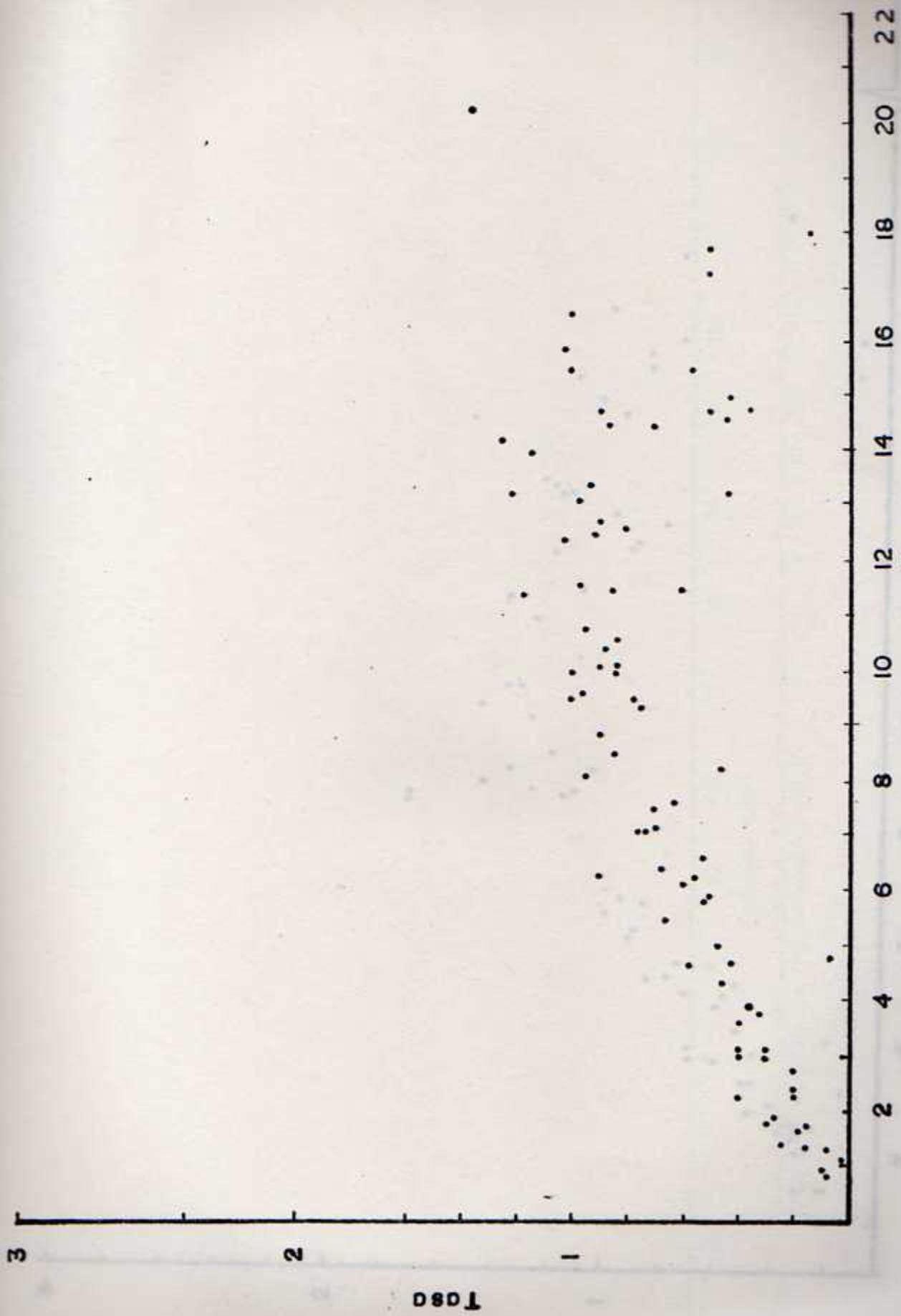
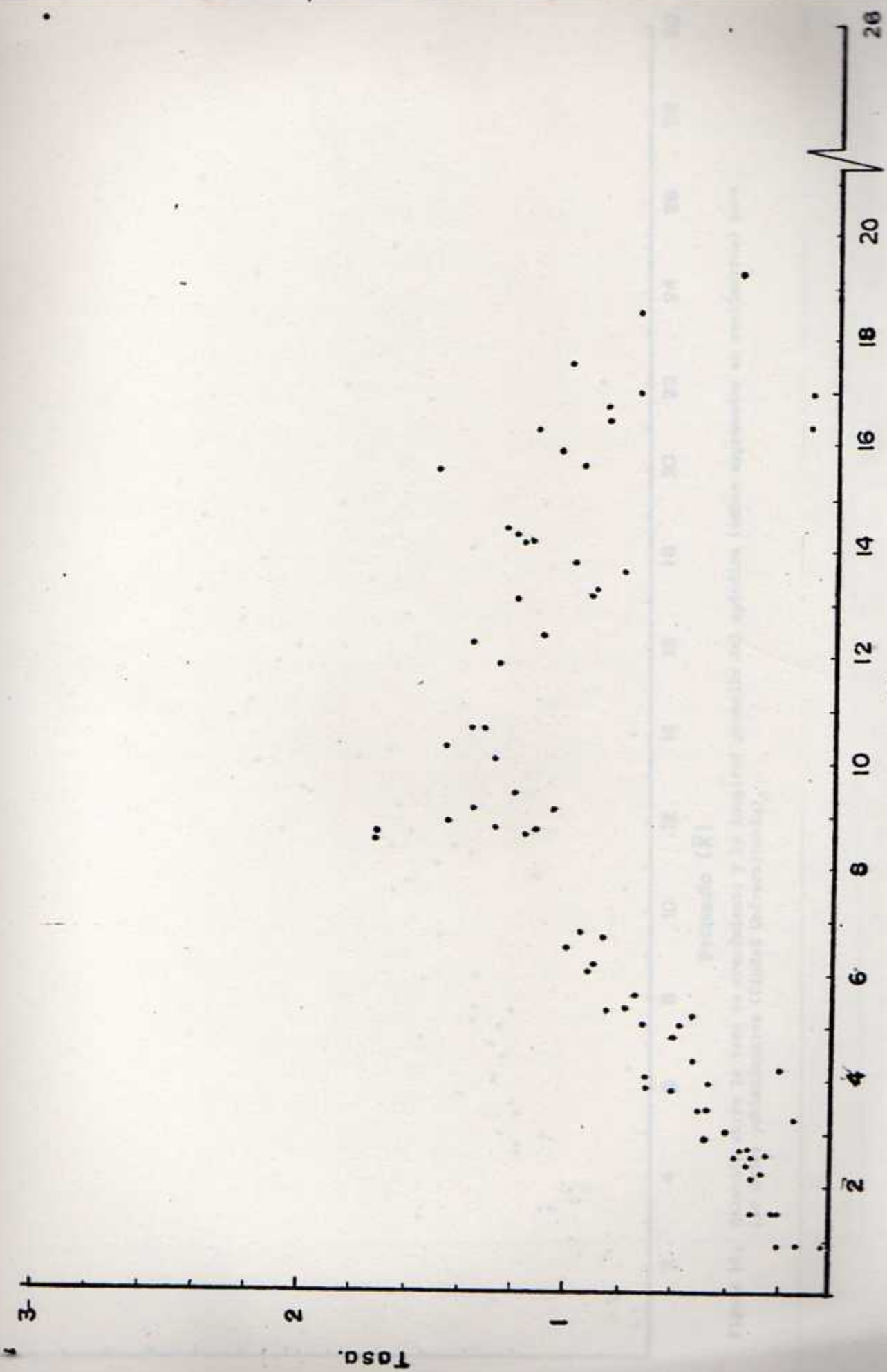


Figura 8. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del "cáliz" (sin apéndice) (ambos expresados en cm.) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).



Promedio (\bar{X})

Figura 9. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del "cáliz" (sin apéndice) (ambos expresados en cm.) para una sola planta (Sabana Sur).

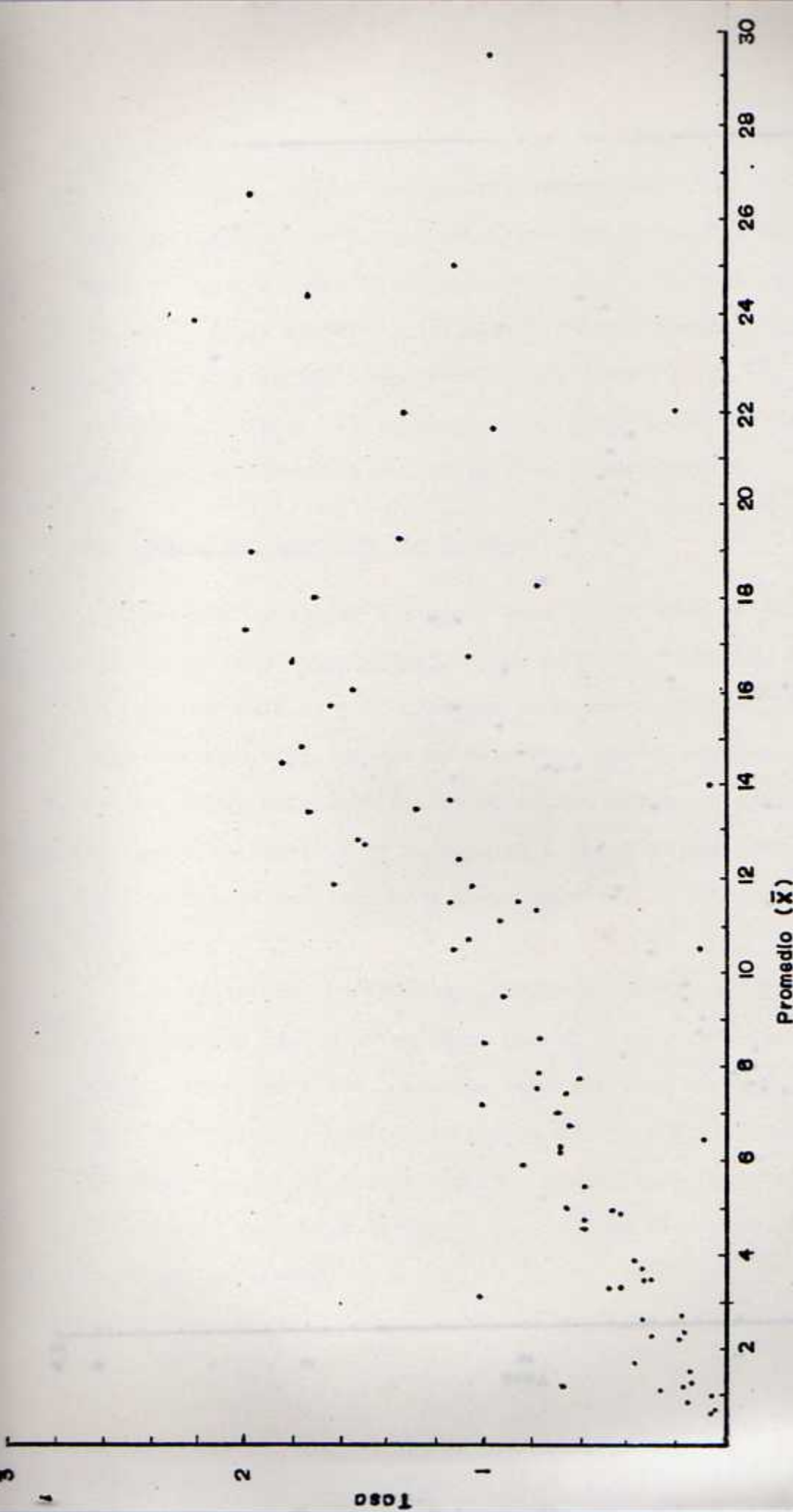


Figura 10. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del apéndice (ambos expresados en centímetros) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).

