

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS



ECOLOGIA DE LA POLINIZACION EN EL
GENERO CLOWESIA (ORCHIDACEAE)
EN MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A

ERNESTO AGUIRRE LEON



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A la memoria de mi madre
con mi más profundo reconocimiento.

A mi padre y mis hermanos
por su apoyo constante

A Loli por
su gran paciencia

A la memoria de
Glenn Pollard,
Incansable Investigador.

CONTENIDO

INTRODUCCION	1
MATERIAL Y METODO	7
RESULTADOS	13
DISCUSION	37
CONCLUSIONES	60
BIBLIOGRAFIA	63
APENDICES	67

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

A partir de los estudios efectuados desde el siglo dieciocho por distintos autores, las aportaciones sobre la polinización de diversas especies, han producido abundante información y revelado problemas biológicos importantes.

Enfocadas principalmente hacia la comprensión, tanto de los mecanismos de polinización como de las relaciones entre estructuras florales y agentes polinizadores (Faegri y Van der Pijl, 1971), estas investigaciones se han realizado durante largos períodos en lapsos discontinuos, conduciendo de manera gradual al planteamiento de interrogantes de dificultad creciente. De esta forma, los campos que los estudios de polinización pueden involucrar son múltiples. La utilidad de esta diversificación es evidente cuando a través de ella se obtienen contribuciones de índole evolutiva, sistemática, ecológica, biogeográfica, fisiológica y otras, como se puede corroborar en muchos trabajos cuyo tema central es la polinización o en algunos otros de distinta naturaleza sobre organismos que la efectúan.

Una de las familias de plantas que más interés ha despertado desde estos puntos de vista es la de las Orchidaceae. Caracterizada por una gran diversidad y complejidad de sus estructuras florales, esta familia ha provocado la aparición de varios trabajos al respecto (Van der Pijl y Dodson, 1966). Iniciadas por Darwin (1862), las investigaciones continúan en aumento ya

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

que, tratándose de una familia tan grande, se requiere de una notable cantidad de información para lograr su entendimiento integral.

Entre los múltiples grupos de orquídeas, existe uno en lo particular importante por la valiosa información que de su estudio ha resultado: la subtribu *Catasetinae*. Dos de los géneros incluidos en ésta *Catasetum* y *Mormodes*, poseen características morfológicas y mecanismos de polinización de tan especial funcionamiento, que llamaron tempranamente la atención de Darwin (op. cit.) y han continuado siendo objeto de estudio hasta fechas recientes (Dodson, 1962a, 1962b; Dressler 1968a, 1968b; Gregg 1975, y otros).

En esta subtribu y algunas otras como *Stanhopeinae*, *Zygopetalinae* y *Lycastinae*, los estudios sobre la polinización permitieron hace unos años el descubrimiento de fragancias florales específicas (Dodson y Hills 1966B) que subsecuentemente pudieron identificarse como principales responsables de la atracción de polinizadores también específicos. Con esto pudo advertirse la importancia de las fragancias en la evolución de estas plantas. Igualmente significativo fue el hecho de que los polinizadores correspondientes resultaran ser los individuos machos de un mismo grupo de insectos: las abejas parasociales de la tribu *Euglossini*.

Estos hallazgos efectuados en los últimos dieciocho años se inician con el trabajo de Dodson y Frymire (1961) sobre la polí-

nización de diversas especies de orquídeas en la región neotropical.

Partiendo de esa primera investigación, puede integrarse la siguiente secuencia. Dodson (1962a) publica sus observaciones de tres años sobre especies de orquídeas americanas y sus polinizadores. En el mismo año, Dodson (1962b) hace una revisión general de la subtribu *Catasetinae* que incluye, mecanismos de polinización, sexualidad, variación poblacional y relaciones filogenéticas.

Vogel (1963) hace interesantes observaciones sobre la atracción de polinizadores provocada por las flores de *Catasetinae* y *Stanhopeinae*, e incluye la recolección de sustancias aromáticas por abejas en otras orquídeas y en el género *Gloxinia* (Gesneriaceae) [Citado por: Van der Pijl y Dodson, 1966; Dressler, 1968]. Posteriormente Dodson (1966) añade nuevos conocimientos a través de su estudio de la etología de algunas de las *Euglossini* y Van der Pijl y Dodson (1966) efectúan una valiosa contribución mediante la revisión que hacen de la polinización y el análisis de la evolución de la familia *Orchidaceae*. Al mismo tiempo, Dodson y Hills (1966) llevan a cabo análisis cromatográficos de fragancias florales de orquídeas y hacen una anotación trascendente:

"We have observed that each species which attracts these bees seems to produce a distinctive fragrance ..." (p.270).

Habría que agregar asimismo, los trabajos de Dressler (1967, 1968a, 1968b) sobre la relación entre la etología de la Euglossini y las características de la polinización producida por éstas.

En un importante trabajo, Dodson, et al. (1969) resumen los estudios previos y las nuevas observaciones señalando la importancia de las fragancias florales de orquídeas en su especiación y aislamiento reproductivo, a través de la atracción de polinizadores específicos. Contenidas en esta investigación, se encuentran la contribución de Adams (1968) sobre la atracción de Euglossini por fragancias de orquídeas y la de Hills (1968) sobre la quimiotaxonomía del género *Catasetum*.

En publicaciones ulteriores se tratan aspectos más particulares del tema como la hipótesis propuesta por Janzen (1971) sobre el papel de las Euglossini como polinizadores a larga distancia basándose en observaciones efectuadas con abejas hembras.

Ayorando la hipótesis de Janzen (1971), Williams y Dodson (1972), publican observaciones detalladas del efecto que las combinaciones de los componentes de los aromas ejercen en la atracción selectiva de las abejas y sugieren su papel en el transporte de polen a larga distancia.

Hills et al. (1972) enfatizan el papel de las fragancias florales en el género *Catasetum* como mecanismo de aislamiento específico.

Además de estos trabajos, se han publicado otros que tratan aspectos evolutivos, etológicos y fisiológicos en torno a las relaciones de estas flores y sus polinizadores (Evoy y Jones, 1971; Dodson, 1975a).

Considerando que las subtribus mencionadas (Catasetinae, Zygopetalinae, Stanhopeinae y Lycastinae) así como la tribu Euglossini son eminentemente neotropicales, debe tenerse presente que algunas de las investigaciones citadas han sido elaboradas parcialmente en México (Van der Pijl y Dodson, 1966; Dodson, et al., 1969; Janzen, 1971] integrándose a la biología de las Orchidaceae de este país, la cual a pesar de ello sigue siendo aún escasa.

Como consecuencia de lo anterior, el objetivo principal del presente trabajo es contribuir al conocimiento de las Orchidaceae de México, mediante el estudio de la polinización en el género *Clowesia*. Esta entidad taxonómica recientemente rehabilitada por Dodson (1975b), había sido incluida con anterioridad en el género *Catasetum* (Mansfeld, 1932). Actualmente *Clowesia* adquiere especial interés por las siguientes razones:

- 1) Posee características primitivas con respecto de las de otros géneros (*Catasetum*, *Cynoches*, *Mormodes*) con los que se encuentra más relacionado (Dodson, 1962b).
- 2] De las seis especies que componen el género, cuatro son

endémicas de México (*Clowesia thylaciochila*, *C. glaucoglossa*, *C. rosea*, *C. sp.*); una (*C. russelliana*) se distribuye en México, Centroamérica y probablemente al norte de Sudamérica y la última (*C. warczewitzii*) sólo se ha encontrado en Centro y Sudamérica.

3) El número de especies permite emprender el estudio de características particulares del grupo que hacen factible la comparación con géneros afines.

Con base en éstas, se tratarán fundamentalmente dos aspectos: los mecanismos de polinización y la distribución de las especies y sus polinizadores en México. A través del análisis de estos problemas se pretende aportar información referente a las relaciones filogenéticas entre las especies y las implicaciones biogeográficas contenidas en esta investigación, estableciéndose así las bases de un estudio posterior más completo.

M A T E R I A L Y M E T O D O

El presente trabajo se inició en abril de 1976 y concluyó en mayo de 1978. Las especies estudiadas fueron *Clowesia thylacochila*, *C. glaucoglossa*, *C. rosea*, *C. russelliana* y *C. sp.*. El conjunto de observaciones sobre las visitas de los polinizadores y de las épocas de floración fue realizado en los meses de abril a julio y de noviembre a marzo de los años mencionados. Otro tipo de información, se reunió en fechas intermedias con el fin de disponer de datos de distribución, fenología y algunos más que serán especificados abajo y mostrados en la sección de resultados.

La búsqueda de las áreas de estudio se hizo tomando en cuenta dos circunstancias: 1) la escasez de datos acerca de la distribución de las especies de *Clowesia* en México y 2) el acceso a las localidades conocidas.

El procedimiento seguido para el análisis de la distribución y la determinación de localidades, se basó en a) la confrontación climática entre una localidad comprobada y otra probable y b) la comparación del tipo o tipos de vegetación entre ambas. En la mayoría de las ocasiones, los resultados fueron positivos. Reunidas de esta manera, para cada especie se seleccionaron de una a tres localidades. En suma, estas corresponden a los Estados de Michoacán, Guerrero, Morelos, México, Oaxaca y Chiapas, (para una enumeración de localidades, altitud,

clima, etc., véase cuadro I). Asimismo, se examinaron especímenes de localidades no visitadas, provenientes de los Estados de Nayarit, Jalisco, Colima y Oaxaca.

En el estudio de la polinización se utilizaron plantas in situ, plantas cultivadas y eventualmente, los compuestos aromáticos artificiales acetato de 2-feniletilo, cineol (eucaliptol) y cinamato de metilo, que se han identificado como los atrayentes principales en el aroma de las especies *Clowesia thylaciocchila*, *C. russelliana* y *C. rosea* respectivamente, conforme a Hills, et al. (1968); Hills et al. (1972). La aplicación de pocas gotas de estas sustancias se hizo la mayoría de las veces sobre la corteza del soporte, modificando la forma de empleo con trozos de papel saturados seguida por Dodson et al. (1969).

Las observaciones se realizaron durante el día, período de actividad de las Euglossini (Dressler, 1968a; Hills et al., 1972) y habitualmente estuvieron comprendidas entre las 7:00 y las 15:00 hrs., excepto en una especie, *Clowesia glaucoglossa*, que resultaron ampliadas de las 6:00 a las 18:45 hrs.

El tiempo de permanencia en las diferentes localidades fue variable y dependió de diversos factores tales como sobreposición de épocas de floración, distancias entre localidades, etc. En términos generales, osciló entre dos y siete días por visita durante los meses antes mencionados. El número total de días en el campo fue de ciento cuarenta.

La determinación de la duración de las inflorescencias, del tiempo de desarrollo de las infrutescencias y otros fenómenos en una planta o grupos de plantas, se logró etiquetando los soportes naturales y las plantas o partes de ellas. Se llevaron a cabo, también pruebas de detección de autogamia y alogamia, mediante el aislamiento de inflorescencias o segmentos de éstas con malla de nylon delgada. Adicionalmente se realizaron experimentos de autocompatibilidad, compatibilidad cruzada e hibridación.

La captura de los polinizadores se efectuó con una red entomológica. Cuando se observaron, también se colectaron otros insectos visitantes de las inflorescencias. Algunas de las Euglossini capturadas fueron marcadas con pinturas inócuas de colores brillantes en tórax y abdomen para determinar la frecuencia o al menos la repetición de visitas a una inflorescencia. Otras se mantuvieron en cautiverio en una jaula cilíndrica de malla metálica de 1 x 0.40 m con el objeto de disponer de ejemplares para observaciones de conducta y análisis cromatográficos que mostraran la naturaleza de las sustancias colectadas por las abejas (Dodson, et al., 1969). En estos se utilizaron individuos muertos en los que el aroma perduró largo tiempo; cualquier otro procedimiento habría contaminado los resultados. Varios especímenes más fueron distribuidos en las colecciones del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM; The Marie Selby Botanical Gardens, Florida y el Departamento de

Entomología, Universidad de California, en Davis.

Durante otra fase del estudio, se desarrollaron pruebas con plantas en floración -colectadas y cultivadas- de *Clowesia thylaciochila*, *C. glaucoglossa* y *C. rosea* fuera de sus habitats respectivos. En las dos primeras especies, los experimentos se hicieron transfiriendo a cada una de las especies al habitat de la otra ante la sospecha de la existencia de un mismo polinizador capaz de responder al aroma similar de ambas. En cuanto a la tercera especie, el propósito fue el de determinar un probable polinizador dada la dificultad de observarlo en el habitat original. Las observaciones se realizaron en el Estado de Morelos, en un jardín situado a 15 Km al sur de la Joya, a 1,150 m de altitud.

