

Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae)*

por

Jorge Mora Urpí** y Emilia María Solís***

(Recibido para su publicación el 12 de diciembre de 1979)

Abstract: A study on pollination of the pejobaye palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.) was carried out in Costa Rica at two localities with different ecological conditions (San Isidro de El General and Guápiles) during two flowering seasons (1976-1977 and 1977-1978). In San Isidro de El General the flowering peak comes in February during the dry season and in Guápiles it takes place in July under steady rains. These climatic differences alter to a certain degree the importance of insect and wind pollination as described below.

This monoecious palm bears both pistillate and staminate flowers in the same inflorescence. It has a pollination cycle of three days. Female anthesis coincides with the opening of the bract at approximately 5:30 p.m. on the first day of the cycle. These pistillate flowers retain some degree of fertility up to when male anthesis occurs 24 hours later. This completes the second day of the cycle. Some of the pollen released at the time of male anthesis remains on the rachillae of the inflorescence until the following morning, i.e., the third day of the cycle, when it is sufficiently dried to be carried away by the wind. There are three agents responsible for pollination in pejobaye: insects, wind and gravity.

Pollination by the curculionid *Derelomus palmarum* Champ. is the most important. These insects arrive at a freshly opened inflorescence carrying pollen from one more mature that is undergoing male anthesis. Several aspects of insect pollination indicate a certain degree of specialized coevolution between *Derelomus* and *Bactris*. Wind as a pollination agent is less effective, however, because of the random distribution of the pollen and its rapidly diminishing concentration within a short distance. Wind is essentially the only agent which transmits the pollen present on the rachillae on the morning of the third day of the cycle. Both of these types of pollination favor exogamy, but some geitonogamy will also occur.

Pollination by gravity takes place during male anthesis on the second day, favoring endogamy. Its effectiveness however, is greatly reduced by two factors: one, the prior exposure of the female flowers to pollen from insects and wind and, second, to the presence of a genetic self incompatibility system.

The chromosome number ($2n=28$) and the germination of pollen on a 5% glucose solution are reported.

* Estudio auspiciado por el programa cooperativo de investigación en pejobaye: Asociación Bananera Nacional, Ministerio de Agricultura y Ganadería y Universidad de Costa Rica (ASBANA-MAG-UCR).

** Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

*** Centro Universitario de San Isidro de El General, Universidad Nacional, San Isidro de El General.

El pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.) es un cultivo que tuvo gran importancia como alimento en varias civilizaciones precolombinas del trópico húmedo americano (Patiño, 1958), época en que su distribución geográfica se extendía por un inmenso territorio que abarcaba aproximadamente desde el paralelo 15° N hasta el 17° S o sea, desde Honduras en Centro América (Stone, 1951) hasta el Chapare en Bolivia (Antezana, 1972) excluyéndose de esta área probablemente las regiones secas, pantanosas, praderas y alturas mayores de 1.000 m. El aprecio por esta especie decayó paulatinamente a partir de la conquista, hasta el punto de llegar a encontrarse en vía de extinción en algunos países. Felizmente el reconocimiento actual de su potencial económico está provocando su resurgimiento (Popenoe y Jiménez, 1921; Seibert, 1950; Patiño, 1958; Johannssen, 1967; Camacho, 1972; National Academy of Sciences, 1975; Mora-Urpí, 1979). Sin embargo, es ésta una planta casi desconocida biológica y agronómicamente. El presente estudio sobre su polinización natural representa así un paso hacia la mejor comprensión de su biología.

Sobre polinización en *Bactris* existen varias referencias. Entre las más importantes se encuentra el trabajo de Barbosa-Rodríguez (1903a) hecho en el Jardín Botánico de Río de Janeiro sobre *Guilielma speciosa* Mart. (= *Bactris gasipaes* H.B.K.), *B. caryotaefolia* Mart., *B. conciuna* Mart. y *B. setosa* Mart. El ciclo de floración lo describió —como se resume a continuación— basado en el comportamiento de dos inflorescencias producidas con un año de diferencia (mes de diciembre en ambos casos):

Apertura de la bráctea 6:00 a.m. Hubo un fuerte olor agradable.

Antesis femenina (Sin datos). Indica que hubo producción de néctar por el estigma.

Antesis masculina 6:00 p.m. Diagnosticada por la presencia de gran número de abejas y abscisión de las flores estaminadas.