Figura 11. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del apéndice (ambos expresados en centímetros) para los datos poblacionales (Ciudad Universitaria).

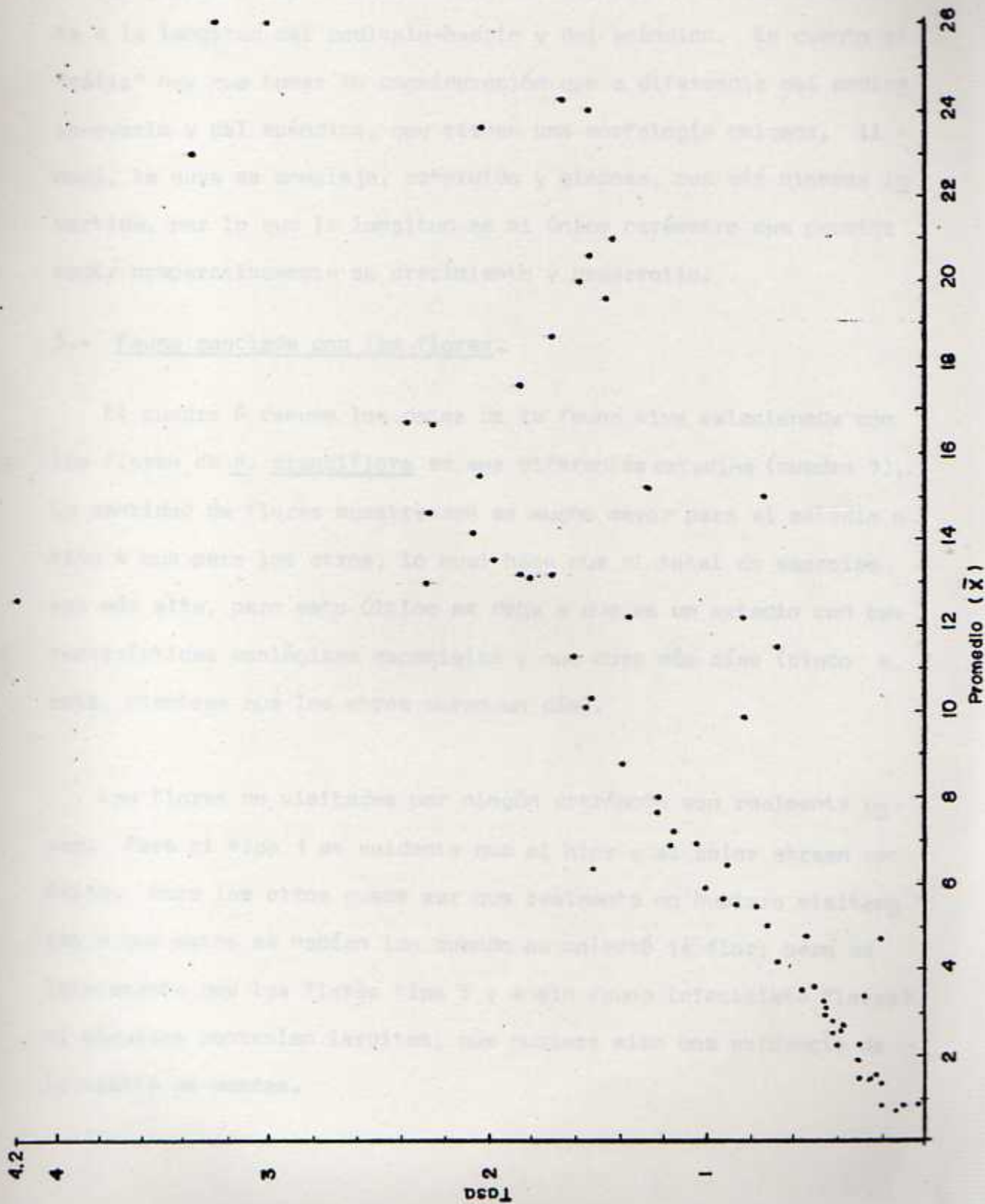


Figura 11. Relación entre la tasa de crecimiento y la longitud promedio del apéndice (árboles cosechados en cm.) para una sola planta (Sabana Sur).

En resumen, hay un precimiento diferencial en lo que respecta a la longitud del pedicelo-ovario y del apéndice. En cuanto al "cáliz" hay que tomar en consideración que a diferencia del pedicelo-ovario y del apéndice, que tienen una morfología delgada, lineal, la suya es compleja, retorcida y globosa, con más biomasa invertida, por lo que la longitud es el único parámetro que permite medir comparativamente su crecimiento y desarrollo.

3.- Fauna asociada con las flores.

El cuadro 6 resume los datos de la fauna viva relacionada con las flores de A. grandiflora en sus diferentes estadios (cuadro 7). La cantidad de flores muestreadas es mucho mayor para el estadio o tipo 4 que para los otros, lo cual hace que el total de especies sea más alto, pero esto último se debe a que es un estadio con características ecológicas especiales y que dura más días (cinco a seis, mientras que los otros duran un día).

Las flores no visitadas por ningún artrópodo son realmente pocas. Para el tipo 1 es evidente que el olor y el color atraen con éxito. Para los otros puede ser que realmente no hubiera visitantes o que estos se habían ido cuando se colectó la flor; pero es interesante que las flores tipo 3 y 4 sin fauna (diecisiete flores) ni siquiera contenían larvitas, que hubiera sido una evidencia de la visita de moscas.

Cuadro 6. Información sobre la fauna asociada con las flores de A. grandiflora, indicándose para cada grupo de artrópodos la cantidad de especies e individuos (entre paréntesis) en cada estadio floral.

	TIPO DE FLOR				Número de especies
	1	2	3	4	
Nº muestras	38	30	62	148	-
Sin fauna	0	3	8	9	
Con solo larvas	0	0	11	35	-
VISITADORES					
Dípteros	20(1558)	16(316)	6(44)	9(33)	32
Coleópteros	4(78)	4(14)	5(34)	16(140)	16
Arañas	0(0)	2(2)	4(7)	6(6)	9
Himenópteros	0(0)	1(1)	3(11)	2(109)	4
Otros	0(0)	1(1)	3(13)	8(25)	10
TOTAL ESPECIES	24	24	21	41	
Traslapes de especies	12		11		
			7		
			4		
			5		
			2		
Indice de diversidad	-0,33	-0,54	-0,98	-1,14	

Cuadro 7. Grupos taxonómicos de artrópodos presentes en cada estadio floral, con el detalle de su cantidad de especies e individuos (entre paréntesis).

GRUPO TAXONÓMICO	TIPO DE FLOR			
	1	2	3	4
DIPTERA				
Otitidae	1(71)	1(32)		
Drosophilidae	3(10)	3(7)		3(18)
Phoridae	5(1380)	3(245)	1(30)	
Neriidae	1(12)	1(9)	2(8)	1(9)
Richardiidae	1(5)	1(5)	1(3)	
Calliphoridae (<u>P. eximia</u>)	1(3)		1(1)	
Muscidae	3(56)	2(13)		1(1)
Tachinidae	1(1)			
Syrphidae (<u>Eristalis</u>)		1(1)		
Chironomidae			1(1)	
Bombyllidae			1(1 muerto)	
Sciaridae				1(1)
Psychodidae		1(1)		
Otros Muscoidea	4(20)	3(3)		3(4)
COLEOPTERA				
Staphylinidae	2(76)	1(6)	2(6)	3(82)
Histeridae	1(1)			
Nitidulidae		1(2)	1(25)	1(18)
Scarabeidae				1(2)
No identificados	1(1)	2(6)	2(3)	11(38)
DERMAPTERA				
<u>Metresura flaviceps</u>			1(11)	1(13)
Carcinophoridae				1(4)
HYMENOPTERA				
Formicidae			2(10)	2(109)
Apidae (<u>Trigona</u>)		1(1)		
Microhimenoptera			1(1)	
HEMIPTERA				
No identificado		1(1)		
HOMOPTERA				
Aphididae				1(1)
Cicadellidae				1(1)

Continuación

GRUPO TAXONÓMICO	TIPO DE FLOR			
	1	2	3	4
BLATTARIA				
Blattellidae (<u>Anaplecta</u>)			1(1)	1(4)
Blaberidae				
(<u>Pycnoscelus surinamensis</u>)				1(1)
LEPIDOPTERA				
Larva no identificada				1(1)
CORRODENTIA				
No identificado			1(1)	
PSEUDOSCORPIONIDA				
No identificado				1(2)
ARANEAE				
Ctenidae		1(1)		
Theridiidae		1(1)	1(1)	1(1)
Pholcidae			1(1)	
Clubionidae			2(5)	3(3)
Gnaphosidae				2(2)

La ausencia de larvas de dípteros en los estadios 1 y 2 se explica porque los huevecillos colocados en las flores no eclosionan sino hasta en el estadio 3; en éste y en el 4 los porcentajes con solo larvas con respecto al total muestreado son de 17% y 23.6% respectivamente.

En el estadio 1 solo hay dípteros y coleópteros. De las veinte especies de dípteros presentes, solo cinco de ellas son abundantes: un Phoridae con 1374 individuos, un Otitidae con 71, un Muscidae con 53, un Neriidae con 12 y una especie de muscoideo con 11. De las cuatro especies de coleópteros, de un Staphylinidae hay 73 individuos.

En el estadio 2 siempre predominan dípteros y coleópteros, pero también aparecen otros grupos en bajas cantidades, tales como una Trigona, dos arañas y un hemíptero. En cuanto a los dípteros, aunque en menores cantidades, aparecen las mismas especies que predominan en 1: Phoridae (243 individuos), Otitidae (32), Muscidae (7). En los coleópteros no hay ninguna especie dominante, y el Staphylinidae del estadio 1 ya no aparece.

La predominancia de dípteros en los estadios 1 y 2 decae en el estadio 3, en el que aparecen más grupos tales como hormigas, arañas, tijerillas, cucarachas y hasta un corrodentio. Los coleópteros exhiben mayor abundancia, gracias a una especie de Nitidulidae

(25 individuos) presente desde el estadio 2. Los dípteros presentes son el mismo Phoridae abundante en los otros dos estadios, con 30 individuos, el Neriidae del estadio 1 (7 individuos) y otros en baja cantidad. También aparecen el Dtitidae y el Muscidae importantes en 1 y 2, pero muertos, ya sea íntegros o despedazados.