Clowesia thylaciochila y *C. glaucoglossa* se utilizaron además para la obtención de datos comparativos debido a la mayor abundancia de individuos en sus correspondientes habitats que la observada para las otras especies del género. Para cada una se delimitaron respectivamente, un área de 20,000 m² en el Estado de Morelos y otra de 15,000 m² en el de Michoacán (figs. 11 y 12).

En cada área se obtuvieron los siguientes datos: densidad de soportes, número de individuos de *Clowesia*, número de inflorescencias, número de flores y número de cápsulas. Las dos últimas cifras permitieron calcular las eficiencias de la polinización

para estas especies.

Un paso más fue el análisis de las fragancias florales de las dos especies anteriores por medio de cromatografía de gases. Se siguió un programa a realizar con las plantas en sus habitats. Ocasionalmente, se usaron plantas cultivadas. El muestreo se orientó hacia la detección de cambios en el aroma durante el día y la noche y cambios en éste durante la vida de las inflorescencias. Se obtuvieron también, muestras de las fragancias de una tercera especie, *C. russelliana* y de las especies *Mormodes aromatica* y *Gongora galeottiana* durante el día. Estas dos últimas, polinizadas igualmente por Euglossini, se incluyeron en el estudio con propósitos comparativos y de discusión. El número de muestras analizadas fue de treinta y dos.

Los análisis se realizaron en el Hormel Institute de la Universidad de Minnesota, siguiendo el procedimiento de Holman y Heimmerman (1973), con ligeras modificaciones.

La obtención de las muestras fue hecha fundamentalmente en el campo empleando para ello piezas de papel (Reeve Angel No. 934-AH glass fiber paper) de 5 x 12.5 cm, previamente impregnadas con éter polifenilo (Convalex-10) horneadas a 200°C bajo el flujo de un gas inerte durante 20 horas y enfriadas después (Holman y Heimmerman, 1973).

Para coleccionar la fragancia se colocaron, dentro de una bolsa de polietileno de 25 x 37 cm, una pieza de papel y la

inflorescencia seleccionada sin que fuera separada de la planta, cerrándose la bolsa. El tiempo durante el cual, se impregnó el papel varió de una a seis horas.

Los instrumentos usados fueron un cromatógrafo de gases Packard 427, un integrador automático digital Csi Modelo RS 208 y un graficador.

Con el mismo procedimiento se analizaron tibias de especímenes de los polinizadores de *C. thylacochila* y *C. glaucoglossa* para comparar la composición de las sustancias recolectadas, con las de las flores.

RESULTADOS

La distribución conocida de *Clowesia*, en México, aparece en la figura 1. Esta conforma una franja casi paralela a la costa del Pacífico e incluye elevaciones y declives presentes desde el Estado de Chiapas hasta el de Nayarit.

Los accidentes orográficos que quedan parcialmente comprendidos en ella son: la Depresión Central de Chiapas, la vertiente occidental de la Sierra Madre de Chiapas, la vertiente occidental y la oriental de la Sierra Madre del Sur, la Cuenca del Balsas, la vertiente occidental del Eje Volcánico Transversal desde el Estado de Jalisco hasta el de Morelos y las dos vertientes, la occidental y la oriental de la porción sur de la Sierra Madre Occidental.

Dentro de los límites señalados antes, se encuentran las especies siguientes: *Clowesia thylacochila*, *C. glaucoglossa*, *C. russelliana*, *C. rosea* y *C. sp.* Con excepción de *C. russelliana*, todas ellas son endémicas de México, *Clowesia warczewitzii* es una especie que se presenta conspicuamente en Centroamérica y el norte de Sudamérica. Aunque existe un informe de su localización al sur del Istmo de Tehuantepec (Horich, 1957 y com.pers.), éste no ha sido verificado.

Por la extensión de las áreas habitadas puede adelantarse que estas especies se localizan en diferentes tipos de vegetación e intergradaciones de éstos. El cuadro 1 muestra una agrupa-

ción de las localidades visitadas indicando clima, tipo de vegetación y soportes.

El análisis de la floración de las especies se halla en el cuadro 2 y se basa en la reunión de datos de dos ciclos anuales salvo en el caso de *Clowesia* sp.

Los polinizadores de este grupo son abejas machos de la tribu Euglossini que pertenecen a los géneros *Euplusia**, *Eulaema* y *Euglossa*. Sus interrelaciones con las especies de *Clowesia* se señalan en el cuadro 3. Su distribución se muestra en la fig. 2.

A continuación se describen las observaciones hechas sobre los mecanismos de polinización y las condiciones en las que se efectuaron.

Clowesia thylaciochila. La inflorescencia es pendula y las flores perfectas como corresponde al resto de las especies de este género. Cada flor de aproximadamente 2.8 cm de longitud, se inserta por medio de un pedicelo al eje principal de la inflorescencia formando un ángulo de unos 45°. En ocasiones sépalos pétalos se mantienen cercanos a labelo y columna dando la impresión de un "túnel". Otras veces la entrada a la concavi-

* En el resto del trabajo se hará mención de este género con la salvedad de considerar su revisión y próxima transferencia al género *Eufriesia* por L.M. Kimsey (com. pers.).

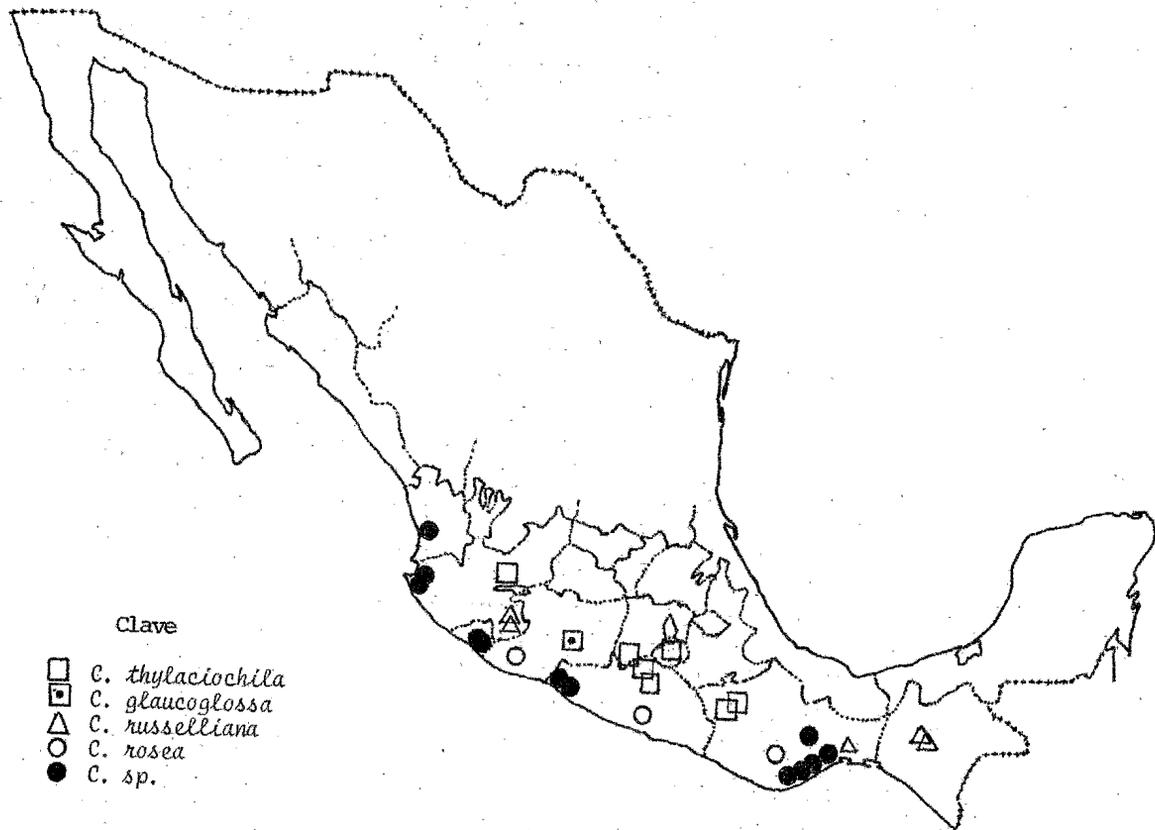


FIGURA 1. Distribución geográfica conocida de las especies del género *Clowesia* en México.

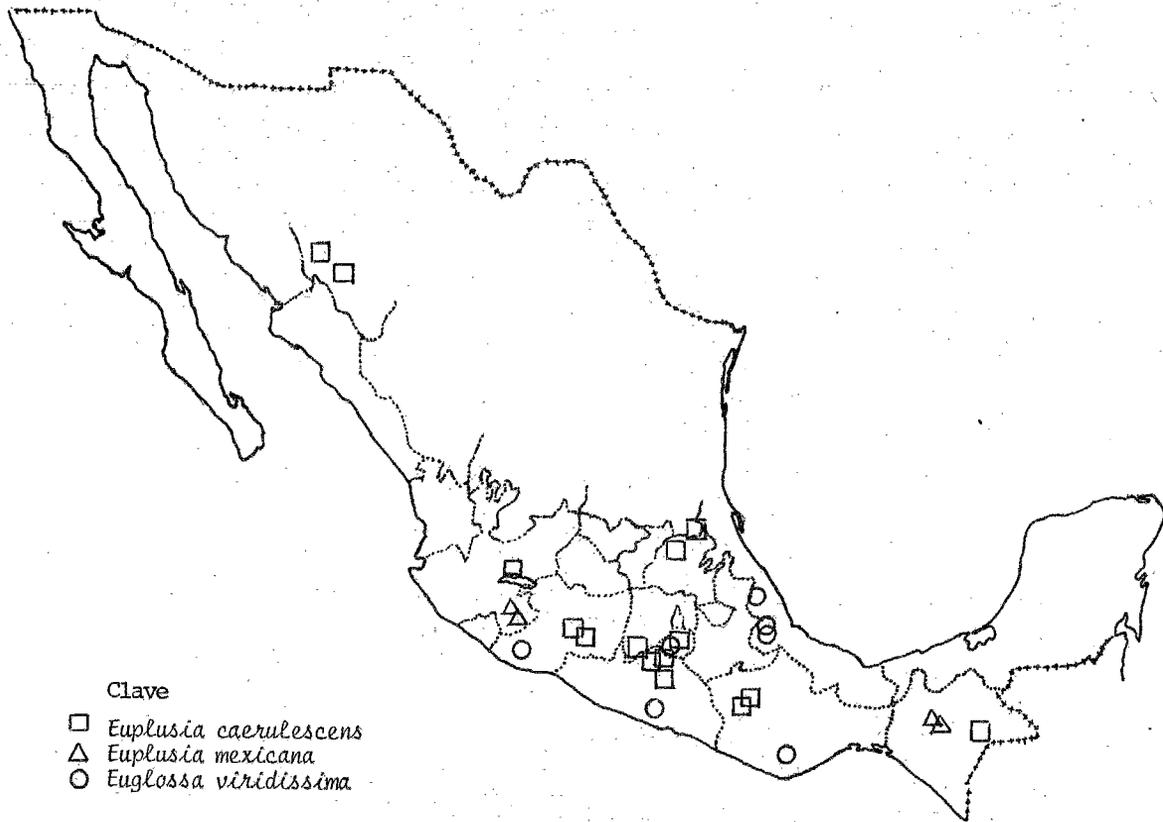


FIGURA 2. Distribución geográfica conocida de los polinizadores del género *Clowesia* en México.

CUADRO 1. Análisis de algunas características de las principales localidades estudiadas de las especies del género *Clowesia* en México.