Además corroboró la observación de Martius (citado por Barbosa-Rodríguez, 1903a) de que hay un aumento de la temperatura antes de abrirse la espata y encontró que recogiendo —al caer— después de su antesis un poco de flores masculinas en una cápsula, éstas elevaron su temperatura sobre aquella del ambiente unos 13,5 C. También indica que las flores femeninas fecundadas cambiaron su color blanco o marfil por uno verduzco.

En *B. caryotaefolia* recogió los datos de dos inflorescencias que se desarrollaron a un mismo tiempo en dos estípites diferentes. Sus ciclos de floración fueron los siguientes:

Inflorescencia	Nº 1	Nº 2
Apertura de la bráctea	5:45 a.m.	8:45 a.m.
Antesis femenina (no especificada por el autor)	6:45 a.m. Estigmas exsudaron néctar. Abejas y dípteros visitaron la inflorescencia.	4:45 p.m. (Idem) (sin datos)

	Los pétalos se abrieron y aparecieron las anteras.	Flores masculinas cerradas.
	Empezó a subir la temperatura hasta 34 C.	(sin datos)
Antesis masculina	9:45 a.m. del mismo día.	6:00 a.m. del siguiente día.
	Los estambres se curvaron tocando el estigma (?) y liberaron el polen.	Se abieron las flores masculinas. Abejas y dípteros visitaron la inflorescencia.
	La temperatura empezó a descender.	Se elevó la temperatura hasta 32 C. Se liberó el polen.
Abscisión de las flores estaminadas	2:45 p.m. La temperatura descendió al nivel de la temperatura ambiente.	7:30 p.m. Descendió la temperatura a 29 C.

Sobre *B. concinna* y *B. setosa* indica que "dan lugar a los mismos fenómenos" (que en *B. caryotaefolia*).

En los casos descritos, Barbosa-Rodríguez no discute sobre los agentes polinizadores pero parece aceptar que ambos, el viento y las abejas, llevan a cabo esta función.

Rodríguez-Lima (1955), quien realizó su trabajo en Belém (Brasil), describe el proceso de polinización en *B. gasipaes* como un ciclo de dos días:

Primer día:	Aumento considerable de la temperatura interna de la bráctea previo a su apertura.	
Apertura de la bráctea	4:00 a 6:00 p.m.	
Antesis femenina	Fértil desde el momento de apertura de la bráctea. Estigma túrgido y húmedo.	
Segundo día:		
Antesis masculina	5:00 p.m. Abscisión de las flores estaminadas. La polinización es llevada a cabo por insectos (<i>Trigona ruficus</i> y quizá coleópteros) o por el viento. Los estigmas se tornan oscuros, de fertilidad posiblemente reducida.	

Polinizaciones controladas llevadas a cabo por ese autor mostraron una mayor fertilidad de las flores femeninas durante el primer día del ciclo. Por su parte, Knuth en 1904 (citado por Essig, 1971) considera que la polinización en varias especies de *Bactris* es llevada a cabo por el viento. Essig (1971) trabajó en Costa Rica con dos especies de *Bactris* —*B. major* y *B. guinensis*— y describe el siguiente ciclo de floración (igual para ambas especies) que abarca dos días:

Primer día:

Apertura de la bráctea 4:30 p.m. a 5:30 p.m.

Antesis femenina 6:30 p.m. a 7:00 p.m.

Estigmas totalmente abiertos y ligeramente gelatinosos.
 Muchos coleópteros presentes, así como abejas y moscas,
 activas a través de la noche.
 No hay néctar.

Segundo día:

Por la mañana los estigmas están ya marchitos y de color
 castaño.

Antesis masculina 4:15 p.m. a 4:30 p.m.

Abscisión de las 6:30 p.m.

flores masculinas Coleópteros y moscas abandonan la inflorescencia.

Este autor considera que en estas especies —de porte pequeño y que crecen bajo condiciones ecológicas de bosque— el viento no juega ningún papel importante en la polinización; en tanto que ésta probablemente se lleva a cabo por los curculiónidos y nitidúlidos que son atraídos por el olor característico de las flores masculinas. Basado en las diferencias de hora de las antesis femenina y masculina de una misma inflorescencia, dicho autor cree que las especies de *Bactris* estudiadas por él son alógamas. Su trabajo lo realizó bajo condiciones de bosque natural.