El estadio 4 es el que exhibe la mayor diversidad (cuadro 6) y predominan los coleópteros en cuanto a cantidad de especies e individuos; la especie de ellos dominante es un Staphylinidae (59 individuos) que en el estadio anterior está representado por un solo individuo. La especie dominante del estadio es una hormiga (85 individuos) que aparece en baja cantidad en el estadio anterior. Además de ellos hay seis especies de arañas y ocho de otros grupos tales como tijerillas, homópteros, cucarachas, una larva de mariposa y pseudoescorpiones. Los dípteros están representados mayormente por Drosophilidae y el Neriidae que aparece en los primeros estadios.

En la totalidad de las especies de artrópodos visitantes de las flores de A. grandiflora la mayor parte es de dípteros, con 32 especies, de las cuales 24 aparecen en los estadios 1 y 2; en estos estadios, hay 7 de las 16 especies de coleópteros que llegan a las flores.

En cuanto a traslapes de visitantes entre un estadio y otro, solo hay dos especies que aparecen en los cuatro estadios: un Neriidae y un Staphylinidae. Los traslapes mayores se dan entre los estadios 1 y 2 con doce especies, y entre 3 y 4 con once. Los estadios 1 y 2 tienen once especies de dípteros en común y una de coleópteros, mientras que 3 y 4 tienen una de dípteros, cuatro de coleópteros, dos de hormigas, dos de arañas, una de cucarachas y una de tijerillas. Entre 2 y 3, hay en común tres de dípteros, tres de coleópteros y una de arañas. Entre 1, 2 y 3 hay tres dípteros y un coleóptero en común y entre 2, 3 y 4 tres coleópteros.

Sin duda, la presencia de determinadas especies en cada estadio y los traslapes, tienen relación con lo que ellas deriven de las flores en cada estadio, ya que los recursos que éstas ofrecen varían con la sucesión de estadios.

La abundancia relativa de especies graficada en la figura 12, indica que para los cuatro estadios florales en general hay muchas especies con pocos individuos. Para el tipo 1 la excepción de esto, es decir, pocas especies con muchos individuos, se refiere a las especies de Phoridae, Otitidae y Muscidae que pueden ser los polinizadores de A. grandiflora, además de los Staphylinidae; para el tipo 2 la excepción son los Phoridae, y para 4 una especie de Staphylinidae y otra de hormigas. El tipo 4 es el que muestra una distribución

Tipo 1
 Tipo 2
 Tipo 3
 Tipo 4

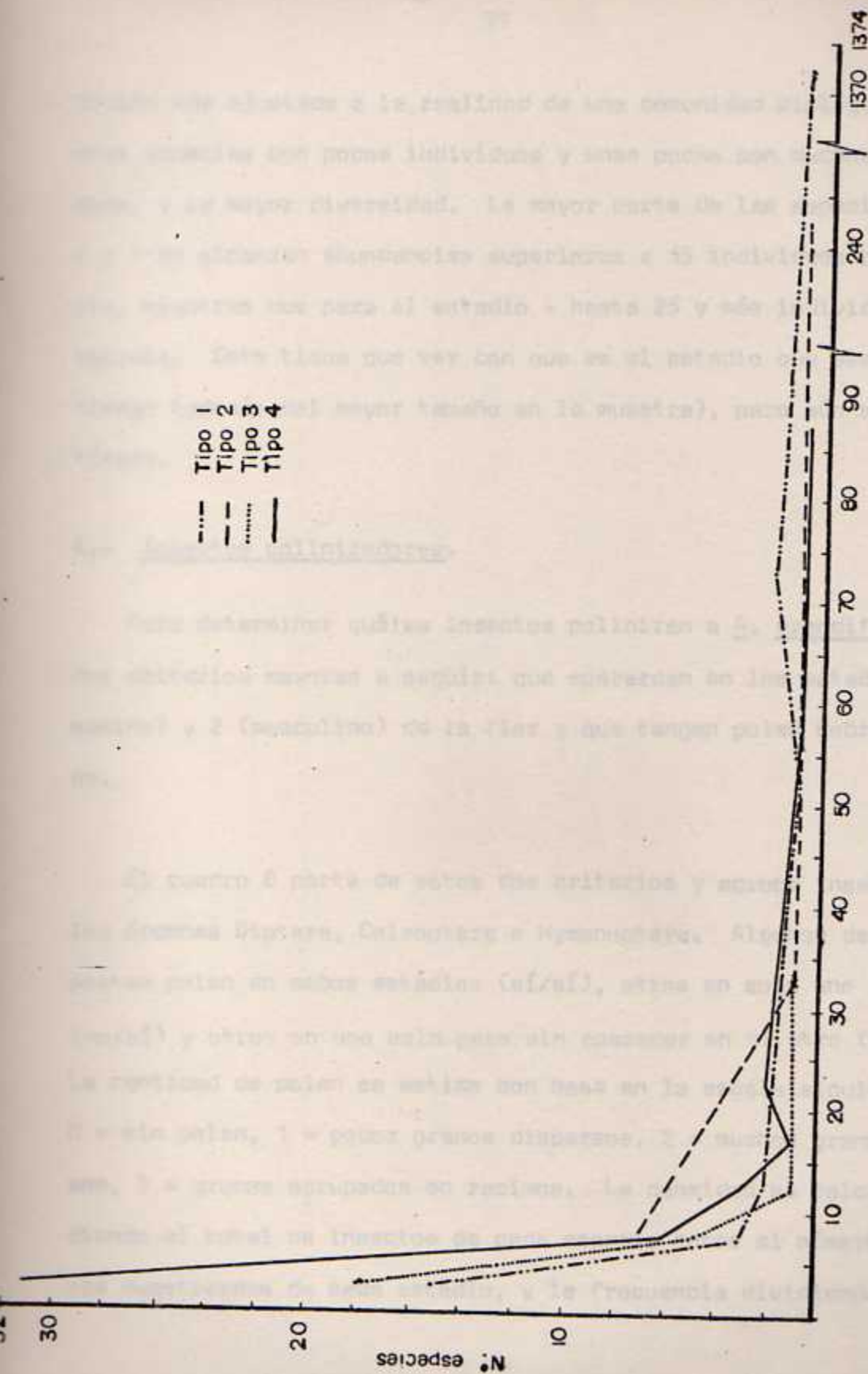
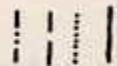


Figura 12. Curvas comparativas de la abundancia relativa de especies de artrópodos en los diferentes estadios florales.

bución más ajustada a la realidad de una comunidad biológica: muchas especies con pocos individuos y unas pocas con muchos individuos, y la mayor diversidad. La mayor parte de las especies en 1, 2 y 3 no alcanzan abundancias superiores a 15 individuos por especie, mientras que para el estadio 4 hasta 25 y más individuos por especie. Esto tiene que ver con que es el estadio que abarca más tiempo (además del mayor tamaño en la muestra), pero aún así es efímero.

4.- Insectos polinizadores.

Para determinar cuáles insectos polinizan a A. grandiflora hay dos criterios mayores a seguir: que aparezcan en los estadios 1 (femenino) y 2 (masculino) de la flor y que tengan polen sobre su cuerpo.

El cuadro 8 parte de estos dos criterios y agrupa insectos de los órdenes Diptera, Coleoptera e Hymenoptera. Algunos de ellos portan polen en ambos estadios (sí/sí), otros en solo uno (sí/no o (no/sí) y otros en uno solo pero sin aparecer en el otro (sí/- o -/sí). La cantidad de polen se estima con base en la escala siguiente: 0 = sin polen, 1 = pocos granos dispersos, 2 = muchos granos dispersos, 3 = granos agrupados en racimos. La densidad se calcula dividiendo el total de insectos de cada especie entre el número de flores muestreadas de cada estadio, y la frecuencia dividiendo la cen-

Cuadro 8. Criterios básicos para determinar los posibles polinizadores de A. grandiflora.

	Con polen		Cantidad de polen	Densidad -		Frecuencia -		Frecuencia con polen	
	1	2		1	2	1	2	1	2
DIPTERA									
Drosophilidae	no	sí	1	0,18	0,16	0,131	0,133	0	0,2
Muscidae	sí	no	3	1,39	0,23	0,39	0,20	0,076	0,29
Neriidae	no	sí	1	0,31	0,30	0,21	0,20	0	0,22
Obolidae	sí	sí	3	1,86	1,06	0,47	0,50	0,015	0,42
Phoridae	sí	sí	1	36,15	8,1	0,87	0,57	0,0007	0,0082
Syrphidae	--	sí	2	---	0,03	---	0,033	---	1
Tachinidae	sí	--	1	0,05	---	0,053	---	0,5	---
COLEOPTERA									
Staphylinidae	sí	--	2	1,92	---	0,026	---	0,027	---
No identif.	--	sí	2	---	0,06	---	0,066	---	0,5
HYMENOPTERA									
Apidae	--	sí	2	---	0,03	---	0,033	---	1

tividad de flores en que aparece cada especie entre el total de la muestra. La "frecuencia con polen" se obtiene dividiendo la cantidad de insectos de cada especie portadores de polen entre la cantidad total de la respectiva especie para cada estadio.

De las diez especies anotadas, que de acuerdo con los dos criterios mayores podrían ser los polinizadores, solo el Muscidae, el Otitidae y el Phoridae aparecen con polen en ambos estadios. El Drosophilidae y el Neriidae aparecen en ambos estadios, pero con polen solo en el 2. Las demás especies aparecen en uno de los estadios, y con polen, y no en el otro. Las especies con densidades importantes (iguales o mayores que 1) son el Muscidae en el primer estadio, el Otitidae en ambos, el Phoridae en ambos y el Staphylinidae en el primero; las otras aparecen en densidades y frecuencias muy bajas, y esto de hecho las descalifica como polinizadores primarios, lo que no niega que eventualmente puedan ser polinizadores. El Staphylinidae exhibe una frecuencia muy baja, a pesar de que su valor de densidad es alto, y esto revela que llega en grandes cantidades pero se introduce en pocas flores.

Además de sus valores de densidad importantes, el fórido, el otítido y el muscido exhiben importantes valores de frecuencia, especialmente los dos primeros. En cuanto a la frecuencia con polen son el otítido y el muscido los que tienen valores más altos y no así el fórido.

Como se aprecia, hay diferencias entre estas tres especies, según se trate del criterio empleado para compararlas y del estadio de la flor. Una buena manera de reunir dichos criterios en uno solo y más elocuente para precisar quiénes son los polinizadores primarios, es multiplicar los valores de cantidad de polen, densidad, frecuencia y frecuencia con polen correspondientes al estadio 1 para cada especie, obteniéndose así la probabilidad de visita con polen de cada especie al estadio receptivo o femenino. El producto de ello da los valores de 0.123 (Muscidae), 0.039 (Otítidae) y 0.022 (Phoridae). Estas tres especies se parecen en que tienen largas cerdas en el dorso de la cabeza y del tórax y en las patas, estructuras a las que el polen se adhiere. Sin embargo, difieren en cuanto al tamaño corporal, ya que el otítido mide 4 mm. de longitud y 1-1,5 mm. de ancho, el múscido 3,5-4,0 y 1-1,5 mm. y el fórido 1,5-2,0 y 0.5 mm. Esto tiene relación con el espacio comprendido entre los lóbulos estigmas y la pared del utrículo de la flor, que es el punto "geográfico" de la flor relacionado directamente con la polinización; en una flor en estadio femenino dicho espacio mide 3-4 mm. Además del mayor tamaño del otítido y del múscido, sus patas son más largas que las del fórido, lo que les confiere un mayor tamaño corporal, y las aproxima más a las dimensiones del espacio citado. En cuanto a las demás especies del cuadro 8, algunas tienen muchas cerdas y otras poquísimas; otras son demasiado grandes o esbeltas, lo que les dificulta acercarse a los lóbulos estigmas.