Localidad	Clima ¹	Tipo de vegetación ²	Soporte	Especie
La Joya, Mor. 1,450 msnm.	(A)C(w ₁)(w)ig semicálido	Selva baja caducifolia	<i>Brahea dulcis</i> <i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>C. thylactochila</i>
Xochipala, Gro. 600 msnm.	A(C)w ₁ (w)(i')g semicálido	Selva baja caducifolia y encinar	<i>Brahea dulcis</i>	<i>C. thylactochila</i>
Palmar chico, Mex. 1,200 msnm.	Aw ₁ (w)(i')g cálido subhúmedo	Selva baja caducifolia	<i>Brahea dulcis</i>	<i>C. thylactochila</i>
El Cangrejo, Mich. 1,100 msnm.	Aw ₀ "(w)(i')g cálido subhúmedo	Selva baja caducifolia	<i>Sabal pumos</i> <i>Ficus</i> spp.	<i>C. glaucoglossa</i>
Sta. Ms. Huatulco, Oax. 250 msnm.	A(w ₀)(w)ig cálido subhúmedo	Selva baja caducifolia	Troncos muertos de especies no identificables	<i>C. sp.</i>
Ixtapa, Gro. 100 msnm.	Aw ₀ (w)ig cálido subhúmedo	Selva mediana subcaducifolia	<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Masticodendron capiri</i> var. <i>tempisque</i>	<i>C. sp.</i>
Nejapa, Oax. 600 msnm.	BS ₁ (h')w"(w)(i')g cálido semiseco	Selva baja espinosa	<i>Prosopis laevigata</i>	<i>C. sp.</i>
El Chorreadero, Chis. 720 msnm.	Aw ₀ "(w)(i')g cálido subhúmedo	Selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia	<i>Bucida macrostachya</i> <i>Brosimum alicastrum</i> <i>Masticodendron capiri</i> var. <i>tempisque</i>	<i>C. russelliana</i>
Rfo Jalatengo, Oax. 1,420 msnm.	(A)C(w ₂ "(w)big semicálido subhúmedo	Bosque mesófilo de montaña	<i>Quercus</i> spp.	<i>C. rosea</i>
El Paraíso, Gro. 720 msnm.	A(C)w(w)big semicálido subhúmedo	Bosque mesófilo de montaña	<i>Quercus</i> spp.	<i>C. rosea</i>

1 Según Köppen modificado por García 1973.

2 De acuerdo con Miranda y E. Hernández X. (1963) y Rzedowski (1978)

CUADRO 2. Fenología floral de las especies del género *Clowesia* en México.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>C. thylaciochila</i> ¹												_____
<i>C. glaucoglossa</i> ¹												_____
<i>C. russelliana</i> ¹												_____
<i>C. rosea</i> ¹	_____											_____
<i>C. sp.</i> ²												_____

1 Observaciones de dos ciclos anuales

2 Observaciones de un ciclo anual.

CUADRO 3. POLINIZADORES DEL GENERO *Clowesia*

<i>Clowesia</i> --- especie	<i>Euplusia</i>	<i>Euglossa</i> ----- especie	<i>Eulaema</i>
<i>C. thylaciochila</i>	<i>E. caerulescens</i>		<i>E. cingulata</i> 2
<i>C. glaucoglossa</i>	<i>E. caerulescens</i>		<i>E. nigrita</i> 2,3
<i>C. russelliana</i>	<i>E. mexicana</i> 1	<i>E. viridissima</i> 4	<i>E. bombyformis</i> 2
<i>C. rosea</i>			<i>E. meriana</i> 2,3
<i>C. warzewitzii</i>			?
<i>C. sp.</i>	?	?	

1 Datos de Dodson (1975)

2 Datos de van der Pijl y Dodson (1966)

3 Datos de Dressler (1968b)

4 Observado dos años consecutivos como el único insecto visitante 15 Km al sur de la Joya, Mor.

dad del labelo queda delimitada exclusivamente por los dos últimos; el aroma que produce es intenso. Después de haber sobrevolado en torno a una planta y haberse aproximado a la(s) inflorescencia(s), *Euplusia caerulea* se acerca a una flor, se detiene en el ápice del labelo y se desplaza hacia el interior, (para una mayor comprensión de este y los mecanismos siguientes consúltese el esquema del Apéndice A). Al avanzar entre el labelo y la superficie ventral de la columna, realiza con sus patas movimientos semejantes a los de remo. Una vez introducida la abeja y no pudiendo avanzar más, la cara interna de ambas tibias de las patas posteriores, descansa sobre el borde externo de los lóbulos laterales del labelo (fig. 3 y 9); durante el resto de la visita reproduce un movimiento rítmico del abdomen al tiempo que el insecto frota el fondo de la cavidad con los tarsos de las patas anteriores. La abeja sale, reinicia el vuelo, almacena la sustancia aromática recogida en las tibias posteriores tal como se ha observado para otras Euglossini (Dressler, 1968b) y regresa a la misma flor o se dirige a otra, de la misma o de una planta distinta. Por lo general, transcurren varias visitas, cada una de las cuales dura de 10 a 20 segundos, antes de que el insecto roce, al salir, el borde de la cara interna del viscidio con el escutelo; en ese momento, el polinario se desprende y se fija sobre aquél, adoptando una posición paralela a la superficie dorsal del tórax (fig. 4). Al cabo de unos instantes, la antera cae y tras la visita a otra flor y la retirada de ésta, los polinios son depositados o no en

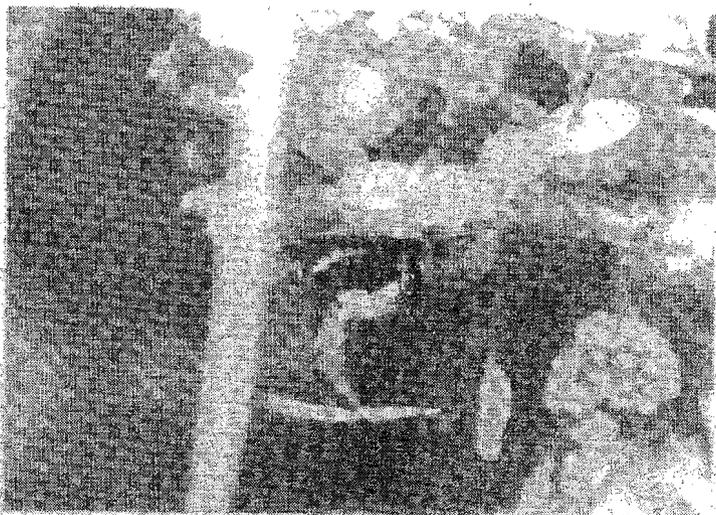


FIGURA 3. *Euplasia equeulescens* visitando una flor de *Clowesia thylacochila*, seuss la posición de la tibia posterior con respecto al lóbulo lateral del labelo.

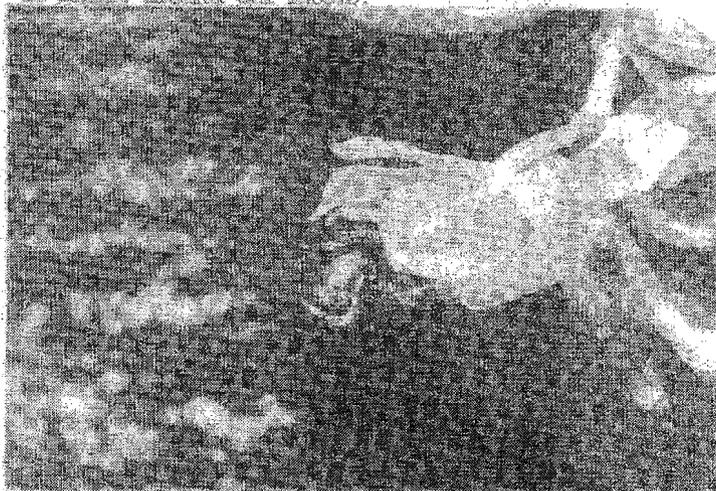


FIGURA 4. *Euplasia equeulescens* en el momento de abandonar una flor de *Clowesia thylacochila*. El polinario puede observarse en el dorso. La antera ha caído antes de efectuarse esta visita.

el estigma pudiendo enseguida, en el caso afirmativo, emprender el vuelo con un nuevo polinario adherido en la forma indicada. A pesar de la aparente dificultad, la mayoría de las flores en una inflorescencia pierden con rapidéz sus polinarios como consecuencia de esas visitas. Estas se llevan a cabo de las 6:30 a las 14:00 hrs., principalmente. Todas las observaciones se realizaron en el habitat natural.

Clowesia glaucoglossa. El aspecto de "túnel" y la formación de una cavidad, son aún más notables en esta especie que en la anterior. Los segmentos florales, de 2.5 a 3.0 cm de longitud, se arreglan de tal modo que permiten la entrada a un estrecho pasadizo circunscrito por las superficies ventral de la columna e interna del labelo. A corta distancia de su inicio, unos procesos dentiformes que emergen del callo y por atrás de éstos, el hundimiento parcial de los lóbulos laterales que constriñe al labelo a nivel de la porción media de la columna, impiden el paso al fondo de la cavidad. *Euplusia caerulescens* puede posarse directamente sobre el ápice del labelo o bien, arribar por uno de los lados de la abertura reacomodándose para penetrar finalmente. Durante la visita, los extremos distales de las patas posteriores descansan juntos sobre el ápice del labelo siguiendo la dirección de las carinas, (fig. 10) . El movimiento rítmico del abdomen acontece como en otros caso. Para salir, el insecto se retira lentamente, reanuda el vuelo y se mantiene frente a la inflorescencia en tanto deposita la sustancia colec-

tada en las hendiduras de las tibias posteriores. En pocos segundos, retorna a la misma u otra flor con rapidez, como si se dejase caer, con el polinario fijo sobre la cabeza, cubriendo la frente, los tres ocelos y una pequeña región de la porción superior interna de los ojos compuestos; debido a esto, algunos omatidios resultan bloqueados, (fig. 5) . Lo que sobreviene, es una clara perturbación del insecto intentando despojarse del "objeto extraño" con la ayuda de los tarsos anteriores. Al tratar de lograrlo -lo que no ocurre si el polinario ha quedado debidamente colocado- puede permanecer en la misma o volar con franca dificultad hacia otra planta u otro sitio. Después de esta fase, se sugiere que podrá ser atraído nuevamente por el aroma intenso de una inflorescencia y depositará los polinios en el estigma de una de sus flores pudiéndose reanudar el proceso. Este evento fue presenciado, durante el tiempo que duró el estudio, en tres ocasiones en el habitat natural y dos en un habitat distinto con la concurrencia de individuos de otra población de *Euplusia caerulea*. A esta dificultad para efectuar las observaciones se añade el hecho de que, transcurrido un corto período de cuatro a cinco días posterior a la antesis, ocurre un desprendimiento funcional del viscidio que fue comprobado experimentalmente y que conduce a la oxidación rápida de éste con lo que se elimina la posibilidad de transporte. Las visitas se desarrollan en esta especie entre las 6:00 y las 19:00 hrs.

Clowesia rosea. Los sépalos y pétalos son similares en forma y tamaño (1.9 cm de longitud), equidistantes con respecto al punto de inserción, ligeramente sobrelapados y dirigidos hacia el conjunto de fimbrias abundantes de los lóbulos laterales y medio labelo cóncavo, (fig. 6) . El aroma de esta especie se intensifica entre las 9:00 y las 12:00 hrs. . Los intentos para observar la polinización en su habitat fueron infructuosos. Las experiencias efectuadas en un habitat diferente (un jardín a 15 Km al sur de La Joya, en el Estado de Morelos) con plantas en floración, produjeron la atracción de una misma especie: *Euglossa viridissima*. Esta respuesta pudo duplicarse con el empleo de cinmato de metilo. Las visitas a las flores se conducen bajo el comportamiento observado en las otras especies y esperado en este caso. El insecto desciende sobre las fimbrias del lóbulo medio del labelo y se introduce hasta alcanzar el fondo de éste con los tarsos frontales. La forma como los polinarios son extraídos no fue observada, pero su pérdida fue constatada en la mayoría de las flores. La polinización no se produjo.

Una tercer prueba se llevó a efecto con la retrocruza *
 (*Clowesia rosea* × *C. warczewitzii*) × (*Clowesia rosea*). Nuevamente logró atraerse a varios individuos de *Euglossa viridissima* y varios

* *Clowesia Rebecca Northen*

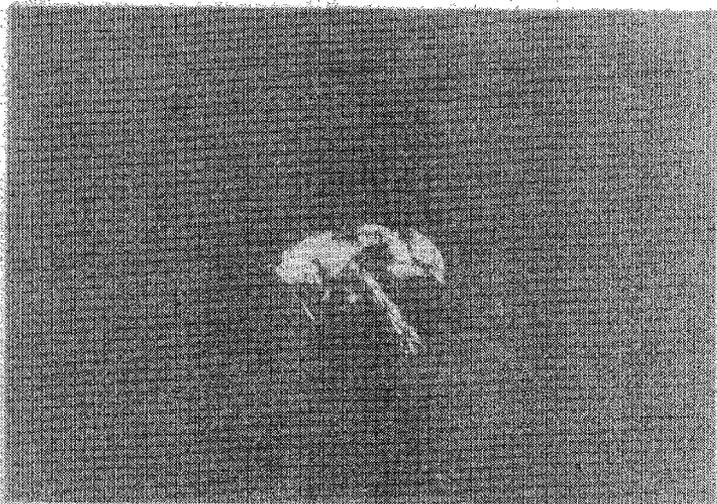


FIGURA 5. *Diadas fulviventris* alimentándose cuando accede al polinomio de una flor de *Clusia polymeria*. Nótese la superficie cubierta por el viscido sobre la frons.



FIGURA 6. *Clusia rosea*. Obsérvese la posición de los segmentos florales y la ornamentación del labelo.

polinarios fueron extraídos sin que ello pudiera ser observado. Tanto en *C. rosea* como en la retrocruza, los polinarios pueden desprenderse con una leve tracción sobre el viscidio.