El estudio que aquí se expone sobre pejibaye, fue llevado a cabo bajo condiciones de cultivo. Es conveniente tener presente que aún no se conoce con certeza si el pejibaye crece en forma silvestre en algún lugar de Centro o Sudamérica y por lo tanto, también se desconoce su ambiente y comportamiento salvaje. Ha sido descrito bajo diversos nombres (*B. gasipaes* H.B.K.; *G. speciosa* Martius; *G. insignis* Martius; *G. utilis* Oersted; *B. mattogrossensis* Barb.-Rodr.; *B. microcarpa* Huber; *G. macana* Mart.; *G. caribae* [Karst] H. Wendl.; *G. chontadura* Triana) cuya validez como especies diferentes es debatible, siendo posible que algunos nombres sean sinónimos y otros correspondan a razas geográficas de una o más especies. Este problema es motivo de otro estudio citológico y genético que está en progreso. Lo que sí resulta evidente es que la distribución geográfica del pejibaye cultivado marca en gran medida las rutas de migración y comercio precolombinos (Bates, 1962; Barbosa-Rodríguez, 1903b; Stone, 1951) y desde este punto de vista constituye un interesante tema de investigación etnobotánica.

La información sobre las características de esta planta puede obtenerse de las descripciones de los autores mencionados. Aquí se hará resaltar únicamente algunas que tienen relación aparente con el tema tratado y obtenidas directamente por los autores de este artículo, si no es especificado de otra manera.

MATERIAL Y METODOS

Localidades: Las observaciones se realizaron a través de dos períodos de floración, correspondientes a los años 1976–77 y 1977–78 en dos localidades ecológicamente muy diferentes. Una de ellas fue la “Estación Experimental de Los

Diamantes” perteneciente al Ministerio de Agricultura y Ganadería, en Guápiles, vertiente atlántica de Costa Rica con una latitud de 10° 13'N. Guápiles se encuentra a una altura de 280 m, con una temperatura promedio de 25,1 C, y recibió una precipitación promedio durante los últimos cinco años –1974 a 1978– de 4.392 mm. No tiene una estación seca bien marcada aunque si hay una considerable reducción de las lluvias de enero a marzo. La otra localidad fue la finca “El Jorón”, situada en San Isidro de El General sobre la vertiente del Pacífico, a una latitud de 9° 22'N y perteneciente al Instituto de Tierras y Colonización, a 690 m de altura. La temperatura promedio es de 25,5 C y recibió una precipitación promedio de 1.942 mm durante los últimos tres años, 1976–1978. En esta zona sí se presenta una época seca muy marcada de aproximadamente cuatro meses (diciembre a marzo). La floración del pejobaye coincide aquí con la época seca, en tanto que en Guápiles ocurre en época lluviosa. En San Isidro hay viento durante la época de floración, en Guápiles casi no lo hay.

En ambas localidades la floración se inicia tarde en el mes de noviembre o temprano en diciembre. Sin embargo, a partir de entonces el curso del período de floración varía grandemente entre ambas zonas. En Guápiles se prolonga hasta el mes de agosto, mostrando una leve interrupción que generalmente se presenta en los meses de abril y mayo y el pico de la floración ocurre en julio. En San Isidro se extiende únicamente hasta mayo y el máximo de su floración se presenta en febrero. No muestra floración alguna en julio (Fig. 1). Estas fechas muestran diferencias en los distintos años.

Métodos: 1. Los cromosomas fueron teñidos con carmín acético, después de haber sido fijados en una solución compuesta por 3 alcohol etílico: 1 ácido acético (Carnoy 3:1).

2. Los granos de polen se hicieron germinar en placas de petri con papel de filtro humedecido con soluciones de glucosa y sacarosa, en concentraciones desde el 1% hasta el 20% con variaciones de 1% .

3. Se hicieron polinizaciones cruzadas controladas al momento de la apertura de la bráctea (aprox. 5:30 p.m.), a la mañana siguiente (aprox. 8:00 a.m.) y por la tarde de ese segundo día (aprox. 5:30 p.m.); como también autopolinizaciones controladas al momento de apertura de la bráctea y 24 horas después (aprox. 5:30 p.m. del primero y segundo días de la floración).

4. El polen para las labores anteriores se obtuvo en el laboratorio, separando las inflorescencias de los estípites antes de su apertura y colocando inmediatamente sus ráquis en agua. El ciclo de floración continuó normalmente en el laboratorio hasta su conclusión.

5. Las concentraciones de granos de polen en el aire dentro de la plantación se midieron colocando dos portaobjetos de tamaño estándar –75x15 mm– humedecidos con glicerina en el extremo de varas de 3,5 m de altura distribuidas al azar. Los portaobjetos fueron colectados a intervalos de 30 minutos entre las 5:00 a.m. y las 7:00 p.m. y el polen fue teñido con carmín acético para su conteaje.

6. Para determinar la distancia a que el polen era acarreado por el viento fuera de la plantación, se colocaron las varas con los portaobjetos –como se describió anteriormente– a intervalos de dos metros alejándose del límite de la plantación en el sentido en que corría el viento.