En términos de esto, parece ser que son el otítido y el múscido los polinizadores primarios reales. Estas dos especies aparecen cada una por aparte o juntas dentro de una misma flor pero no visitan todas las flores, aunque (salvo el múscido en el estadio 2) muestran densidades mayores que 1; es decir, si bien hay una cantidad de moscas que para el estadio 1 garantizaría que hubiera tres de ellas en cada flor, y al menos una en cada flor del estadio 2, esto no ocurre, dándose casos en que en un mismo día hay 19 otítidos en una flor y ninguna en otra. Del total de flores visitadas por las dos especies, ellas aparecen juntas en el 37.5% de las flores de tipo 1 y en el 31.25% de las del tipo 2.

En el cuadro 8 se aprecia que la frecuencia con polen siempre es mayor en el estadio 2 o masculino, y es lógico, ya que es cuando el polen ha sido liberado en las anteras y está disponible; el 42% de los otítidos presentes porta polen y el 29% de los múscidos, pero esto no es congruente con el estadio 1, en que solo el 1.5% de los otítidos y el 7.6% de los múscidos portan polen. En esto debe haber errores de muestreo, en cuanto a la hora en que se colectó la fauna, pero aún así es un indicio importante de la actividad de estas dos especies de dípteros.

El cuadro 9 contiene información básica sobre la ecología de los insectos visitantes de los estadios 1 y 2, que permite enten-

Cuadro 9. Datos ecológicos básicos de los insectos que visitan los estadios 1 y 2 de las flores.

FAMILIA	ADULTOS	LARVAS
Otitidae	En sitios húmedos. En carroña	En material vegetal putrefacto y en excrementos.
Drosophilidae	Chupadores de fermentos y secreciones vegetales y animales.	En frutos podridos, hongos, etc.
Phoridae	En material vegetal y animal putrefacto	Hábitos variados. Algunas en material vegetal o animal putrefacto y en hongos.
Neriidae	Cerca del agua o en lugares húmedos, En carroña.	En material vegetal putrefacto.
Richardiidae	En sitios húmedos. e En carroña.	En material vegetal putrefacto y en excrementos.
Calliphoridae (<u>P. eximia</u>)	Chupadores de exudados.	En carroña.
Muscidae	Hábitos variados. Chupadores de secreciones.	Hábitos variados. Algunas en material vegetal putrefacto, carroña y excrementos.
Tachinidae	Algunas son polinizadores.	Endoparásitos de artrópodos.
Syrphidae (<u>Eristalis</u>)	Hábitos variados. Melívoros.	En agua contaminada. Algunos en material vegetal putrefacto.
Psychodidae	En lugares húmedos y sombreados.	En material vegetal putrefacto, barro, musgo y agua.

FAMILIA	ADULTOS	LARVAS
Staphylinidae	Hábitos variados. Depredadores, polívoros, fungívoros, saprófagos, coprófagos, necrófagos.	Hábitos variados, como los adultos.
Histeridae	En carne, excrementos, hongos. Depredadores.	---
Nitidulidae	Hábitos variados. Saprófagos, necrófagos, fungívoros, polívoros, xilófagos.	Hábitos variados, como los adultos.
Apidae (<u>Trigona</u>)	Hábitos variados. Polinizadores. En carne y excrementos.	Sedentarias, en sus nidos.

Fuentes: Curran (1934), Oldroyd (1964), Borror y DeLong (1970), Cornaby (1974).

der por qué llegan a las flores.

El otítido y el múscido nunca arriban a la flor en forma directa, sino que se posan en la vegetación vecina y caminan sobre ella o vuelan en trechos cortos hasta llegar a la flor. Al llegar a ésta, y en esto se parecen otros visitantes como Phaenicia eximia, el sarcófago, los néridos y algunos múscidos, recorren el lóbulo una y otra vez, quizá guiados por el tenue olor de las papilas que configuran las manchas del lóbulo, y un rato después entran por el anillo o boca de la flor; este comportamiento es válido también para la polinización, es decir, al salir de una flor "masculina" para ir a una en estado femenino. La textura de las manchas del lóbulo parece ser una característica importante del síndrome de la sepromiofilia (S. Salas, comunicación personal).

Una característica importante de los dípteros y que es fundamental para la polinización de A. grandiflora es su fototactismo positivo. Al encerrar múscidos y otítidos en un frasco y cubrir éste con tela oscura dejando una sola área descubierta en cualquier punto, ellos se dirigen hacia esa área siempre.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

En el comportamiento fenológico de una población vegetal, al igual que en otras características biológicas suyas, juegan un papel fundamental tanto los factores climáticos o factores próximos, como los propiamente bióticos (factores últimos) entre los que destacan las interacciones entre dicha población y la fauna (polinizadores, dispersadores o herbívoros). Sin embargo, es difícil deslindar con precisión cuánto afecta uno u otro tipo de factores, ya que es como producto de su interrelación, de su efecto mixto, que la población exhibe determinado comportamiento, que a la vez influye especialmente en la fauna asociada con ella.

Aristolochia grandiflora muestra un patrón estacional definido en cuanto a la floración, la fructificación y al crecimiento vegetativo; este último no es tan perceptible como en un arbusto o un árbol, que se visualiza al menos en la caída y brotadura del follaje periódicamente, y solo se nota a inicios de mayo, cuando surgen nuevos tallos a partir de la raíz principal de la planta que crecen rápidamente. Tal patrón estacional debe estar regido por múltiples factores.

La floración de A. grandiflora se manifiesta a inicios de la estación seca, cuando las lluvias disminuyen, y coincide con la de los árboles de la localidad (Fournier, 1976a), aunque un poco

anticipada a la de ellos. Esto no se ajusta a las evidencias de Frankie (1975) para las tierras bajas y secas de la vertiente Pa-
cífica de Costa Rica, quien indica que las plantas herbáceas flo-
recen en la estación lluviosa. Esta discrepancia puede deberse
a las diferencias climáticas entre las regiones del caso, o bien,
a que A. grandiflora no está acoplada al patrón general de las
herbáceas; esto último no es posible saberlo ya que dicho autor
expresa los datos como el número de especies en flor. Young
(1971) menciona que en la región considerada por Frankie, entre
marzo y finales de junio Aristolochia veraquensis no exhibe flo-
res y sí un notable crecimiento vegetativo. En el bosque tropi-
cal húmedo y semidecíduo de la Isla de Barro Colorado, Panamá,
Croat (1969) señala que la mayor parte de las herbáceas alcanzan
su máxima de floración al inicio de la estación seca, en diciem-
bre, y los bejuco herbáceos en diciembre-enero, al igual que los
leñosos (Croat, 1975). Stiles (1978) anota para las tierras ba-
jas y húmedas del Atlántico de Costa Rica, que los bejuco visita-
dos por colibríes florecen principalmente en la estación seca.

La estación seca no solo carece de precipitación, sino que es
la época de días cortos, altas temperaturas, baja humedad y mayor
insolación diaria (Njoku, 1963), y el efecto combinado de algunos
de ellos podría estimular la floración.

En el caso de A. grandiflora es la precipitación el factor más importante en la floración, ya que en su ausencia la planta florece (cuadro 3, $r = -0,58$). De un año al siguiente el pico máximo de floración aparece desplazado (figura 3). Hay un pico en diciembre de 1976, pero no en 1977 y se desplaza hacia los primeros meses de 1978, lo cual está relacionado con la precipitación, especialmente en los meses más cercanos a la época de floración; aunque la cantidad de lluvia es bastante similar entre 1976 y 1977 (1662.5 mm en 1976 y 1683.7 mm en 1977), la cantidad de lluvia de post-veranillo (de julio a noviembre) es diferente, ya que en 1976 es de 1081.5 mm y en 1977 de 1236.4 mm. Esta mayor precipitación en 1977 parece desplazar el correspondiente pico de floración y puede ocasionar así que en 1977 el período de baja floración (menor del 20%) dure seis meses en vez de cuatro, como ocurre en 1976; esto mismo explicaría el desfase de los mínimos, que se manifiestan en el post-veranillo.

Si bien la floración y la precipitación son antagónicas, es importante destacar que la primera se expresa pronto luego de que la segunda decrece. Croat (1969) indica que las plantas herbáceas tienen esta habilidad (y necesidad) de responder rápidamente a los cambios ambientales. Petch (1924) apunta que en Ceilán Aristolochia florece durante el tiempo húmedo o lluvioso y que esto se debe a que la planta requiere agua en abundancia para mantener la rigidez de la flor y la turgencia de los pelos. Esto último es válido

para Aristolochia grandiflora en Costa Rica, ya que aunque el exceso de lluvia afecta adversamente la floración, al inicio de la estación seca, hay cierto nivel de agua en el suelo que la favorece, en términos de lo señalado por Petch, que es más importante para las flores medianas y grandes que predominan en los picos máximos (cuadro 4). La floración, luego del máximo, declina quizá porque el nivel de agua es insuficiente. Janzen (1967) anota que esto está afectado por la profundidad del sistema radical, la habilidad para almacenar agua y la resistencia a la sequía de la parte aérea de la planta.

Una evidencia de la situación crítica de A. grandiflora es la aparición de flores desinfladas y reseca en épocas de alta insolación ($r = 0,60$, cuadro 3). En estas épocas gran parte de la comunidad pierde su follaje, acumulándose mantillo (Fournier y Camacho, 1973), por lo que los rayos solares actúan de manera más directa sobre los bejucos de Aristolochia enredados en la vegetación. Sin embargo, es interesante que hay un nuevo pico de floración antes de que aparezcan las fuertes lluvias de mayo (figura 3), en el que hay cantidades importantes de flores cerradas grandes (cuadro 4) especialmente en 1976. Este pico debe ser una respuesta a las lluvias leves previas a la época lluviosa que estimulan la aparición de flores grandes a partir de pequeñas o medianas que se hubieran reseca-do por falta de agua, pero es un pico efímero, ya que en 1978 incluso es sucedido por uno de flores secas (figura 4). Sobre este fenómeno

meno de un pico de floración "fuera de lugar", pero referido a árboles o arbustos y con consideraciones un tanto diferentes, algunos autores han puntualizado (Alvim, 1960; Fournier, y Salas, 1966; Opler et al., 1976).