Clowesia russelliana. El labelo forma un saco de 3 cm sobre cuya entrada se dispone la columna; sépalos y pétalos pueden estar más o menos próximos a aquellas (fig. 7). Las experiencias con esta especie fueron parciales. En una localidad del habitat natural (El chorreadero, Chiapas) se encontraron casi exclusivamente individuos jóvenes, todos sin inflorescencias. Una primera atracción de *Euglossini* logró producirse con el uso de cineol. La adición de un individuo cultivado con tres inflorescencias (tres días de antesis), originario de este sitio, consiguió mantener la atracción, durante unos instantes, de dos machos de *Eulaema* sp. sin que se produjera la visita. Las pruebas prosiguieron en un sitio diferente de la localidad pudiéndose atraer otra *Euglossini*, esta vez, un macho de *Exaerete smaragdina* el cual revisó varias flores y se posó sobre una de ellas sin penetrar. Ningún otro insecto fue atraído. Un desprendimiento del viscidio, similar al observado en *C. glaucoglossa* parece ocurrir en las flores de esta especie transcurridos varios días.

Van der Pijl y Dodson (1966), reportan la polinización de *C. russelliana* por *Eulaema cingulata* en Nicaragua. El polinario se fija en la superficie dorsal del tórax del insecto. Dodson (1975b), refiere la polinización de la misma por machos de



FIGURA 7. Características florales de *Cicouzia*
adansonioides.

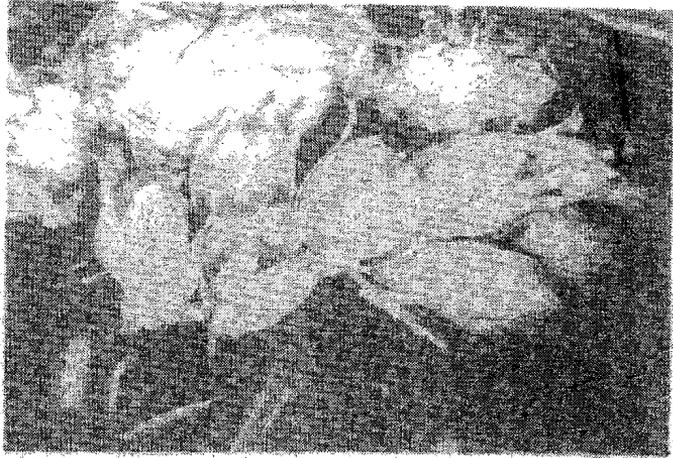


FIGURA 8. *Cicouzia* sp. Especie con sus
folios claramente distintos que
la separan de *Cicouzia* (*Adans.*)
ciocchii.



FIGURA 9. *Clowesia thylacochlita* mostrando las características de los segmentos florales.



FIGURA 10. Dos individuos de *Euplusia cacuhilescens* visitando las flores de *Clouesia glaucoglossa*. Obsérvese la orientación de las antenas de la abeja en vuelo y la posición de las patas posteriores en la abeja que se encuentra en el interior de la flor.

Euplusia mexicana observada en las cercanías de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Clowesia sp. Su semejanza con *C. thylaciochila* es muy grande pero las dimensiones son mayores. Esta alcanza una longitud de 3.4 cm. El labelo presenta además, los lóbulos laterales erectos y el lóbulo medio reflexo (fig. 8). Una diferencia primordial es el aroma. En el habitat natural de *C. thylaciochila*, el polinizador de esta especie, *Euplusia caerulescens*, sólo fue capaz de dirigirse a ella a pesar de encontrarse próximas las inflorescencias de una planta cultivada de *Clowesia* sp. El polinizador se desconoce. La estructura del polinario hace preveer un desprendimiento de éste similar al que ocurre en *Clowesia thylaciochila*.

Las pruebas de alogamia, compatibilidad e hibridación se muestran en la tabla I. La autogamia no se produce en estas especies. Las pruebas de autocompatibilidad fueron negativas.

R e s u l t a d o s C u a n t i t a t i v o s

Las figuras 11 y 12 ilustran la densidad de soportes e individuos en localidades elegidas de las especies *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa*. Paralelamente, las tablas II y III analizan las eficiencias de la polinización.

Para otras dos especies, se tienen datos parciales. La muestra de la población accesible de *C. rosea* (siete individuos en un área de 5,000 m²) careció totalmente de cápsulas durante dos

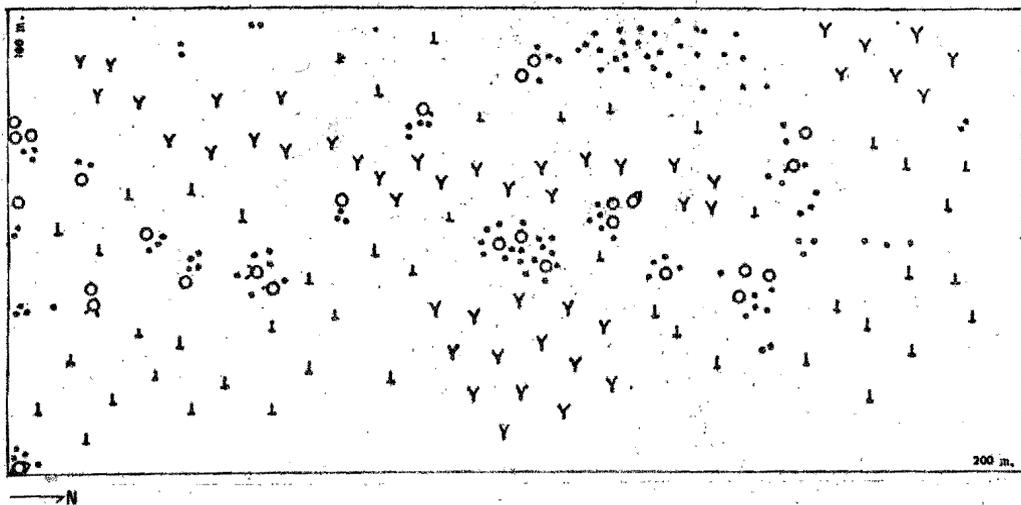


FIGURA 11. Densidad de *Clowesia thylaciochila* y del soporte *Brahea dulcis* en una área de 20,000 m². La Joya, Morelos. Altitud: 1,450 m.

- Individuos jóvenes de *Brahea dulcis*
- Individuos de *Brahea dulcis* de 3 a 7 m.
- ◐ Individuo de *Brahea dulcis* con una planta de *C. thylaciochila*
- ◑ Individuo de *Brahea dulcis* con una colonia de *C. thylaciochila*
- Y Selva baja caducifolia
- I Terreno perturbado

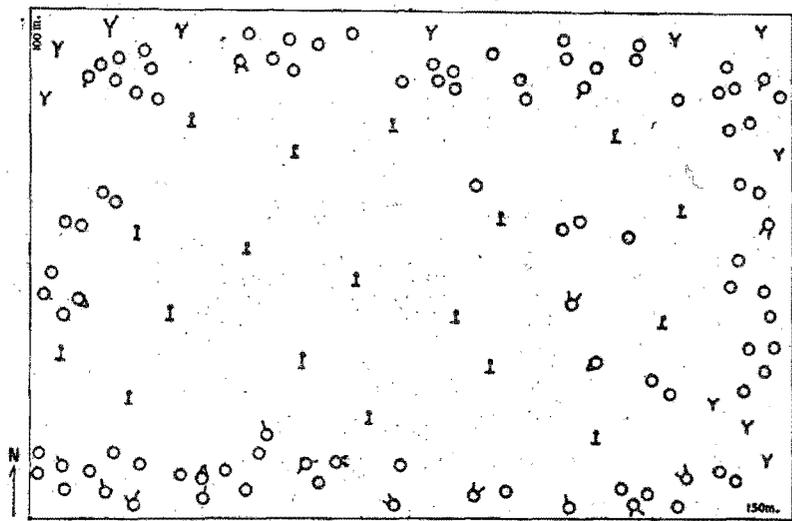


FIGURA 12. Densidad de *Clowesia glaucoglossa* y del soporte *Sabal pumos* en una área de 15,000 m². El Cangrejo, Michoacán. Altitud: 1,100 m.

- Individuos de *Sabal pumos*
- ◉ Individuo de *Sabal pumos* con una planta de *C. glaucoglossa*.
- ◐ Individuo de *Sabal pumos* con una colonia de *C. glaucoglossa*.
- Y Selva baja caducifolia
- I Terreno cultivado.

años y en la muestra de *C. russelliana* (cinco individuos en un área de 4,000 m²) se registraron sólo dos cápsulas de un año anterior (1976) en uno de los individuos jóvenes.

En cuanto a *Clowesia* sp. los individuos o las colonias pueden ser escasos en una localidad o abundantes en otra. Las observaciones corresponden a visitas muy cortas a tres localidades. Ninguno de los ejemplares vistos en el campo exhibió cápsulas de ese año o restos de inflorescencias de años anteriores. Se examinó una sola infrutescencia de un ejemplar colectado en la costa de Nayarit (J. del Río, s.n.) con cuatro cápsulas.

A n á l i s i s C r o m a t o g r á f i c o s

Los cromatogramas de especies de *Clowesia* y dos de géneros distintos se muestran en las figuras 13 a 16. En la figura 13 se observan variaciones en el tamaño de los picos entre las muestras diurna y nocturna de la fragancia floral de una misma especie. La figura 14 ilustra la coincidencia de algunos componentes de las fragancias florales de dos especies: *Gongora galeottiana* y *Mormodes aromatica*, que atraen al mismo insecto (*Euglossa viridissima*) el cual opera como polinizador efectivo de la primera fuera de su habitat natural. En la figura 15 se comparan los análisis de las fragancias de las especies *C. thylacochila* y *C. glaucoglossa*. El análisis de *C. russelliana* aparece en la figura 16.

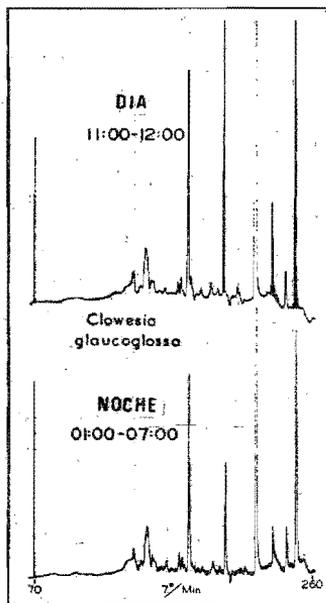


FIGURA 13. Análisis cromatográfico del aroma de *Clowesia glaucoglossa*. Los picos sombreados acentúan las diferencias entre cada fase.

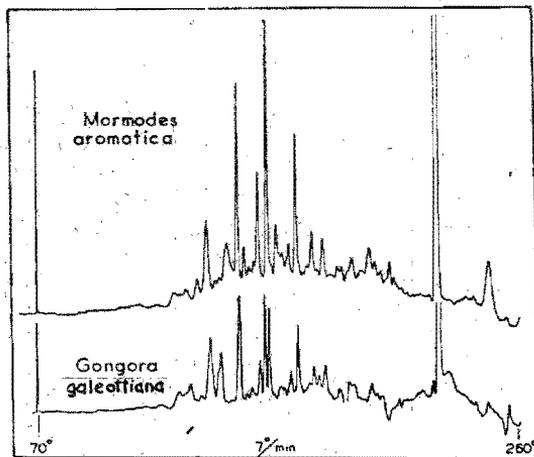


FIGURA 14. Análisis cromatográficos de dos especies de géneros distintos. Obsérvese la semejanza en composición denotada por picos coincidentes.