7. Los insectos que visitaron las inflorescencias fueron colectados en varias ocasiones en ambas localidades.

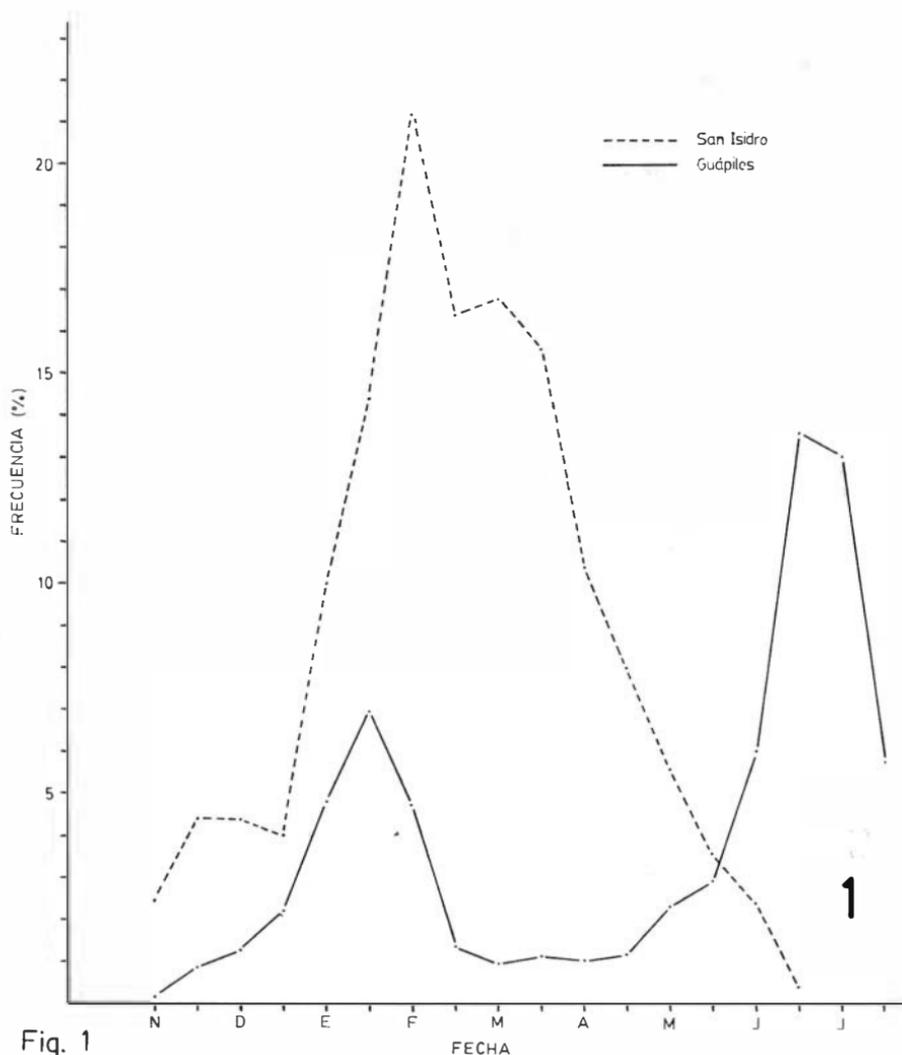


Fig. 1. Distribución de la floración durante el período 1977-78 en Guápiles y San Isidro de El General.

RESULTADOS Y DISCUSION

Es conveniente tener presente algunos aspectos del comportamiento del peji-baye que pueden tener relación con la polinización.

Observando el comportamiento de sus cepas bajo condiciones de cultivo, se puede pensar que en estado silvestre estarían constituidas por un alto número de estípites —6 a 12 o más— ya que genéticamente la cepa tiene capacidad para multiplicarse asexualmente casi indefinidamente. Su limitación está dada fundamentalmente por la disponibilidad de la luz durante el crecimiento de los hijos bajo condiciones de bosque. También bajo cultivo, las plantas florecen al año y medio o dos después del trasplante, cuando sólo tienen 3 o 4 metros de altura. Pero bajo

condiciones semejantes a las selváticas tarda de 4 a 7 años, cuando tienen una altura considerable —6 a 10 metros— pudiendo competir efectivamente por la luz, llegando a sobrepasar eventualmente los 25 metros. Bajo condiciones silvestres, es posible que crezcan asociadas con árboles con quienes tienen que competir por luz y por lo tanto deben de alcanzar una altura considerable antes de florecer, lo cual retrasaría la floración varios años. Otro aspecto relacionado con la polinización es la densidad en que se encuentran las cepas asociadas en el bosque. Este factor es más difícil de predecir, pero su densidad por área debe ser baja.