Aparte de la precipitación no parece que otros factores, tales como el fotoperíodo, la oscilación térmica (diferencia entre la mayor y la menor temperatura promedio mensual), la temperatura promedio mensual o la humedad relativa, tengan un efecto marcado sobre la floración. Podría ser que algunos valores específicos de estos parámetros sean determinantes para estimular algún proceso importante, pero que queden "disfrazados" al convertirse en valores promedio, o que actúen de manera asociada incluso con la precipita - ción. El fotoperíodo, sobre el que varios autores han insistido desde que en 1958 Njoku (en Njoku, 1963) determinó que en Nigeria (7°26'N) bastan leves variaciones en la longitud del día para controlar la floración de muchas herbáceas y arbustos, no parece jugar un papel determinante en la floración de A. grandiflora, aunque no puede desecharse totalmente la idea de que afecte en alguna medida la diferenciación floral; las fechas de los solsticios y equinoccios son exactas, y el pico máximo de floración en 1976 se adelanta a la fecha del solsticio de invierno y en 1977 aparece posteriormente a esa fecha. Además, las flores cerradas pequeñas, que en cierta medida podrían considerarse análogas a brotes o ye -

mas, muestran sus mayores abundancias relativas (cuadro 4) en épocas no coincidentes entre un año y el siguiente.

Al igual que la floración, el pico máximo de fructificación (frutos verdes) se manifiesta en la estación seca, pero en la segunda mitad, cuando la insolación es alta (cuadro 3); los máximos de flores y frutos están separados por un período de tres y medio meses, y evidentemente la duración de esta conversión está determinada tanto por las características del ciclo de vida de la planta como por la actividad de los insectos polinizadores. Esto es válido también para la estación lluviosa, ya que, aunque en bajas cantidades, siempre hay producción de flores (y flores abiertas) que gracias a los polinizadores se transformen en frutos.

Una vez que se produce un fruto verde, de hecho la población tiene asegurada a cierto plazo una cantidad importante de semillas, ya que ellos no topan con mayores problemas para desarrollarse. En la actividad de fructificación hay dos momentos importantes para la población, que son la producción de frutos y la dehiscencia o apertura de éstos, este último clave para la dispersión de las semillas; los frutos secos cerrados no son más que una condición intermedia entre unos y otros, y quizá por ello no tienen relación causal con la precipitación o la luminosidad (cuadro 3). El pico máximo de frutos secos abiertos aparece tres meses después del de frutos verdes (figu

ra 5), y tiene relación directa con la precipitación ($r = 0,51$) e inversa con la luminosidad ($r = -0,60$) en forma altamente significativa, apareciendo poco tiempo después del primer pico de lluvias, lo cual debe estar relacionado con la dispersión de las semillas. En la Ciudad Universitaria observé grupos de semillas sobre el suelo que poco tiempo después ya no estaban, en áreas a la orilla de la quebrada Los Negritos, en meses de alta precipitación; en meses como julio y agosto la quebrada se desborda a veces hasta unos cuatro metros tierra adentro y lava bastante el sustrato, llevándose las semillas. En setiembre de 1976 y en junio, setiembre y octubre de 1977 observé abundantes plántulas en áreas no alcanzadas por los desbordes de la quebrada.

Por lo general los frutos se abren adquiriendo la forma de un paracaídas invertido (L.D. Gómez y S. Salas, comunicación personal), lo cual observé en A. ringens en el Jardín Botánico de la Universidad de Costa Rica. Esto hace pensar que es el viento el que azota estas cápsulas y dispersa las semillas. Dicha especie está en sitios muy expuestos y altos, de modo que el viento puede jugar ese importante papel. Sin embargo este tipo de dehiscencia no se manifiesta en el bosque de crecimiento secundario con A. grandiflora. En este bosquecito el efecto del viento se atenúa por la vegetación y además la humedad en la época lluviosa es muy alta; esto último quizá determina que los frutos se abran

de modo que los lóculos que contienen las semillas queden colgando como dedos y así que la gravedad favorezca la caída de las semillas. Debido a este sistema tan errático es que hay frutos que duran hasta once meses con semillas, lo cual puede ser ventajoso para la población, ya que hay semillas disponibles en casi cualquier época del año; sin embargo no se sabe si éstas conservan su viabilidad. En Sabana Sur un fruto expuesto al sol pero protegido del viento por una tapia se abrió como los del bosquecito, pero luego al secarse en la estación seca adquirió una forma algo parecida al paracídas invertido.

Por lo visto, la dispersión tiene más relación con las corrientes de agua que con otros factores tales como el viento. Luego del pico máximo la cantidad empieza a decrecer durante la estación lluviosa, lo que revela que hay dispersión; pero el bajonazo se incrementa en la estación seca, cuando los vientos son más veloces y fuertes (figura 5). La semilla, triangular y plana, que mide de 1,2 cm de largo, 1,0 cm de ancho y 1,5 mm de grosor, no tiene propiedades aerodinámicas, salvo quizá si se lanza desde alturas muy considerables, y más bien hidrodinámicas, como sus contornos y la posesión de una cubierta suberosa que rodea al endospermo. El hábitat ripario de A. grandiflora (Pfeifer, 1966) quizá se deba más a su mecanismo de dispersión que a requerimientos edáficos o climáticos específicos, ya que en Sabana Sur, lejos de cualquier co-

riente acuática, la planta se desarrolla bien.

Según las proyecciones, en el máximo de frutos secos abiertos en junio-julio de 1977 habría unas 20.000 semillas disponibles, que representan muchísimo material germinativo con el que la población podría expandirse enormemente. Pero tal expansión no parece que ocurra en esos términos, a pesar de la potencialidad, ya que desde 1975 a 1978 el área principal de trabajo, inicialmente de unos diez metros cuadrados, creció horizontalmente si acaso un tercio más, aunque en dicho período aparecieron nuevas áreas, distribuidas discontinuamente, que pueden equivaler a tres veces el área original. Esta distribución discontinua, en reductos, se manifiesta a lo largo de la quebrada, en un trayecto de unos ochenta metros, y algo similar observó Young (1971) en A. veraqueñsis.

La poca ampliación horizontal de los reductos de A. grandiflora y la distribución riparia pueden tener varias explicaciones. En general, una planta tiene dos mecanismos para ampliar su distribución geográfica, uno reproductivo y otro vegetativo. El primero puede operar produciendo una cantidad significativa de semillas que al ser dispersadas permitan colonizar nuevas áreas, lo que en A. grandiflora se expresa en la producción de frutos con unas doscientas semillas en promedio cada uno. El mecanismo vegetativo se aplica a A. grandiflora ya que es un bejuco y, a diferencia de las plan

tas que crecen verticalmente, además de ser trepador también avanza horizontalmente sobre el suelo; así, su tipo de crecimiento es "exploratorio", puesto que las puntas o "guías" del bejuco dependiendo de las características del habitat vecino al reducto avanzan o varían su dirección. La población de A. grandiflora parece emplear esta estrategia mixta, que se implementa dispersando un grupo de semillas por las vías acuática y aérea y favoreciendo la germinación de otro "in situ", con las condiciones de microhabitat en que la población vive. Esto último implica algunos problemas en la sobrevivencia. La semilla contiene un endospermo que al hidratarse se nota muy abundante proporcionalmente con respecto al embrión, que mide 1,5-2 mm; puede ser que dicho endospermo sea suficiente mientras la plántula adquiere la capacidad de fotosintetizar, pero puede ser que no, dado que el microhabitat es muy sombreado y húmedo en la estación lluviosa, que es cuando aparecen plántulas. Además puede ser que si las semillas caen en grupos, para un animal semillívoro sea más fácil devorar una mayor cantidad en plazo menor (algunas veces aparecen en el fruto colgante o en el suelo, quilópodos, tisanuros, cucarachas, carambícidos adultos y larvas de coleópteros) y análogamente para un herbívoro si las plántulas están juntas, aunque éstas contienen alcaloides (Young, 1971) que las protegen. Por otra parte, hay evidencias de baja germinación en siembras que he realizado (por ejemplo de un fruto entero nació solo una planta, de otro solo diez), también ob

servadas por otras personas (L.D. Gómez, comunicación personal), y que sugieren que podría haber problemas a nivel reproductivo propiamente dicho.

No hay duda de que A. grandiflora es hermafrodita, ya que cada flor contiene órganos sexuales femeninos y masculinos, que hay dicogamia y que la flor es protógina, aseveraciones hechas por Cammerloher (1923) y Petch (1924) y que se reafirmaron con esta investigación. Tanto la disposición espacial de los órganos sexuales, la diferencia en sus momentos de maduración y los cambios en el comportamiento de la flor aparejados a esos momentos son características que evidencian que la autogamia no es posible y que la planta requiere un agente polinizador. Algunas experiencias encerrando las flores de estado femenino en una bolsa plástica o tapando el anillo del cáliz con algodón, dieron como resultado la no fructificación, sin que se alterara el comportamiento normal de ellas. Cammerloher (1923) hizo experiencias similares, con resultados idénticos. Existe la posibilidad de que un estigma conserve su viabilidad aun cuando la flor esté en estado masculino, lo que se trató de probar colocando entre los lóbulos estigmas ya plegados polen de la propia flor y polen de una planta diferente, en diferentes flores, pero sin resultados positivos; realmente esto no es estadísticamente confiable porque se hizo muy pocas veces, y Cammerloher (1923) indica que es posible que haya viabili-

dad, como él lo demostró con A. arborea, pero que en condiciones naturales no se efectúa la polinización de esta manera.

Aunque no hay pruebas experimentales que demuestren que puede darse la fecundación en un estadio de la flor diferente del denominado femenino, esta idea no se puede desechar por completo. Pero hay evidencias fuertes que confirman que hay polinización cruzada en A. grandiflora y que la fecundación ocurre en el estadio femenino principalmente. El hecho de que el fétido olor de la flor se manifieste únicamente durante las horas de luz en el primer día de apertura, es un indicio de que al polinizador hay que atraerlo en esas horas, cuando sincronizadamente están receptivos los lóbulos estigmas; en el estadio masculino no hay olor y el cáliz está abierto, al día siguiente la flor está a medio cerrarse, se cierra totalmente el cuarto día y el quinto día cae. El color, que se mantiene en todos estos estadios, no tiene mayor valor en la atracción de los polinizadores si no está acompañado por el olor a carroña, como lo demostró Kugler (en Percival, 1965; Wickler, 1968).

Además de este comportamiento particular de la flor, hay otras características que revelan la dependencia que la flor tiene con respecto a sus polinizadores. Es claro (cuadro 5, figuras 6 a 11) que la flor exhibe un crecimiento alométrico o diferencial y que

aunque desde una edad muy temprana ha desarrollado mucho su estructura reproductiva, invierte gran cantidad de tiempo en el desarrollo del cáliz, que con su color, olor y tamaño atrae a los polinizadores; es decir, si la flor se autofecundara, no necesitaría invertir tanta energía y tiempo en producir una estructura afuncional, que ya la selección natural hubiera eliminado. Por otra parte, en Sabana Sur, los datos para una planta individual de corta edad a lo largo de cinco meses (setiembre de 1977 a febrero de 1978) revelan que desde inicios de diciembre hasta mediados de enero, cuando la floración es mayor, la planta muestra un mecanismo de sincronización tal, que garantiza que prácticamente todos los días haya al menos una flor en estadio femenino (y lógicamente cada día habrá al menos una "masculina") y esto favorece la polinización cruzada ya que las moscas que salen de una flor "masculina" son atraídas por el fuerte olor de una "femenina"; estos datos tienen gran valor para entender lo que sucede a nivel poblacional.