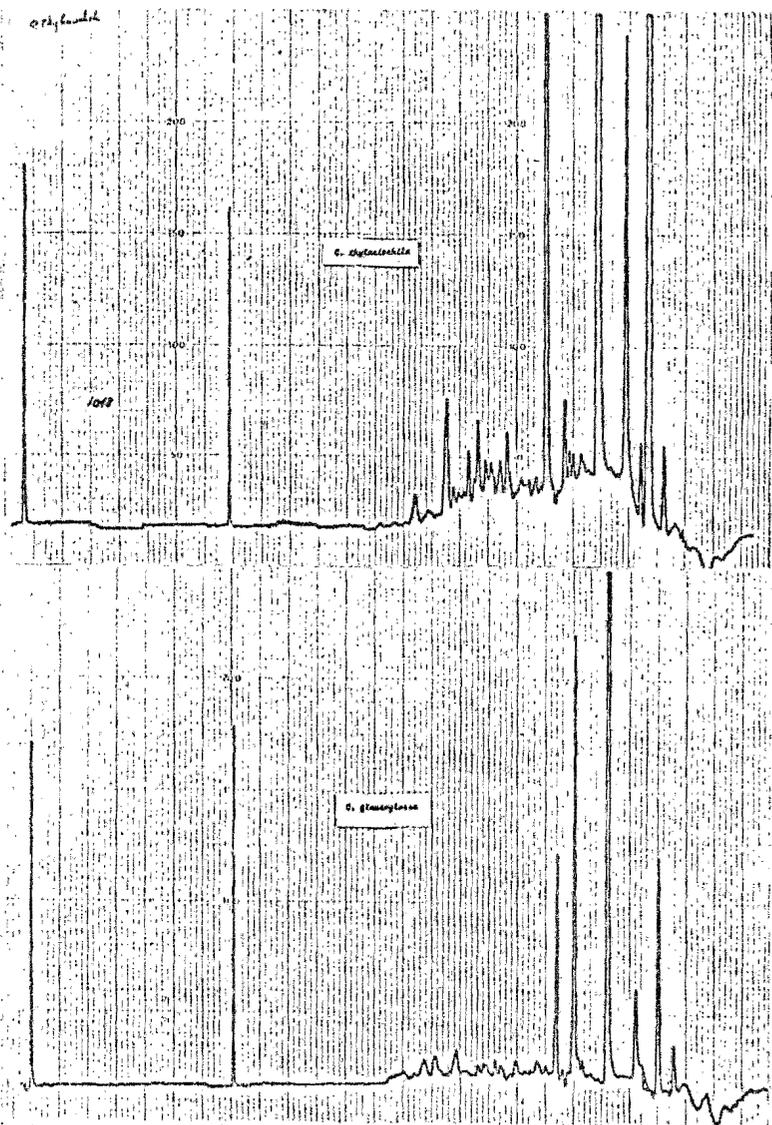


FIGURA 15. Análisis cromatográficos de dos especies de *Clowesia*, *C. thylaciobilia* y *C. glaucoglossa*. Nótese la semejanza de algunos componentes.

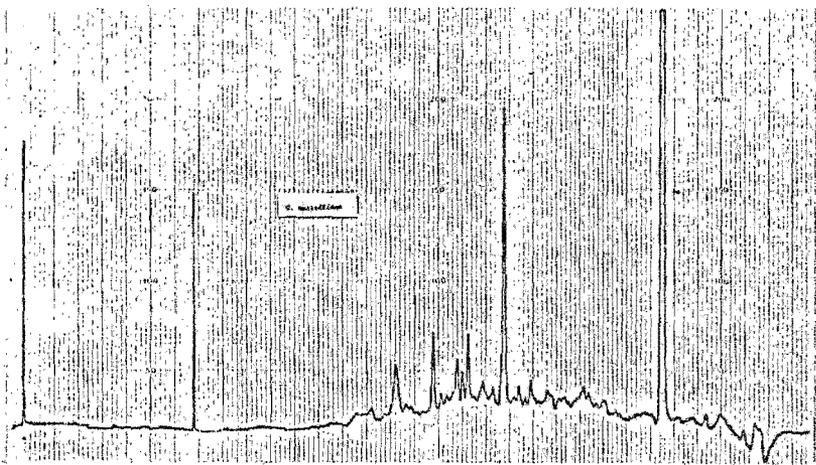


FIGURA 16. Análisis cromatográfico de *Clowesia russelliana* obtenido mediante un programa de temperatura ligeramente distinto. La composición es diferente de la de los anteriores.

DISCUSION

Teniendo como base las observaciones realizadas por otros autores sobre dos de las especies (*C. russelliana*: van der Pijl y Dodson, 1966; Hills et al., 1972; y *C. warczewitzii*: Dressler, 1968a; Dodson, 1975) y las contenidas en este trabajo, los eventos que caracterizan la polinización en el género *Clowesia* pueden resumirse en los puntos siguientes:

- a) atracción del insecto hacia la inflorescencia, incluso una sola flor, mediante la producción de un aroma normalmente intenso,
- b) desarticulación mecánica del polinario y su fijación sobre una superficie particular del cuerpo del polinizador y
- c) depósito de los polinios en la cavidad estigmática de una nueva flor como resultado de la atracción al aroma.

En su conjunto, el fenómeno se integra a uno más amplio ya descrito por Dressler (1968b) y al que se ha hecho mención en la literatura reciente como síndrome de polinización con Euglossini (Syndrome of euglossine pollination, Williams y Dodson, 1972).

Cada uno de los mecanismos involucra, detalles distintivos potencialmente analizables. En la especie *Clowesia thylaciochila*, la observación repetida de la secuencia demostró la incidencia de fallas en los puntos b y c referidos arriba, dando por resultado polinarios parcialmente desprendidos, adheridos a un sitio no habitual del cuerpo del insecto, albergados en el fondo del

labelo, pendientes en la superficie ventral de la columna -por detrás de la cavidad estigmática- o bien desprendidos y caídos al suelo. En la especie *C. rosea* se advirtieron algunas de estas alteraciones. A través de esos resultados se acentúa la carencia de infabilidad en las relaciones entre las plantas y sus polinizadores a pesar de que estos puedan ser en gran medida específicos. Con esta observación no se intenta negar la eficacia de los mecanismos en sí, sino hacer notar que su funcionamiento no se produce invariablemente en el sentido de "llave-cerradura", antes bien los "errores" deben quedar incluidos y tomar parte importante en el proceso de evolución del mecanismo de polinización. De manera análoga y estando lo anterior en relación con las visitas inducidas por sustancias específicas, Dressler (1968b:205) sugiere que "probably the repeated visits which characterize brushing behaviour have also been a critical factor in the evolution of these mechanisms..." . La duración de esas visitas y los efectos diferenciales que distintas especies de orquídeas pueden causar sobre uno o varios polinizadores han sido parcialmente dilucidados en los trabajos de Evo y Jones (1971) y Williams y Dodson (1972). La continuación de investigaciones sobre esos fundamentos seguramente permitirá concebir la forma como estas interrelaciones han afectado el desarrollo particular de los mecanismos.

Un aspecto más que merece atención es el que se refiere al período total diario de las visitas. Se sabe que la actividad

de las Euglossini es diurna y que el período de mayor actividad ocurre entre las 7:00 y las 13:00 hrs. (Dodson et al., 1969).

Dressler (1969a) ha dado a conocer los períodos en los que se produce la polinización en algunas orquídeas centroamericanas y ya en estos se observan diferencias. Pero se precisa de una mayor cantidad de información que promueva la comparación y muestre otro de los factores que probablemente determine las características de un mecanismo de polinización. Conforme se observó para dos de las especies de *Clowesia* en el campo, cada una posee un período de diferente amplitud en el que puede atraer al polinizador y que incluye a su vez el período de máxima atracción para esta. *Clowesia thylacochila* es visitada entre las 6:00 y las 15:00 hrs. y esto acontece con mayor frecuencia entre las 10:00 y las 13:00 hrs. Por otra parte, *C. glaucoglossa* recibe visitas del polinizador de las 6:00 a las 19:00 hrs. y con mayor frecuencia entre las 8:00 y las 12:00 y entre las 16:00 y las 18:00 hrs. La segunda parte de este horario de actividades difiere sustancialmente de lo encontrado por Dodson et al., (1969). Es especialmente significativo que ambas resulten polinizadas por *Euplusia caerulea*. La explicación para esta conducta puede encontrarse en la atracción diferente que cada una ejerce sobre este insecto. Con las pruebas efectuadas en los habitats respectivos y el transporte de las dos a cada sitio, se encontró un mayor poder de atracción de *Clowesia glaucoglossa* que el exhibido por *C. thylacochila*. Una inflorescencia de la primera con siete flores reparti-

das en cuatro inflorescencias, redujo el poder de atracción de aproximadamente cuarenta flores (en antesis) de la segunda, provocando el desplazamiento hacia ella de tres individuos machos que visitaban el ejemplar de *C. thylaciocula*. La experiencia se hizo a las 11:30 a.m. y duró 20 minutos. El retiro de la planta de *C. glaucoglossa* produjo el regreso de los polinizadores a la especie original. La figura 15 muestra los cromatogramas de estas especies, donde se observan picos semejantes en ellas. En las dos existe un mismo componente que ha sido identificado tentativamente como ester 2-feniletilo (Holman, com. pers.) Eventualmente otro o más compuestos iguales pueden hallarse pero en los cromatogramas se advierte por otra parte, a través de diferencias en una serie de picos, que los análisis finales descubrirán con toda probabilidad una composición que no será idéntica. De este problema resultan dos aromas similares que operan una atracción diferente sobre un mismo polinizador, dando por consecuencia un menor o mayor tiempo de interacción entre el insecto y las especies a las que es atraído. Esta diferencia en la amplitud total diaria entre las visitas de un polinizador a dos o más especies constituye otro aspecto que ha intervenido posiblemente en la evolución de esos mecanismos de polinización.

Por falta de información sobre el horario completo de las visitas de los polinizadores hacia las especies restantes de *Clowesia*, no es posible analizar estos casos. Sólo cabría men-

cionar que el período de actividad observado de *Euglossa viridissima* sobre *Clowesia rosea* ocupa de las 9:00 a las 14:00 hrs. La probabilidad de que esta abeja sea el polinizador está dada, además de lo que las observaciones hacen sugerir, por el hecho de que ambas especies *Euglossa viridissima* y *Clowesia rosea*, son simpátricas (Dodson, com.pers.).

Existe otro factor que repercute en la polinización de dos de las especies. En *Clowesia glaucoglossa* es ostensible la tendencia del viscidio a desprenderse al cabo de pocos días (4 a 5) después de lo cual se torna café y cae. Bajo estas condiciones una flor queda receptiva un período semejante o ligeramente mayor. El cambio se observó con claridad en plantas que fueron colectadas con inflorescencias cercanas al desarrollo completo y que se mantuvieron aisladas durante el lapso de dos a tres semanas que dura una inflorescencia. La antesis fue normal. La desarticulación impide la fijación del polinario sobre el insecto y bajo esas condiciones es inminente la pérdida de material genético. Sin embargo, las características de un eficiente mecanismo ya descritos, parecen asegurar la polinización cruzada y es posible que el fenómeno considerado lleve a ésta o de otra forma repercuta en la polinización de un número menor de flores. Esta proposición se funda en un equilibrio existente entre las eficiencias de la polinización de *Clowesia thylaciochila* y *C. glaucoglossa* que será examinado abajo. *Clowesia russelliana* se comporta de manera similar a *Clowesia glaucoglo-*

asa en relación con el desprendimiento del viscidio aunque en apariencia la proporción de flores que presentan el cambio por inflorescencia es menor. El bajo número de inflorescencias disponibles de esta especie sólo permitió un mero análisis cualitativo al respecto.

La eficiencia de la polinización (E_p) de las especies *Clowesia thylaciochila* y *Clowesia glaucoglossa* aparecen en las tablas I y II. Estas reúnen información contenida en las áreas ilustradas en las figuras 11 y 12 y de las áreas generales respectivas. Comparándolas existe notoriamente una E_p mayor para *C. thylaciochila* que para *C. glaucoglossa*. Sin embargo, podría hablarse de un posible equilibrio en el resultado que la germinación de un cierto número de semillas significa.

Teniendo en cuenta que una cápsula de *C. thylaciochila* puede pesar 10 g. y una de *C. glaucoglossa* 64 g., es claro que el número de semillas por cápsula que puede esperarse en la primera es menor que en la segunda. Pero se forman en realidad más infrutescencias en *C. thylaciochila*. Desde este punto de vista, las probabilidades de germinación para *C. glaucoglossa* son las mismas o quizá mayores. Esta pudiera ser la relación original tomando en consideración las características de cada mecanismo de polinización.

Si se examinan las figuras 11 y 12 podrá observarse que la densidad del soporte correspondiente por unidad de área es mayor

TABLA I . Eficiencia de la polinización (E) en *Clusia thy-*
lactochila, Localidad: La Joya, Mor. 1450 m.

EJEMPLAR (p= planta individual c= colonial)	# inflorescencias	# flores	# cápsulas	E
P	1	6	1	16.6
P	2	5	0	
		21	1	4.7
P	1	17	0	
c	3	35	0	
		23	0	
		22	0	
c	3	23	0	
		20	2	
		22	0	
P	1	21	5	23.8
P	1	25	2	7.6
P	1	17	0	
P	1	19	0	
c	8	36	4	11.1
		23	2	8.6
		24	1	4.1
		33	3	9.0
		30	1	3.3
		34	1	2.9
		23	1	4.3
		47	3	6.3
P	1	24	1	4.1
P	3	25	4	16.0
		7	1	14.2
		21	1	4.7
	26	604	32	5.29

TABLA II. Eficiencia de la polinización (E_p) en *Clowesia glaucoglossa*. Localidad: El Cangrejo, Mich. 1,100 m.s.n.m.

Ejemplar	#Inflorescencias	#Flores	#Cápsulas	%
(p= planta individual c= colonia)				
c	3	26 13 20	1	3.8
P	2	7 5		
P	1	9		
c	3	10 22 24		
P	3	10 5 6	1 1	10.0 20.0
c	3	18 10 28		
P	2	17 20		
	17	250	3	1.20

para *C. glaucoglossa*. En ambos casos, el tipo de vegetación considerado -selva baja caducifolia- muestra una notable asociación con palmares cuyo origen ha sido punto de controversia (Miranda, 1947; Gómez-Pompa, 1965; Rzedowski, 1967, 1978), pero sea cual fuere ese origen, no puede pasarse por alto que el equilibrio inicial de la vegetación en estos sitios está alterado tan solo a juzgar por las diferencias de edad de los individuos que integran el palmar de *Brahea dulcis* en numerosas localidades y su asociación con plantas propias de sitios perturbados (v.g. *Guazuma ulmifolia*). El palmar de *Sabal pumos* se distingue en general, por una mayor persistencia de individuos adultos. La alteración en el de *Brahea dulcis* es continua. Si en lo anterior está manifestado un comportamiento secundario, entonces, este también afecta las poblaciones de las epifitas proviendo de menor o mayor superficie de sustrato.

Las E_p de las especies de *Clowesia* restantes no pueden confrontarse por falta de información ante un aspecto más amplio que requiere estudio. A primera vista, pudiera ser que *Clowesia* sp. tuviera un comportamiento similar al de *C. thylacochila* en algunas localidades sometidas a perturbación.

M e c a n i s m o s d e A i s l a m i e n t o

Según su patrón de distribución presente (vease figura 1) las poblaciones de *Clowesia* se encuentran en forma más o menos continua o disyunta ocupando áreas restringidas situadas paralelamente a diferentes distancias de la costa del Pacífico. La

condición que prevalece en estas especies es de discontinuidad, con la excepción de que en algunas regiones, varias poblaciones de una especie se aproximan y en raras ocasiones dos especies parecen llegar a ser simpátricas. Ante esta distribución, las posibilidades de hibridación parecen ser nulas sobre todo si se señala que los mecanismos de aislamiento reproductivo (véase apéndice B) son muy eficientes. Un análisis parcial de estos ha sido el hecho por Hills et al. (1972) ubicando al grupo todavía dentro del subgénero *Clowesia* y en relación con los operantes en el género *Catasetum*. Sin embargo, es conveniente modificar o ampliar algunas de las observaciones dadas en ese trabajo. *Clowesia thylaciochila* (= *Catasetum thylaciochilum*) y *C. rosea* (= *Catasetum roseum*) no son simpátricas. *Clowesia russelliana* (= *Catasetum russellianum*) penetra hacia el norte del Istmo de Tehuantepec y varias de sus poblaciones se encuentran en el sur del Estado de Jalisco (González Tamayo, 1976, S. Rosillo de Velasco, 1977 y com.pers.). *Clowesia thylaciochila* florece de abril a julio y no de junio a octubre, como se menciona en el trabajo referido.

La posible existencia de especies simpátricas en *Clowesia* parece dirigirse solamente al caso citado por Mac Douglall (1944; 107) en el Istmo de Tehuantepec. Refiriéndose a *Catasetum russellianum* y a *Catasetum thylaciochilum* este autor indica que " ... either of these two species is common on the dry slopes at some few hundred feet altitude ... y con respecto a la segunda ... I do not believe it extends much over 1,000 feet above

sea level " . Estas observaciones parecen ser correctas excepto que, la especie que se considera como *Catasetum thylaciochilum* es en realidad una especie distinta: *Clowesia* sp. . También es factible que el carácter simpátrico que Hillis et al. (op.cit.) aducen para *Catasetum thylaciochilum* y *Catasetum roseum* se halla basado en observaciones sobre *Clowesia* sp. ya que esta y *Clowesia rosea* ocupan el declive occidental de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca pero a pesar de ello no cohabitan las mismas áreas. Por otra parte la ilustración de *Clowesia thylaciochila* que acompaña el trabajo de Dodson (1975b) sobre la rehabilitación del género, no es otra que *Clowesia* sp. . Sus características difieren de la descripción original de Lemaire (1856) y se encuentra no sólo geográfica sino reproductivamente aislada de la verdadera *Clowesia thylaciochila*. En la sección de resultados se han bosquejado algunos de sus rasgos distintivos y se encuentra en preparación una descripción de la especie. Volviendo a su posible carácter simpátrico, la coexistencia de *Clowesia* sp. y *C. russelliana* en la misma región podría explicarse en términos de una separación estacional de las épocas de floración (vease cuadro 2) ya que las fragancias florales parecen ser similares. Mac Dougall (op.cit.) también hace notar la imposibilidad de comparar los aromas a causa de las diferentes épocas de floración. La polinización de dos especies relacionadas (*Clowesia thylaciochila* y *Clowesia glaucoglossa*) con aromas similares por una misma especie de abejas, aunque estando de por medio otros tipos de aislamiento reproductivo (geográfico y mecánico),

se ha discutido arriba. Como no se conoce el polinizador de *Clowesia* sp. y se requieren más observaciones sobre la polinización de *Clowesia russelliana* en México, no es posible definir cual es la situación que priva entre estas especies.

Deben revisarse otras características de los mecanismos de aislamiento reproductivo del género. La fijación de los polinarios de estas especies ocurre en cuatro sitios conocidos del cuerpo de los polinizadores, (fig. 17). Relacionándola con los segmentos corporales a los que se adhieren (cabeza, tórax y fémur), significan tres mecanismos posibles en la polinización. Uno de ellos, el de *Clowesia warcewiczii* (= *Catasetum warcewiczii*) se consideró como un tercer mecanismo en el género *Catasetum* (Dressler, 1968b), pero haciendo la transferencia obligada, cabe distinguir solamente dos en *Catasetum* (fijación en el tórax y en el abdomen). Con esto se demuestra que *Clowesia* ha "explorado" distintas vías que han determinado la polinización por insectos de géneros y tamaños distintos y que el género bien puede constituir otro conjunto de especies que sustente el patrón de especiación sugerido por Dodson (1962a) en el género *Stanhopea*. Este fenómeno conocido como "leap frog speciation" consiste en la polinización de especies relacionadas, por abejas de tamaño muy diferente de modo tal, que dentro de una secuencia evolutiva capaz de seguirse, puede observarse una especie polinizada por una abeja pequeña (v.g. *Euglossa*) y la siguiente por una grande (v.g. *Eulaema*) o viceversa.

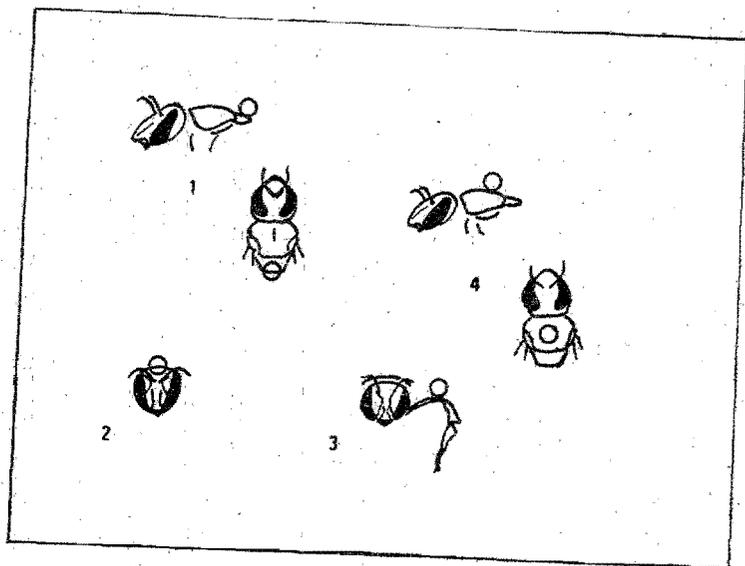


FIGURA 17. Sitios de fijación de los polinarios de las especies de *Clowesia* sobre sus polinizadores.

- 1 *C. thylaciochila*
- 2 *C. glaucoglossa*
- 3 *C. warczewitzii*
- 4 *C. russelliana*

Un ejemplo tangible estaría dado a través de la comprobación de *Euglossa viridissima* como polinizador de *Clowesia rosea*. *Clowesia warczewitzii* con flores de tamaño similar es polinizada por tres especies del género *Eulaema*, abejas estas de dimensiones mayores. Si ello pudiese confrontarse con las relaciones filogenéticas en el género sugeridas por Dodson (1962b:37) se traduciría en adaptaciones a especies de abejas del género *Euplusia* subsecuentemente a *Euglossa* y por último a *Eulaema*. Se relacionan en ese orden las especies *Clowesia thylaciochila* y *C. glaucoglossa*; *C. rosea* y finalmente, *C. warczewitzii*. Por lo que toca a *Clowesia russelliana* parece estar adaptada -lo que requiere más investigación- a dos abejas de géneros diferentes (vease cuadro 3) muy similares en tamaño. *Clowesia* sp. posee características que probablemente le permitan ser polinizada por abejas del género *Eulaema* o *Euplusia* o acaso ambas. Morfológicamente hablando, la serie filogenética considerada se basa en *Clowesia glaucoglossa* y *C. thylaciochila* como los tipos más simples. Habiendo aclarado la confusión entre la segunda y *Clowesia* sp., ésta tendría que ubicarse siguiendo ese criterio, como más simple que *Clowesia thylaciochila*. La razón obedecería al desarrollo de una notable corespondencia morfológica entre flor y polinizador en el binomio *Clowesia thylaciochila* - *Euplusia caerulescens* al parecer iniciado a partir de un ancestro similar a *Clowesia* sp. . Si eso fuese así y el polinizador de ésta resultara ser una abeja del género *Eulaema* se invertiría el orden en el esquema de adaptación a los polinizadores mencionados. Por otra parte, dada la unión *Clowesia glaucoglossa* - *Euplusia caerulescens*

así como las composiciones aromáticas similares de esta especie y *Clowesia thylacochila* es evidente que existe una relación estrecha entre las dos.

Clowesia warczewitzii muestra un mecanismo de polinización que no se conoce en otras orquídeas (Dressler, 1968a; Dodson, 1975) y el mayor número de polinizadores hallado para una especie del género (vease cuadro 3). Esta diferencia la hace aparecer como menos específica o sujeta a menor selección en cuanto a sus polinizadores que las demás especies. Dressler (1968ab), sugiere que este es el caso para plantas aisladas geográficamente en aquellas con las que se relacionan. Sin embargo, esto podría explicar también la distribución de la especie. La presencia de las tres especies de *Eulaema* no ha sido comprobada en toda la distribución de *Clowesia warczewitzii* y sería de gran interés saber si estas relaciones se establecen ampliamente de manera que las distribuciones de esta planta y sus polinizadores coincidan, teniendo en cuenta las causas que hayan influido en la distribución de las abejas mismas. Una de las posibilidades sería la intervención de sólo una de ellas en alguna o algunas regiones.

De gran interés es el estudio del número cromosómico en estas orquídeas. La determinación de este es todavía parcial y el estudio complementario se encuentra en proceso. La información pertinente (Jones y Daker, 1968) se refiere a sólo tres de las especies: *C. warczewitzii*, *C. russelliana* y *C. thylacochila* * , es-
* o acaso *Clowesia* sp.

tableciéndose para ellas el número $2n = 54$. Debe señalarse que éste constituye ya un carácter poliploide compartiendo el punto de vista de Jones y Daker sobre el género *Mormodes* con el número $2n = 54$. Bajo esta circunstancia, de existir el mismo número para todas las especies, el origen de *Clowesia* contemplaría un ancestro con un número básico mucho menor.

El estudio de hibridación preliminar aparece en la tabla III. Se incluyen el híbrido *Clowesia rosea* x *C. warczewitzii* y pruebas realizadas con la retrocruza [*Clowesia rosea*] x [*Clowesia rosea* x *C. warczewitzii*] . Dado que el estudio no es exhaustivo, la repetición de las pruebas para todos los casos es necesaria. Falta por realizarse las cruza *Clowesia russelliana* x *C. warczewitzii*, *C. warczewitzii* x *C. glaucoglossa* y *C. warczewitzii* x *C. thylaciocchila*.

La incompatibilidad resultante en las especies probadas, particularmente en *C. glaucoglossa* debe ser revisada minuciosamente ante la obtención de cápsulas en dos plantas mantenidas durante un año en el habitat de *C. thylaciocchila* que florecieron en semanas distintas y que por lo mismo no pudieron intercambiar polinios en forma natural.

B i o g e o g r a f í a

La distribución de *Clowesia warczewitzii* reviste interés por que se encuentra aparentemente desde el norte de Brazil hasta Costa Rica (Dressler, 1968a; Foldats, 1970; Dunsterville, 1974;

	C R	C T	C G	C RR	(C R)x(C W x C R)*	C S
C R	(a) (cc)	-	-	-	-	-
C T	-	(a) (cc)	1 2	0	-	1 0
C G	-	1 2	(a) (cc)	-	0	0
C RR	-	0		(a) (cc)	-	0 1
C S	-	0	-	0 1	-	(a) (cc)

TABLA III. Alogamia (a), compatibilidad cruzada (cc) e hibridación preliminar en el género *Clowesia*. C R = *C. rosea*, C T = *C. thyracocnila*, C G = *C. glaucoglossa*, C RR = *C. russelliana*, (C W x C R) = *C. warczewitzii* x *C. rosea** y (C W x C R) x (C R) = *C. warczewitzii* x *C. rosea* x *C. rosea*** . Los números separados por una diagonal indican las cápsulas formadas en el progenitor correspondiente. El número 0 indica la realización de la cruce sin resultados. El signo - , las cruces sin efectuar.