Pero los datos de Sabana Sur perderían su significado de acuerdo a lo señalado por Petch (1924) en el sentido de que A. grandiflora es autoestéril a nivel de planta (y del mismo clon), es decir, que no es posible la geitonogamia. Sin embargo la planta de Sabana Sur, totalmente aislada, produjo tres frutos en diciembre, lo que contradice la idea de Petch, a menos que los polinizadores hayan llegado, portando polen, desde grandes distancias empujados

por el viento. Esto evidencia que la planta puede reproducirse tanto por geitonogamia como por xenogamia y Cammerloher (1923) angta que debe ser más frecuente la primera, debido a la proximidad de las flores en diferentes fases. Sobre esto es importante decir que en la población de la Ciudad Universitaria hay tendencias de las flores a aparecer en agrupaciones de diverso tamaño, de 3-15 flores, pero siempre de diferentes edades. La agrupación de flores es un factor importante en el éxito de la polinización, ya que una mosca que sale de una flor para ir a otra debe estar bastante débil para recorrer largas distancias, esto porque ha pasado encerrada muchas horas, sin más alimento que el poco copioso néctar presente en la flor; es decir, la distancia entre flores está relacionada con el balance energético de los polinizadores (Heinrich y Raven, 1972).

Bawa (1974), quien demuestra que la mayor parte de los árboles tropicales en Guanacaste tienen polinización cruzada (xenogamia), a partir de los datos de Frankie et al. (1974) para la región destaca que los árboles hermafroditas y monoicos tienen su máximo de floración en una época diferente del de árboles dioicos, y que esto tiene relación con la fenología de los insectos polinizadores (Bawa y Opler, 1975).

Aristolochia grandiflora exhibe en la estación seca su máximo de floración y a la vez su máximo de flores abiertas, pero también produce flores abiertas, aunque en bajas cantidades, durante todo el año (cuadro 1, figura 4); estas flores fructifican (cuadro 1), lo que indica que sus polinizadores están presentes en toda época. Entre 1976 y 1977 hay diferencias de las épocas en que se manifiestan los máximos, ya que en 1976 el máximo aparece al menos dos meses y medio antes que el de 1977. Es interesante que, de acuerdo con las proyecciones, en 1976 hay una fructificación del 40% con respecto a lo esperado, que en 1977-1978 es del 84,4%. Esta diferencia en cuanto a la fructificación entre un año y otro puede estar afectada por factores físicos del ambiente pero es más lógico que se deba a los polinizadores.

Las tendencias generales en la precipitación para San José, según los datos del Servicio Meteorológico Nacional, muestran una mayor similitud con los datos de 1977 que con los de 1976, especialmente en lo referente al pico de lluvias de post-veranillo. En este sentido sería esperable que la fenología de los insectos polinizadores esté más sincronizada con el comportamiento climático de 1977 y que esto explique la gran fructificación de ese año.

En general los datos cuantitativos sobre los polinizadores son limitados, puesto que para no afectar la fenología de la planta no

se hizo muestreos exhaustivos de flores. Pero a pesar de ello la información disponible permite hacer algunas afirmaciones y conjeturas.

Entre los dos polinizadores primarios, el otítido y el múscido, parece haber diferencias estacionales. En diciembre de 1976, el otítido aparece con más frecuencia que el múscido, siendo éste bastante escaso, a diferencia de 1977-1978, en que aunque siempre predomina el otítido el múscido alcanza valores de importancia mayores; en la estación lluviosa de 1978, pobre en flores, observé hasta veinte múscidos en una sola flor y ningún otítido en las flores. Por supuesto, estos no son datos sistemáticos, pero suministran evidencias de que la fenología de ambos polinizadores es diferente. El incremento de la fructificación del 40% al 84,4% puede explicarse porque en 1977-1978 el máximo de floración coincide con épocas de buena abundancia de ambos polinizadores y no de uno solo; quizá esto es lo que ocurre de un año a otro, de acuerdo con las tendencias generales de precipitación para la zona, dado que la floración depende en forma inversa de la precipitación. Así, la floración está muy relacionada con la precipitación y dependiendo de que el pico de floración coincida con las épocas de abundancia de los polinizadores habrá mayor o menor fructificación. Por esto se puede pensar que la fenología floral depende especialmente de los factores climáticos o factores próximos y no tanto de de los facto

res últimos, que evidenciarían algún grado de coevolución entre A. grandiflora y sus dípteros polinizadores.

La inexistencia de adaptaciones mutuas, que según Kugler (en Percival, 1965) en dípteros son raras, salvo las referidas al olfato de las moscas "carroñeras" y al olor de las flores que ellas visitan, se reafirma con los resultados de esta investigación. Percival (1965) indica que la polinización por moscas en mucho depende del habitat, especialmente en sitios húmedos y resguardados donde ellas son abundantes, y que la eventualidad de la relación limita la posibilidad de desarrollar adaptaciones recíprocas. Los otíidos adultos aparecen en lugares húmedos (Curran, 1934; Borror y DeLong, 1970), al igual que muchos múscidos dentro de los cuales podría estar la especie polinizadora de A. grandiflora. Por estos hábitos y por el habitat ripario de A. grandiflora es que ocurre convergencia ecológica entre la planta y los dípteros, y como estos habitualmente buscan materiales en descomposición para ovopositar, son atraídos por el fuerte olor de la flor y de paso la polinizan. Como esto es ocasional, no es determinante en el comportamiento fenológico de las moscas, ya que ellas disponen de otros materiales descompuestos para ovopositar; es importante anotar que en las flores que se dejaron podrir en recipientes cubiertos con cedazo, nunca aparecieron larvas de las dos especies polinizadoras y sí de fóridos, drosófilidos, etc., que llegaron a adultos,

lo cual revela que las moscas polinizadoras no derivan mayor beneficio de la flor y que son engañadas, fenómeno que Hartzell (1967) y Wickler (1968) califican como mimetismo.

Pero subsiste una gran interrogante, dado que A. grandiflora exhibe un conjunto de caracteres o síndrome en su perianto, que debe implicar un alto costo energético, y ello tiene relación con sus polinizadores. Tal perianto, especialmente la forma del lóbulo o lámina, es primitivo dentro del género (Petch, 1924). La alta inversión energética puede visualizarse de dos maneras: como un desperdicio, dada la poca consistencia de los dípteros como polinizadores, o precisamente como un elaborado artificio de la planta que compensa esta inconstancia. Los valores de fructificación mayores del 80% revelan que el síndrome es eficaz y en virtud de ello la selección natural no tendería a eliminar un fenotipo como este. Sin embargo, puede ser que no siempre se produzca tan alta fructificación debido, entre otros factores, a la inespecificidad de los polinizadores.

En Java (Cammerloher, 1923) el principal visitador de Aristolochia grandiflora es un Anthomyidae, al igual que en Ceilán (Petch, 1924), pero no en Trinidad (Hart, 1897; citado por Petch). En estos tres lugares hay alguna similitud en cuanto a los visitantes de la flor, y tienen en común los siguientes grupos: Sarcophaga

(Sarcophagidae), Lucilia (Calliphoridae), Ophyra (Muscidae). Además en Ceilán aparecen Chrysomya spp. (Muscidae) y Lonchaea spp. (Lonchaeidae), en Java Rivellia basilaris (Otitidae) y Aphiochaeta (Phoridae), y en Trinidad Compsomyia macellaria (hoy Cochliomyia macellaria) (Calliphoridae), Musca domestica (Muscidae) y un Tachinidae.

Estos datos divergen bastante de los obtenidos en esta investigación. Ciertamente la familia Anthomyidae está incluida hoy en Muscidae pero el mÚscido polinizador en Costa Rica no tiene características de Anthomyidae; el otítido y el fórido citados por Cammerloher, que en Ceilán aparecen en otras especies y no en A. grandiflora, no parece que tengan mayor importancia, mientras que en Costa Rica un otítido es polinizador de esta planta. De los otros grupos hay datos interesantes. En el bosquecito de la Ciudad Universitaria, varias veces vi un sarcófago que llega al cáliz pero no entra. Phaenicia eximia, equivalente neotropical de Lucilia, neártica, apareció unas pocas veces (cuadro 7), mientras que Cammerloher (1923) en una ocasión capturó cerca de cuarenta y cinco en una sola flor; además en la estación seca de 1977 en el mismo sitio había abundantes moscas de esta especie, que ovopositaron sobre el cadáver de una perra (L.F. Jirón, comunicación personal). Cochliomyia macellaria y Musca domestica son especies muy abundantes en Costa Rica, y presentes en los sitios de estudio.

En Ceilán Sarcophaga spp., Ophyra sp. y Lonchaea son grupos que aparecen en otras especies de Aristolochia además de A. grandiflora, pero el antómido solo aparece en ésta, en grandes cantidades.

Petch (1924) anota que las especies nativas de Ceilán (A. indica y A. bracteata) son visitadas por solo una especie, Ceratopogon sp. (Ceratopogonidae), mientras que las introducidas tienen múltiples visitantes. El problema es que Petch no diferencia con nitidez entre visitantes y polinizadores. Si se tratara de los primeros, para A. grandiflora la aseveración de Petch no es cierta, ya que Hart (citado por Petch) en Trinidad halló siete especies y con esta investigación se halló veinticuatro de solo dípteros (cuadros 6 y 7), y A. grandiflora es de origen neotropical (Cammerloher, 1923; Petch, 1924); si se tratara de los polinizadores solamente, en Costa Rica hay apenas dos (cuadro 8) y en Trinidad no se sabe con claridad cuáles son los polinizadores.

Los dos polinizadores de A. grandiflora en Costa Rica se parecen al antómido de las zonas peletropicales en el tamaño, la posesión de cerdas y la manera como transportan el polen (Cammerloher, 1923). Ambas especies deambulan buscando su alimento y prueba de ello es que aparecen en Ciudad Universitaria y Sabana Sur;

en sus recorridos, atraídos por el olor y el color, llegan hasta la flor de A. grandiflora. En la forma de arribar a la flor ambas especies también se parecen al antómido, ya que lo hacen de manera indirecta (Cammerloher, 1923).