* *Clowesia* G. Dunn

** *Clowesia* Rebecca Northen

Couret, 1975; Dodson, 1975b; Pabst, 1975) y éste carácter la convertiría en la especie de *Clowesia* con más amplia distribución probada. Las áreas que habita están situadas en muchos casos a no más de 500 m de altitud¹ y principalmente ocupados por selva alta perennifolia. Otro aspecto es el de que esta especie parece estar asociada a elementos riparios dentro de este tipo de vegetación. Posibles excepciones son las observaciones de Ospina (1974) en la costa del Pacífico en Colombia y de Horich (1957 y com.pers.) en la costa de Chiapas, México. La semejanza que aquellos habitats tienen con los encontrados para *Clowesia rosea* en el declive occidental de la Sierra Madre del Sur no pueden pasar inadvertidos. Esta especie sólo se ha hallado en México en áreas ocupadas por el bosque mesófilo de montaña entre 700 y 1,400 m y fundamentalmente asociada a elementos de la vegetación próximos a ríos y cañadas y a poca altura sobre sus soportes². Asumiendo que el bosque mesófilo de montaña³ puede constituir en diversos sitios el límite altitudinal de la selva alta perennifolia en México (Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978) y que la selva mediana subcaducifolia posee en este caso, la de la vertiente del Pacífico, especies cálidas

- 1 Foldats (1970:109) incluye en las localidades de esta especie en Venezuela una con 1,000 m de altitud correspondiente al alto río Paraguaza.
- 2 Couret (1975) hace una observación parecida para *Clowesia warczewitzii* en el río Ventuari, Venezuela.
- 3 Conocido también como bosque caducifolio, Miranda y Hernández, 1963.

húmedas adaptadas a la sequía (Toledo, 1976:36), podría pensarse que *Clowesia rosea* derivara de un ancestro proveniente de la selva alta perennifolia. Asimismo, la presencia del bosque y de la especie en esos habitats daría lugar a pensar en una distribución relictual dada su localización fragmentada y protegida. Esta idea ha sido expresada por Miranda (1967) para explicar la presencia de algunos elementos de selva alta perennifolia en el bosque mesófilo de las barrancas calizas en la Cuenca del Balsas.

Otra de las especies que cabe analizar en relación con lo antes dicho es *Clowesia* sp. Su asociación con selvas medianas subcaducifolias es preponderante y su origen a partir de un ancestro de la selva alta perennifolia vuelve a ser factible. Un caso más parece constituirlo *Clowesia russelliana*, esta especie se encuentra en áreas cercanas a la costa y por lo tanto a bajas altitudes, pero también en áreas más alejadas que las especies anteriores y hasta 1,000 m de altitud. Si a esto se añade que el segundo hecho, significa adaptación a una mayor sequía, por lo menos en México, podemos tomar a cuenta este carácter para hablar de las dos especies restantes: *Clowesia thylaciochila* y *C. glaucoglossa*. Las dos se localizan en áreas menos cercanas a la costa que las demás, (véase fig 1 y cuadro 1), *C. thylaciochila* es la que más penetra y llega a presentarse en el límite de la selva baja caducifolia y el bosque de *Quercus* a 1,720 m. *Clowesia glaucoglossa*, ocupa hasta donde se conoce, una sola localidad muy rodeada por una distribución altitudinal de 900 - 1,300 m.

Resumiendo, se tendría a un grupo de especies asociadas con elementos de las selvas alta perennifolia, mediana subperennifolia y el bosque mesófilo de montaña (*C. warczewitzii*, *C. sp.* y *C. rosea*), una especie intermedia entre la selva mediana subperennifolia, la baja caducifolia y el bosque espinoso (*C. russelliana*) y un último grupo integrado por *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa* adaptado a la selva baja caducifolia. Dado este enfoque habrá que examinar el aspecto referente a las especies con más amplia distribución.

Con ese rasgo distintivo, podemos mencionar dos : *C. warczewitzii* y *C. russelliana*. Utilizando la teoría de área-edad propuesta por Willis (citado por Good, 1974) sin dejar de considerar los factores geográfico y climático, puede comprenderse que en ese resultado el factor tiempo juega un papel determinante. En este punto converge también el carácter de menor especificidad hacia polinizadores.

Si *Clowesia warczewitzii*, filogenéticamente hablando, constituye un estadio superior dentro del género, es difícil entender una distribución extensa al mismo tiempo que una especificidad menor por lo que respecta a su polinización, sobre todo si las especies que se suponen previas en la serie (Dodson, 1962b), la tienen. Por otra parte es posible que esta menor especificidad junto con su confinamiento temporal en lugares poco afectados por cambios ambientales explicara el mantenimiento de sus características morfológicas a través de una amplia área. Esto

sería una forma de visualizar cómo una especie sujeta a menor presión de selección que la que aroma y polinizadores específicos imponen normalmente podría sostener su identidad. La presencia de esta en cursos de ríos y regiones con selva alta perennifolia indicaría al menos en algunos casos, sitios protegidos lo que fundamentaría más esta idea. Es evidente que las características de las diferentes poblaciones y sus polinizadores deben analizarse así como las posibilidades de una distribución más septentrional.

Clowesia russelliana tiene una distribución conocida desde Nicaragua hasta México. Una cita no comprobada es la referida por Foldats (1970) y Dunsterville y Garay (1976) en el Norte de Venezuela, lo que podría acentuar el carácter discontinuo que también parece poseer en México.

Con respecto a la distribución conocida de las otras especies en México, ésta dista de ser completa. A pesar de ello puede decirse que a *Clowesia* sp. corresponde la más extensa. Esta observación estaría acorde con un arribo u origen temprano. Distribuidas en menor grado le siguen *C. thylacochila* y *C. rosea*. *Clowesia glaucoglossa* representa un endemismo muy localizado.

Partiendo de lo anterior, pueden hacerse ahora algunas consideraciones diferentes sobre la filogenia de *Clowesia*.

La distribución de *C. warczewitzii* y la explicación probable de esta, la relacionan con un origen sudamericano.

Clowesia russelliana es una entidad de difícil interpretación, pero podría situarse cerca del ancestro sudamericano como la anterior.

Clowesia rosea parece ser un fenómeno surgido en México de un ancestro de tierras bajas.

Clowesia thylacochila y *C. glaucoglossa* se circunscriben a la Cuenca del Balsas bajo condiciones que determinan una provincia florística muy peculiar con un número importante de endemismos y que se mantiene relacionada con la provincia Pacífica (Rzedowski, 1978). En esta última quedan incluidas *Clowesia* sp. y *C. russelliana*. Con ello en mente se propone un esquema filogenético que se dirige a *C. warczewitzii*, *C. russelliana* y *C.* sp. como tipos más antiguos que *C. rosea*, *C. thylacochila* y *C. glaucoglossa* sin que puedan establecerse aún con claridad sus interrelaciones con excepción de *Clowesia* sp. - *Clowesia thylacochila* - *Clowesia glaucoglossa*. Visto en otra forma, el problema se canalizaría hacia cuatro especies endémicas de México de las seis que integran al género. En su análisis sobre la relación entre especiación y diversidad de habitats en orquídeas, Sanford (1974:9) sugiere que "...higher percentages of endemism represent a dynamic interplay between earliness of migration into the area, greater number (and therefore diversity) of immigrants and greater selective pressure because of more varied habitats or more environmental changes ...". Puesto que el 83.33% de las especies de *Clowesia* se ha encontrado en México, las características fisiográficas de este país y

sus eventos históricos parecen ilustrar esta sugerencia. En relación con lo anterior se hallan, la distribución neotropical de los polinizadores y el carácter, en la mayor parte de los casos, centroamericano - mexicano (Kimsey, com.pers.) que estos poseen.

CONCLUSIONES

1. Existe especificidad en la polinización del género *Clowesia* aunque manifiesta en forma variable. Comprende extremos como *C. warczewitzii* polinizada por tres especies de *Eulaema* y *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa* polinizadas por una sola especie de *Euplusia*. Los dos últimos casos ejemplifican relaciones marcadamente específicas.
2. La composición particular del aroma de las especies de *Clowesia* es un carácter privativo de cada una de estas. Algunas de los componentes resultan compartidos e incluso constituyen los elementos de atracción primaria para dos de las especies, tal como puede constatarse para *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa*.
3. Los mecanismos de aislamiento operantes en el género son variados y conspicuos pero no se aplican en su totalidad a las especies. Ofrecen información sobre los procesos de especiación ocurridos.
4. La información sobre eficiencia de la polinización de dos de las especies constituye una base de comparación importante para estudios futuros en este u otros géneros afines.
5. El análisis de los mecanismos de polinización es todavía general. Las observaciones de períodos de visita, mayor o menor atracción ejercida por componentes y morfología floral, son susceptibles de análisis aún más exactos.

6. La distribución de las especies de *Clowesia* no puede considerarse estudiada en su totalidad. La selva baja en el sur del Estado de Puebla y las porciones occidentales de Nayarit y Sinaloa son regiones de ocurrencia probable.
7. La distribución de los polinizadores de este género dista de ser completa, pero a través de lo que se sabe de ella, puede observarse un patrón netamente neotropical. Más observaciones en el campo podrían probar relaciones entre estas y otras orquídeas.
8. Consideradas las características morfológicas, ecológicas y distribucionales del género *Clowesia* y las ecológicas y distribucionales de sus polinizadores, es factible sugerir un centro de origen situado en Sudamérica y un centro secundario de diversificación en México.
9. Ante aspectos ya mencionados que requieren estudio complementario y la incidencia de factores como el climático y el humano que repercuten en el desarrollo y floración de las plantas, el estudio ecológico de la polinización en este género no puede considerarse concluido sino apenas iniciado.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea reconocer ampliamente la dirección y útiles consejos del M. en C. Sergio Guevara en la consecución de este trabajo. En la misma forma, la ayuda desinteresada de los Dres. Calaway H. Dodson, y Robert L. Dressler a través de discusión, sugerencias e información y la del Dr. Carlyle Luer y esposa por su hospitalidad. La ayuda sincera de la Dra. Lynn S. Kim sey referente a la información específica sobre *Euglossini*. La no menos apreciable ayuda del Dr. Ralph T. Holman y esposa; M. en C. Wayne H. Heimermann y del personal de Hormel Institute de la Universidad de Minnesota, en particular la del Dr. Eldon Hill El estímulo y ayuda en muchas formas constante del Ing. Eric Hagsater. Las valiosas aportaciones del Sr. Clarence Kl. Horich, Dr. Salvador Rosillo de Velasco, Dra. Margaret Siri y Dr. Jiri Haager. La amistosa guía y el estímulo del Sr. Ed. Greenwood. La invaluable ayuda en el campo de la Sra. Quintina Rodríguez, de los Sres. Gumaro García y Rutilo R., Sres. Jorge y Gloria García, Jovenes Jorge y Eduardo García. Sr. Manuel Bonilla y Biol. Gustavo Aguirre León. La gentileza y el préstamo de especímenes cultivados y/o colectados de los Sres. Lamas, Sres. Castaño, del Sr. José Pastrana y de los Jovenes Ariel Valencia y Jorge del Río. De manera muy especial la ayuda de la Biol. Rebecca T. Northen quien hiciera posible la complementación cromatográfica de este estudio bajo la dirección del Dr. Ralph T. Holman. La paciente ayuda de la Biol. Nelly Diego en la identificación de muchas plantas colectadas. El estímulo y apoyo en tiempo y bajo circunstancias especiales gentilmente otorgados durante el desarrollo final de este trabajo por el Dr. Arturo Gómez-Pompa. La discusión sobre aspectos de la biología de *Palmae* sostenida con el M. en C. Hermilo Quero. La buena disposición y revisión final crítica del manuscrito por el Dr. Alfredo Barrera, M. en C. Víctor Toledo, M. en C. Sergio Guevara, M. en C. Patricia Moreno, Biol. Alfonso Delgado e Ing. Eric Hagsater. La amable ayuda bibliográfica de los Sres. Armando Butanda, Ana María León de Palacios y Lic. Miguel Palacios. Finalmente, mi agradecimiento no menos sincero a todas las personas que en alguna forma intervinieron en la realización de este estudio.