Las moscas entran a la cámara denominada fondo, donde el olor es más fuerte, y ahí se resbalan (Cammerloher, 1923) hasta el tubo, atravesando el estrecho paso que hay entre el fondo y el tubo; al parecer algunas pueden salir, pero casi siempre viajan hacia a dentro, atraviesan la jeringa o cuello y llegan al utrículo, donde están los órganos sexuales. Realmente los pelos del tubo propiamente no son tan determinantes para evitar el escape, aunque su morfología y disposición deben contribuir a que las moscas sigan hacia el utrículo, donde no hay olores fétidos; dichos pelos son bastante pequeños y por ello el diámetro del tubo es amplio y les permite transitar sin problema. Para evitar el escape las estructuras más importantes son las áreas angostas, como el punto de unión entre el fondo y el tubo, y la jeringa, las cuales están asociadas con pelos que sí son importantes, ya que por su disposición y morfología reducen aún más el diámetro de ambas áreas. Por ejemplo, en una flor en estado femenino la abertura de la jeringa mide 1,4 cm de longitud y 0,3 de ancho, y además tiene muchos pelos, de manera que una mosca puede entrar pero no salir. Al día siguiente, cuando la flor está en estado masculino, opera el mecanismo "liberador" de

los insectos atrapados, ya que se caen o marchitan los pelos y la abertura se expande totalmente, y entonces mide 2 cm de longitud y 0,6 de ancho, de modo que la mosca no encuentra obstáculos para salir del utrículo; algo similar debe ocurrir con el otro punto, ya que la flor se dilata y no hay pelos,

Una mosca que entra al utrículo llevando polen consigo, tiene posibilidad de polinizar debido a varias características de la flor. Cada uno de los seis lóbulos estigmas tiene una especie de división apicalmente, y entonces se forman como dos "lenguas" por lóbulo; el extremo superior del nectario se ubica debajo del ginostemio y precisamente en ese punto la "lengua" de un lóbulo se superpone a la del lóbulo vecino, y con ello aumentan las posibilidades de que una mosca que llega a libar el néctar hasta ese punto toque con su dorso el lóbulo, y si lleva polen efectúe la polinización. Otro rasgo de la flor importante son las "ventanas" ya que las moscas tienden a buscar la luz; eso y quizá el mismo color amarillo intenso del ginostemio, favorece que la mosca entre en contacto con los otros lóbulos estigmas, que están doblados "hacia afuera" y que también están impregnados de una sustancia mucilaginosa a la que el polen se adhiere con facilidad. Al día siguiente, cuando el polen está pulverulento, las "ventanas" juegan un papel determinante ya que al ser atraídas por la luz que atraviesa éstas, las moscas se impregnan con el polen que está en el gi

nostemio y pueden así llevarlo hacia una flor en estado femenino.

Si bien el néctar del utrículo suministra energía a las moscas prisioneras y podría servir como estímulo para ir en busca de otra flor, es más bien el olor de la flor el factor principal en este sentido. Para las moscas, estar encerradas por tantas horas debe ser poco agradable y reinciden debido a su comportamiento instintivo, que se desencadena con el estímulo olfativo. En la percepción del olor están implicadas principalmente las antenas (Percival, 1965), en las cuales la cantidad de fosetas olfativas varía según el sexo, siendo más abundantes en la hembra, como en Sarcophaga y Phormia (Chapman, 1975). En las flores de A. grandiflora aparecen ambos sexos de las especies de visitantes más importantes. El olor, ciertamente vinculado con el color, tiene asociación con cavidades por las que salen sustancias malolientes. Lucilia ataca a las ovejas llegando primero a la lana sucia que rodea al ano (Oldroyd, 1964), y en una perra muerta Phaenicia (= Lucilia) eximia ovoposita primero en las cejas, boca, nariz, vagina y ano (L.F. Jirón, comunicación personal), sitios que permiten luego a las larvas llegar fácilmente a las vísceras. El olor o carroña puede desencadenar no solo el comportamiento alimentario sino también el instinto de ovopositar (van der Pijl, 1960), que podría favorecerse si los machos encuentran más hembras para copular ahí mismo; los huevecillos colocados sobre y dentro de la

flor eclosionan en uno o dos días, como lo observó Cammerloher. (1923) con Lucilia y otras especies, pero mueren rápidamente por falta de alimento. En esta investigación no se observó huevecillos en el exterior de la flor y las larvas presentes en el utrículo son predominantemente de fóridos y drosofilidos, y ocasionalmente de los múscidos Haematobia y Fannia.

Petch (1924) demuestra que además del olor, la forma de la flor es importante ya que A. grandiflora es la que atrae más moscas en promedio de las especies de Aristolochia presentes en Ceilán, y de las especies sin olor perceptible A. elegans, con un perfume algo similar al de A. grandiflora, es la que atrae más moscas en promedio; A. elegans puede autofecundarse.

Los dos polinizadores de A. grandiflora en Costa Rica muestran valores de "frecuencia con polen" que difieren entre ellos para cada estadio de la flor (cuadro 8). Tales diferencias pueden deberse a que al estadio 1 llegan moscas que no han estado prisioneras en una de estadio 2 y a la capacidad de cada especie para garantizar el transporte del polen de una 2 a una 1, lo cual es difícil determinarlo, dado el tamaño de la muestra. Con los datos disponibles no se puede aseverar que el múscido sea más eficaz que el otírido. Ambos polinizadores no tienen poblaciones tan grandes como las del fórido (que en Sabana Sur no aparece), lo cual en términos

de la polinización no es grave ya que A. grandiflora, aún en el pico máximo de flores abiertas (que en el cuadro 1 comprende las de tipo 1 y 2) presenta cantidades relativamente bajas cada día.

Pero surge una interrogante. Si un fruto de A. grandiflora tiene en promedio doscientas semillas, y a veces hasta trescientas, sería esperable cierta proporcionalidad entre el número de óvulos presentes en el ovario y el número de granos de polen transportados por las moscas. Salvo contadas excepciones, el otítido y el múscido aparecen en cantidades bajas, entre uno y tres ejemplares por flor, y juntos aparecen en porcentajes menores del 40% (37,5% para el tipo 1 y 31,25% para el tipo 2); aun con la participación de polinizadores secundarios eventuales (cuadro 8), no parece que se pueda transportar cantidades de polen proporcionales al número de óvulos disponibles. Esto en alguna medida podría explicar la baja germinación que se ha observado, pero se requiere estudios más detallados para poder fundamentar estas ideas. Una hipótesis para explicar esto puede ser que unos pocos granos de polen basten para que cuajen algunas semillas, que serán viables, y que las auxinas de ellas inducen a que los restantes óvulos se transformen en semillas estériles (L.D. Gómez, comunicación personal). El desarrollo partenocárpico por el efecto de auxinas se ha demostrado en orquídeas (Withner, 1959). En A. siphon (Maillefer, 1918; citado por Petch, 1924) la partenocarpia conduce a la produc

ción de semillas esponjosas, indiferenciadas. Algunas pruebas realizadas con ácido indolacético en esta investigación no dieron resultados, pero hubo factores propiamente metodológicos (concentración de la hormona, hora de aplicación, humedecimiento de la gasa que cubría los utrículos por exceso de lluvia) que pueden haber afectado sensiblemente.

La posibilidad de que A. grandiflora haya sido introducida en San José y que a altitudes menores sea donde esté su polinizador óptimo, no parece muy aceptable; las especies que visitan la flor en Trinidad (Hart, 1897; citado por Petch), cuya altitud máxima es 940 m., también están presentes en San José.

Podría ser que un polinizador más corpulento sea un vector de polen más eficaz y Delpinos (citado por Cammerloher, 1923) dice que el visitador de A. grandiflora debe ser de gran tamaño. Aunque en una ocasión Eristalis sp., que mide 1,4 cm de longitud y 0,5 cm de ancho, apareció en el utrículo, por lo que atravesó las dos áreas angostas que evitan la salida de los insectos, estas áreas deben restringir el acceso de insectos de cierto tamaño.

En cuanto al tamaño de la flor abierta, en la población se observa, aunque con baja frecuencia, tamaños diferentes. Hay flores de tamaño menor que el promedio pero con todas las características

de atracción u supuestamente reproductivas, ya que hay sincronización, de una flor normal. Por otra parte, en ocasiones aparecen flores gigantescas, hasta de 90 cm de longitud (de ellos, 50 cm de solo apéndice).

Evidentemente, a la flor de A. grandiflora no solo llegan los polinizadores primarios y los eventuales, sino muchos grupos taxonómicos con diferentes hábitos: depredadores, parásitos, chupadores, fungívoros, etc., en los diferentes estadios de la flor (cuadros 6, 7 y 9). Toda la fauna de los estadios 1 y 2, a nivel de familia, aparece en cadáveres de sapos e iguánidos en Costa Rica (Cornaby, 1974), con excepción de Syrphidae, Tachinidae, Psychodidae, Theridiidae y el hemíptero, que prácticamente son accidentales. Hay bastante similitud entre la composición faunística de la microcomunidad asociada con las flores de A. grandiflora y las de la carroña, en que predominan los dípteros, coleópteros e himenópteros (Cornaby, 1974; Johnson, 1975), solo que los himenópteros, hormigas básicamente, aparecen en las flores de tipos 3 y 4. La similitud con la carroña es válida para las flores de tipos 1 y 2, que en general contienen fauna que entra cuando la flor huele a carroña el día en que se abre. Los otros dos estadios de la flor son continuación de los anteriores pero son diferentes de los de la carroña.

En los estadios 1 y 2 aparecen dípteros de hábitos saprófagos coprófagos y algunos chupadores de fermentos y secreciones como los drosófilidos y muscoidens en general. Algunos ovopositan en el utrículo, donde para el estadio 3 nacen las larvas que devoran las paredes esponjosas de esa cámara. La condición de apresamiento de los visitantes favorece a los depredadores, que encuentran a sus presas en relativa abundancia en un espacio pequeño; un estafilínido (73 individuos) que por cierto llegó en abundancia al cadáver vecino de una perra (L.F. Jirón, comunicación personal), es el depredador más importante, pero solo en el estadio 1, y en el estadio 2 a veces aparecen solo las alas, patas y la cabeza de los dípteros abundantes en 1. En el estadio 3, cuando la flor cuelga aún, son frecuentes los nitidúlidos, que son saprófagos o micetófagos, las tijerillas que son herbívoras o recogedores ("scavengers") de desechos vegetales y animales, arañas, algunas de las cuales como Theridiidae y Pholcidae construyen pequeñas telas, y hormigas que devoran a las larvitas presentes en el utrículo.

La abundancia relativa de especies en esos tres estadios (figura 12) es bastante parecida, a excepción de unas pocas especies como los polinizadores primarios y el fórido, que afectan el gráfico. Pero dicha abundancia difiere bastante entre ellas y el estadio 4. Este estadio, cuando la flor está sobre el suelo, exhibe mayor diversidad de especies y grupos (cuadros 6 y 7) y relaciones más va-

riadas entre estos grupos, y su gráfico (figura 12) indica un mayor ajuste con lo que ocurre en una comunidad biológica (Odum, 1972): hay muchas especies con pocos individuos y unas pocas con muchos individuos. Este estadio que, aunque efímero, dura más que los tres anteriores juntos, podría considerarse como una microsucesión (Margalef, 1974) en la que es posible distinguir microetapas. En general, predominan hormigas depredadoras, pequeños estafilínidos que parecen ser fungívoros o herbívoros, nitidúlidos quizá micetófagos, moscas chupadoras de exudados de la flor putrefacta, y varios grupos más de depredadores, herbívoros, polinizadores, parásitos, recogedores ("scavengers"), etc. Esta microsucesión tiene poca importancia para la planta ya que, según los datos obtenidos, no hay larvas de los polinizadores de la flor que alcan cen el estado adulto en esas condiciones y busquen las flores. En este sentido las flores caídas se incorporan al mantillo del bosquecito y de ahí que cierta fauna del mantillo, como hormigas, abejones y arañas, aparezca en las flores del estadio 4.

Un hecho importante y que tiene incidencia en la poliniza -ción es la muerte de los polinizadores dentro de la flor cuando ésta está colgante. Además de las despedazadas por los depredadores reales o potenciales (estafilínidos, arañas y hormigas), a veces aparecen moscas muertas intactas. Petch (1924), quien halló muchísimas en esta condición, sugiere que la flor produce alguna

sustancia tóxica. En esta investigación realmente se encontró poca cantidad de ellas así, a veces algunas con polen, lo cual puede ser causado más bien por ayuno excesivo, por fatiga al tratar en vano de salir de la flor, o como lo sugiere Cammerloher (1923) por fatiga de los machos luego de copular dentro del utrículo o de las hembras luego de ovopositar.

La ecología de las flores, que implica tantas relaciones con la fauna que llega a ellas, sin duda que está ligada al comportamiento fenológico no solo de la planta y de la población de Aristolochia grandiflora, sino que de toda la comunidad vegetal. El crecimiento vegetativo, que en sus fases más aceleradas es antagónico con la floración masiva, se manifiesta marcadamente en mayo, a inicios de la estación lluviosa y coincide con el aumento de la actividad vegetativa de gran parte de los componentes de la comunidad (Fournier, 1976a). Esta coincidencia lleva implícita la competencia por la luz y la acumulación de nutrimentos para la floración (Croat, 1969; Stiles, 1978). Un bejuco, como A. grandiflora, crece rápidamente en forma vertical y con ello adquiere pronto una posición en los estratos superiores del bosquecito que le permite fotosintetizar. En Sabana Sur, bejuco de una misma planta que en la estación seca producen flores, en la estación lluviosa subsiguiente se secan totalmente y se pudren, lo que es indicio del agotamiento de las reservas con la actividad reproductiva.

Con las lluvias de mayo no hay germinación y los nuevos tallos surgen a partir de la raíz principal de la planta. Gracias a ellos, que se ubican en posiciones favorables, la planta acumula y produce las sustancias químicas que requiere, como carbohidratos, compuestos nitrogenados, sustancias para el crecimiento, enzimas y compuestos tóxicos (Newman y Beard, 1962), algunas de las cuales son indispensables para la floración. Curiosamente, en el período de floración las primeras flores aparecen en las partes altas de la planta, pero pronto aparecen abajo e incluso a ras del suelo, lo cual podría tener relación con el transporte de ciertas sustancias desde las áreas principales de síntesis hacia las otras.

La idea ya clásica de Janzen (1967) de que muchos árboles de las tierras bajas de América Central florecen y fructifican en la estación seca y de esta manera obtienen el máximo provecho en el período de crecimiento vegetativo y de sus agentes de polinización y dispersión, tiene validez para Aristolochia grandiflora, pero con ciertos matices peculiares, como la época de dispersión y germinación. En el caso de A. grandiflora hay que tener presente que, a diferencia de algunos grupos vegetales polinizados por insectos muy evolucionados o por vertebrados voladores (Gentry, 1974; Salas, 1974; Frankie, 1975; Stiles, 1975, 1978), que han desarrollado adaptaciones recíprocas que estrechan la relación, los dípteros que polinizan las flores de dicha planta no han desarrolla

de una interdependencia necesaria y obligatoria con ellas. Sin embargo, y como en una relación coevolutiva de este tipo es más lógico que las modificaciones le sucedan primero a la flor (Baker y Hurd, 1968), hay características especialmente de ella que son muy importantes y que, entre otras cosas, garantizan altos porcentajes de fructificación aun cuando una mosca requiera al menos dos días para polinizar una sola flor.

BIBLIOGRAFIA

- 1.- Alvim, P. de T. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science*, 132:354.
- 2.- Alvim, P. de T. 1964. Periodicidade do crescimento das arvores em climas tropicais. *Anais do XV Congresso da Sociedade Botanica do Brasil*. pp. 405-422.
- 3.- Baker, H.G. & P.D. Hurd. 1966. Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Ent.*, 13: 385-414.
- 4.- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28: 85-92.
- 5.- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 29: 167-179.
- 6.- Borror, D.J. & D.M. DeLong. 1970. An introduction to the study of insects. Third edition. Holt, Rinehart & Winston. 812 p.
- 7.- Commerloher, H. 1923. Zur Biologie der Blüte von Aristolochia grandiflora Swartz. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*, 72: 180-198.
- 8.- Corneby, B.W. 1974. Carrion reduction by animals in contrasting tropical habitats. *Biotropica*, 6(1):51-63.
- 9.- Croat, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 56: 295-307.
- 10.- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panamá Canal Zone). *Biotropica*, 7(4): 270-277.
- 11.- Curran, C.H. 1934. The families and genera of North American Diptera. New York, Ballou Press. 512 p.
- 12.- Chapman, R.F. 1975. The insects; structure and function. Fourth printing. New York, American Elsevier Publ. 819 p.
- 13.- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. *Jour. Ecology*, 60: 147-170.

- 14.- Escobar, N. 1972. Flora tóxica de Panamá. Panamá, Editorial Universitaria. 279 p.
- 15.- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. 248 p.
- 16.- Fournier, L.A. 1969. Estudio preliminar sobre la floración en el roble de sabana, Tabebuia pentaphylla (L.) Hemsl. Rev. Biol. Trop., 15(2): 259-267.
- 17.- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba, 24(4): 422-423.
- 18.- Fournier, L.A. 1976a. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. Turrialba, 26(1): 54-59.
- 19.- Fournier, L.A. 1976b. El dendrofenograma, una representación gráfica del comportamiento fenológico de los árboles. Turrialba, 26(1): 96-97.
- 20.- Fournier, L.A. y Lucía Camacho de Castro. 1973. Producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo de premontano. Rev. Biol. Trop., 21(1): 59-67.
- 21.- Fournier, L.A. y Claudia Charpentier. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. Turrialba, 25(1): 45-48.
- 22.- Fournier, L. A. y S. Salas. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. Rev. Biol. Trop., 14(1): 75-85.
- 23.- Frankie, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollination plant coevolution. En: Gilbert, L.E. and P.H. Raven. Coevolution of animals and plants. University of Texas Press. pp. 192-209.
- 24.- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974a. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. Jour. Ecology, 62: 881-919.

- 25.- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974b. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. En: Lieth, H. Phenology and seasonality modeling. Springer-Verlag. pp. 287-296.
- 26.- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1): 64-68.
- 27.- Hartzell, A. 1967. Insect ectosymbiosis. En: Henry, S.M. Symbiosis. Academic Press. pp. 107-140.
- 28.- Heinrich, B. & P.H. Raven. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, 176: 597-602.
- 29.- Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10(1): 38-42.
- 30.- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- 31.- Johnson, M.D. 1975. Seasonal and microseral variations in the insect populations on carrion. *Am. Midl. Nat.*, 93(1): 79-90.
- 32.- Lawton, J.R.S. & E.E.J. Akpan. 1968. Periodicity in Plumeria. *Nature*, 218: 384-386.
- 33.- Lorch, J. 1959. The perianth of Aristolochia-a new interpretation. *Evolution*, 13: 415-416.
- 34.- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Barcelona, Omega, 951 p.
- 35.- Menninger, E.A. 1970. Flowering vines of the World. New York, Hearthsides Press Inc. 410 p.
- 36.- Moldenke, A.R. 1976. California pollination ecology and vegetation types. *Phytologia*, 34(4): 305-361.
- 37.- Mori, S.A. & Jacquelyn, A. Kallunki. 1976. Phenology and floral biology of Gustavia superba (Lecythidaceae) in Central Panama. *Biotropica*, 8(3): 184-192.
- 38.- Newman, J.E. & J.B. Beard. 1962. Phenological observations: the dependent variable in bioclimatic and agrometeorological studies. *Agronomy Journal*, 54(5): 399-403.

- 9.- Njoku, E. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. Jour. Ecol., 51: 617-624.
- 10.- Odum, E.P. 1972. Ecología. Tercera edición. Interamericana. 639 p.
- 11.- Oldroyd, H. 1964. The natural history of flies. New York, W.W. Norton & Co. 324 p.
- 12.- Opler, P.A., G.W. Frankie & H.G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. Jour. Biog. 3:231-236.
- 13.- Ortiz, R. 1976. Estructura, composición florística, fisonomía y comportamiento fenológico de un bosque pluvial de premontaño. Tesis. San Pedro de Montes de Oca. Universidad de Costa Rica. 110 p.
- 14.- Percival, Mary S. 1965. Floral biology. Pergamon Press. 243 p.
- 15.- Petch, T. 1924. Notes on Aristolochia. Ann. Royal Bot. Gard. Perideniya, 8:1-108.
- 16.- Pfeifer, H.W. 1966. Revision of the North and Central American hexandrous species of Aristolochia (Aristolochiaceae). Ann. Mo. Bot. Gard., 53(2): 115-196.
- 17.- Pfeifer, H.W. 1970. A taxonomic revision of the pentandrous species of Aristolochia. The University of Connecticut Publ. Series. 134 p.
- 18.- Picado, C. 1976. Serpientes venenosas de Costa Rica. Segunda edición. Editorial Universidad de Costa Rica. Editorial Costa Rica. 241 p.
- 19.- Salas, S. 1974. Análisis del sistema de polinización de Inga vera subespecie spuria. Tesis. San Pedro de Montes de Oca, Universidad de Costa Rica. 97 p.
- 20.- Scott, N.J. Jr. 1966. Ecologically important aspects of the climates of Costa Rica. Organization for Tropical Studies, Costa Rica. 26 p. (mimeografiado).
- 21.- Snedecor, G.W. y W.A. Cochran. 1974. Métodos estadísticos. Segunda impresión en español. CEGSA. 703 p.
- 22.- Solederer, H. 1889. Aristolochiaceae. En: Engler, A. y K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzfamilien. pp. 270-273.
- 23.- Standley, P.C. 1937. Flora of Costa Rica. Field Museum of Natural History. Botany. Part II. 18: 401-780.

- 54.- Stiles, F.G. & L.L. Wolf. 1974. A possible circannual rhythm in a tropical hummingbird. *Amer. Nat.*, 108: 341-354.
- 55.- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia species. *Ecology*, 56(2): 285-301.
- 56.- Stiles, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. (submitted to *Biotropica*).
- 57.- Stubblebine, W., Jean H. Langenheim & D. Lincoln, 1978. Vegetative response to photoperiod in the tropical leguminous tree Hymenaea courbaril L. *Biotropica*, 10(1): 18-29.
- 58.- Tosi, J.A., Jr. 1969. Mapa ecológico de la República de Costa Rica, según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Centro Científico Tropical, Costa Rica.
- 59.- van der Pijl, L. 1960. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evolution*, 14: 403-416.
- 60.- van der Pijl, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 15:44-59.
- 61.- Wercklé, C. 1909. La subregión fitogeográfica costarricense. Sociedad Nacional de Agricultura de Costa Rica. San José, Costa Rica 55 p.
- 62.- Wickler, W. 1968. El mimetismo en las plantas y en los animales. Madrid, Ediciones Guadarrama, 256 p.
- 63.- Withner, C.L. 1959. Orchid physiology. En: Withner, C.L. *The orchids; a scientific survey*. New York, The Ronald Press Co. pp. 315-360.
- 64.- Young, A.M. 1971. Mimetic associations in natural populations of tropical papilionid butterflyes. I. Life history and structure of a tropical dry forest breeding population of Gattus polydamus polydamus. *Rev. Biol. Trop.*, 19(1,2): 211-240.