BIBLIOGRAFIA

- DARWIN, C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects. J. Murray. Londres.
- BAKER, H.G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. Science 139:877-883.
- COURET, P. 1975. Catasetums of Venezuela. In: Proceedings of the 8th. World Orchid Conference. Deutsche Orchideen-Gesellschaft. Karlheinz Senghas. Ed. Palmengarten. Frankfurt. p.p. 181-186.
- DETENAL. Dirección de Estudios del Territorio Nacional. 1970. Cartas de Climas 13 Q-III, 13Q-IV, 13Q-V, 13Q-VIII, 14Q-V, 14Q-VII, 14Q-VIII, 15Q-VII. Secretaría de la Presidencia. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- DODSON, C.H. 1962a. The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America. Am.Orchid Soc. Bull. 31:525-534; 641-649; 731-735.
- _____ 1962b. Pollination and variation in the subtribe Catasetinae (Orchidaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 49: 35-56.
- _____ 1966. Ethology of some bees of the tribe Euglossini (Hymenoptera : Apidae) J. Kansas Ent. Soc. 39: 607-629.
- _____ 1975a. Coevolution of orchids and bees. In: L.E. Gilbert y P.H. Raven, eds. Coevolution of Animals and plants. University of Texas Press. Austin, Texas. pp. 91-99.
- _____ 1975b. *Dressleria* and *Clowesia*: a new genus and an old one revived in the Catasetinae (Orchidaceae). Selbyana. 1: 130-137.
- DODSON, C.H. y G.P. FRYMIRE. 1961. Natural pollination of orchids. Mo. Bot. Gard. Bull. 49:133-152.
- DODSON, C.H. y H.G. HILLS. 1966. Gas chromatography of orchid fragrances. Amer. Orchid Soc. Bull. 35: 720-725.
- DODSON, C.H., R.L. DRESSLER, H.G. HILLS, R.M. ADAMS y N.H. WILLIAMS. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. Science. 164: 1243-1249.

- DRESSLER, R.L. 1968a. Observation on orchids and Euglossine bees in Panama and Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 15: 143-183.
- _____ 1968b. Pollination by Euglossine bees. *Evolution.* 22: 202-210.
- DUNSTERVILLE, G.C.K. y L.GARAY. 1965. Venezuela Orchids Illustrated. vol. III; vol IV (1966). André Deutsch Limited. Holanda.
- EVOY, W.H. y B.P. JONES. 1971. Motor patterns of male euglossine bees evoked by floral fragrances. *Anim. Behav.* 19: 583-588.
- FAEGRI, K. y L. VAN DER PIJL. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Nueva York.
- FOLDATS, E. 1970. Orchidaceae. Flora de Venezuela. Instituto Botánico. Dirección de Recursos Naturales Renovables. vol. 15, 4a. parte. Caracas, Venezuela
- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Segunda Edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- GOMEZ-POMPA, A. 1965. La vegetación de México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 29: 76-120.
- GONZALEZ, T.R. 1976. Relación preliminar de orquídeas jaliscienses. *Orquídea.* 5(11): 329-349.
- GOOD, R. 1974. The geography of the flowering plants. Cuarta edición. Longman. Londres. 557 pp.
- GRANT, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution.* 3: 82-97.
- GREGG, K.B. 1975. The effect of light intensity on sex expression in species of *Cynoches* and *Catasetum*. *Selbyana.* 1: 101-113.
- HALFFTER, G. 1965. Algunas ideas acerca de la Zoogeografía de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 26: 1-16.
- HILLS, H.G., H.H. WILLIAMS y C.H. DODSON. 1968. Identification of some orchids fragrance components. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 37: 967-971.
- _____ 1972. Floral fragrances and isolating mechanisms in the genus *Catasetum* (Or-

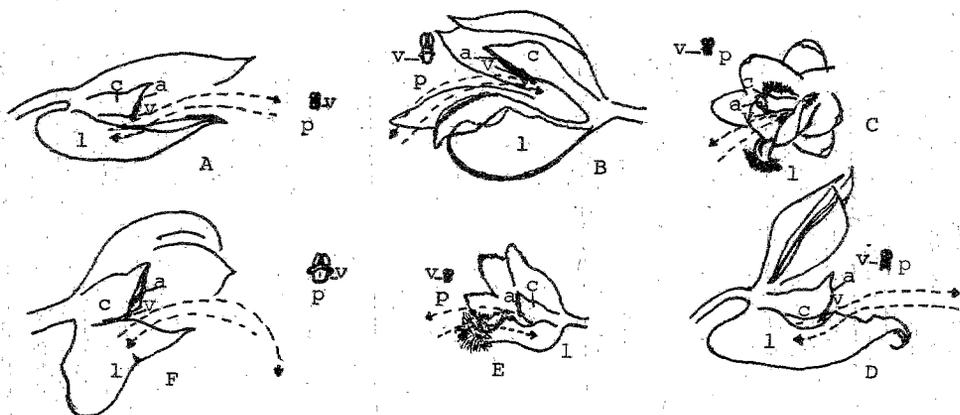
chidaceae). *Biotropica*. 4(2): 61-76.

- HOLMAN, R.T. y W.H. HEIMERMANN. 1973. Identification of components of orchid fragrances by gas chromatography-Mass spectrometry. *Amer.Orchid Soc. Bull.* 42: 678-682.
- HORICH, C.Kl. 1957. Jungle ramblings in Chiapas, Mexico. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 26: 607-614.
- JANZEN, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plantas. *Science*. 171: 203-205.
- JONES, K.Y. y M.G. DAKER. 1968. The chromosomes of orchids. III *Catasetinae* Schltr. *Kew Bull.* 22: 421-427.
- MAC DOUGALL, T. 1949. *Catasetum thylaciochilum* & *Catasetum russellianum*. *Amer. Orchid. Soc. Bull.* 13: 107-109.
- MANSFELD, R. 1932. Die Gattung *Catasetum* L.C. Rich. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*. vol.XXX: 257-275; vol.XXXI: 99-125.
- MIRANDA, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México-V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del Río de las Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 7: 95-115.
- _____ 1975. La vegetación de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado. Primera parte. Segunda Edición. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- MIRANDA, F. y E. HERNANDEZ-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28: 29-179.
- OSPINA, H.M. 1974. Orquídeas y Ecología en Colombia. In: *Anales de la séptima Conferencia Mundial de Orquideología. Asociación Colombiana de orquideología. Medellín, Colombia.* pp. 27-45.
- PABST, G. F. y F. DUNGS. 1975. *Orchidaceae Brasilienses*. vol. II. Bracke-Verlag. Hildesheim, Alemania.
- RZEDOWSKI, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 27: 52-65.
- _____ 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 29: 121-177.

- _____ 1967. Nota sobre *Sabal pumos* (Palmae). An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex. 14: 19-24.
- _____ 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 432 pp.
- RZEDOWSKI, J. y R. McVAUGH. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contr. Herb. Univ. Mich. 9 (1): 1-123.
- ROSILLO DE VELASCO, S. 1977. *Clowesia russelliana*. Boletín de la Asociación de Orquideología de Guadalajara. No. 19. Guadalajara, Jal.
- SANFORD, W.W. 1974. The ecology of orchids. In: The Orchids, scientific studies. Ed. Carl L. Withner. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York. pp. 1-100.
- TOLEDO, V.M. 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación cálida y húmeda de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- VAN DER PIJL, L. y C.H. DODSON. 1966. Orchid flowers, their pollination and evolution. University of Miami Press. Coral Gables, Florida.
- WILLIAMS, L.O. 1951. The Orchidaceae of Mexico. Ceiba. 2:1-321.

APENDICE A

Mecanismos de polinización en el género *Clowesia*



A. *Clowesia thylactochila*, B. *Clowesia russelliana*, C. *Clowesia warczewitzii*, D. *Clowesia* sp., E. *Clowesia rosea*, F. *Clowesia glaucoglossa*; a= antera, c= columna, v= viscidio, p= polinario, l= labelo. Las flechas indican los movimientos de entrada y salida del agente o agentes polinizadores.

APENDICE B

Mecanismos de aislamiento* en el género *Clowesia*

ESPECIE	<i>C. thylacochila</i>	<i>C. graucoglossa</i>	<i>C. russelliana</i>	<i>C. rosea</i>	<i>C. warzewitzii</i>	<i>C. sp.</i>
<i>C. thylacochila</i>		M, G	M, G, E	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	G, E
<i>C. graucoglossa</i>	M, G		M, G, E, S	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	M, G, E
<i>C. russelliana</i>	M, G, E	M, G, E, S		M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	M, G, E, S
<i>C. rosea</i>	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S		M, G, E, C, S	M, G, E, C, S
<i>C. warzewitzii</i>	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S		M, G, E, C, S
<i>C. sp.</i>	G, E	M, G, E	M, G, E, S	M, G, E, C, S	M, G, E, C, S	

CLAVE: M= mecánico, G= geográfico, E= etiológico
C= ecológico, S= estacional

* según Grant (1949).

APENDICE C

Lista de algunas plantas colectadas en varias localidades de estudio.

I Plantas colectadas en La Joya, Mor. 1,450 msnm.

Especie	Familia
<i>Brahea dulcis</i>	Palmae
<i>Bursera morelensis</i>	Burseraceae
<i>Exogonium bracteatum</i>	Convolvulaceae
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculariaceae
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	Leguminosae
<i>Mastichodendron capiri</i> var. <i>tempisque</i>	Sapotaceae
<i>Oncidium cebolleta</i>	Orchidaceae
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Bombacaceae
<i>Tillandsia caput-mesusae</i>	Bromeliaceae
<i>Vitex mollis</i>	Verbenaceae

II Plantas colectadas en El Cangrejo, Mich. 1,100 msnm.

Especie	Familia
<i>Acacia farnesiana</i>	Leguminosae
<i>Cattleya aurantiaca</i>	Orchidaceae
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae
<i>Cyrtopodium punctatum</i>	Orchidaceae
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Leguminosae
<i>Episcia punctata</i>	Gesneriaceae
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculariaceae
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	Leguminosae
<i>Oncidium cebolleta</i>	Orchidaceae
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Bombacaceae
<i>Quercus macrophylla</i>	Fagaceae
<i>Sabal pumos</i>	Palmae

III Plantas colectadas en Ixtapa, Gro. 100 msnm.

Especie	Familia
<i>Amphipterygium adstringens</i>	Julianiaceae
<i>Anthurium</i> sp.	Araceae
<i>Bilbergia</i> aff. <i>viridiflora</i>	Bromeliaceae
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae
<i>Ficus</i> spp.	Moraceae
<i>Hura polyandra</i>	Euphorbiaceae
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	Leguminosae
<i>Pileus mexicanus</i>	Caricaceae
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae

IV Plantas colectadas en Nejapa, Oax. 600 msnm.

Especie	Familia
<i>Acacia farnesiana</i>	Leguminosae
<i>Ceiba parvifolia</i>	Bombacaceae
<i>Pithecellobium dulce</i>	Leguminosae
<i>Prosopis laevigata</i>	Leguminosae
<i>Opuntia</i> sp.	Cactaceae

V Plantas colectadas en Río Jalatango, Oax. 1,420 msnm.

Especie	Familia
<i>Anthurium</i> sp.	Araceae
<i>Apeiba membranacea</i>	Tiliaceae
<i>Brachytubis lindeniana</i>	Leguminosae
<i>Calliandra houstoniana</i>	Leguminosae
<i>Cuitlauzinia pendula</i>	Orchidaceae
<i>Encyclia chondylobulbon</i>	Orchidaceae
<i>Encyclia lancifolia</i>	Orchidaceae
<i>Epidendrum parkinsonianum</i>	Orchidaceae
<i>Epidendrum clowesii</i>	Orchidaceae
<i>Gongora</i> sp.	Orchidaceae
<i>Laelia albida</i>	Orchidaceae
<i>Miconia laevigata</i>	Melastomataceae
<i>Mormodes</i>	Orchidaceae
<i>Oreopanax xalapensis</i>	Araliaceae
<i>Oreopanax</i> aff. <i>peltatus</i>	Araliaceae
<i>Quercus peduncularis</i>	Fagaceae
<i>Quercus</i> sp.	Fagaceae
<i>Saurauia reticulata</i>	Dilleniaceae

VI. Plantas colectadas en El Chorreadero, Chis. 720 msnm.

Especie	Familia
<i>Brassavola cucullata</i>	Orchidaceae
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae
<i>Bucida macrostachya</i>	Combretaceae
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae
<i>Cedrela salvadorensis</i>	Meliaceae
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Moraceae
<i>Cupania belizensis</i>	Sapindaceae
<i>Erythrina mexicana</i>	Leguminosae
<i>Ficus cooki</i>	Moraceae
<i>Laelia rubescens</i>	Orchidaceae
<i>Leucaena diversifolia</i>	Leguminosae
<i>Mastichodendron capiri</i>	
var. <i>tempisque</i>	Sapotaceae
<i>Oncidium cebolleta</i>	Orchidaceae
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Bombacaceae