En lo referente a la inflorescencia, ésta no ha sido realmente estudiada morfológicamente. Es una estructura cubierta por una bráctea, con una rama de primer orden o raquis del cual parten ramas secundarias o raquillas. Superficialmente podría considerarse un racimo de espigas, aunque Tomlinson y Moore (1968) y Uhl (1969) consideran que es posible que la unidad elemental de las inflorescencias de las palmeras —triada formada por una flor femenina y dos masculinas— sea un cincino. Por lo tanto, el término de “espiga” que se utilizará aquí para denominar las raquillas que portan las flores no es necesariamente correcto y sólo se usa por conveniencia. La inflorescencia consta de numerosas espigas, que poseen flores unisexuales de ambos sexos. Las flores pistiladas son pocas y se encuentran intercaladas entre numerosas flores estaminadas, variando su proporción por causas ecológicas y genéticas con la espiga, la inflorescencia, el estípote y la cepa. Una de las inflorescencias estudiadas de gran tamaño tenía 86 espigas con 811 flores pistiladas y 40.875 flores estaminadas mientras que las más pequeñas sólo poseían flores masculinas. Ocasionalmente se encontraron plantas que poseían flores hermafroditas funcionales, en sustitución de las femeninas. Normalmente las flores acompañantes —vecinas de las femeninas— eran estériles y mal diferenciadas (intersexuales), obviamente afectadas por la fisiología de las flores vecinas interfiriendo con la diferenciación de flores que genéticamente debían ser masculinas.

La flor pistilada es tricarpelar, sincárpica, unilocular y tiene una morfología interesante desde el punto de vista de diagnóstico sobre polinización. Es sécil, no tiene estilo, el estigma está formado por la unión incompleta de los ápices de los carpelos, quedando un canal comunicador con el lóculo. Estas características morfológicas del gineceo, a las que hay que agregar la producción de olor para la atracción de insectos por las flores masculinas, parecen propiciar la polinización entomófila. Por otra parte, las flores pistiladas sobresalen sobre las flores estaminadas por su mayor tamaño y presentan un estigma expuesto ya que la corola no alcanza a cubrir el ovario, lo cual, sumado al gran número de flores masculinas presentes en una inflorescencia parecen favorecer la polinización anemófila, a lo cual hay que agregar la posición prominente de la inflorescencia en el estípote...

La germinación artificial del polen se indujo con facilidad sobre papel de filtro humedecido con una solución de glucosa al 5%, en un tiempo promedio de una hora y 45 minutos.

La meiosis en la microsporogénesis se presentó normal, habiéndose encontrado que esta especie posee 14 bivalentes ($2n=28$). Sus cromosomas durante los primeros estados de meiosis son muy largos y claros para su estudio durante paquinema, semejándose a aquellos del maíz en esta misma fase.

La bráctea que envuelve la inflorescencia por su parte, al abrirse se constituye en un paraguas protector y provee un ambiente favorable para algunos insectos que visitan sus flores. Al quedar expuesta la inflorescencia y pasar la mano sobre sus espigas dio la sensación de estar cubierta con polen. Esta impresión fue en realidad debida a la presencia de gran cantidad de tricomas modificados que sueltos se asemejan a los granos de polen (éste aún no había sido liberado). Asimismo, produ-

jo un fuerte olor distinguible por el olfato humano desde aproximadamente 10 m de distancia, que desapareció 24 horas más tarde. Este olor es producido por pequeñas glándulas situadas en los pétalos de las flores masculinas observadas por Eugenia M. Flores (comunicación personal) de la Universidad de Costa Rica. No hubo producción de néctar difiriendo de lo reportado por Barbosa-Rodríguez (1903a). Pevio a la apertura de la bráctea hubo un aumento considerable de su temperatura interior que probablemente —entre otras posibles funciones— induce mayor producción y expansión de gases (CO_2) que conduce a una “explosión” de la bráctea que ocasionalmente puede oirse desde 10 m o más de distancia, pero que más corrientemente se produce con poco ruido en forma progresiva pero rápida a lo largo de la línea de sutura. Schreider (1978) sugirió que la fluctuación de la temperatura de la inflorescencia podría proveer una indicación del período de liberación del polen o de la receptividad estigmática como un método útil en las investigaciones genéticas y de mejoramiento, pero como se verá posteriormente hay maneras más prácticas de hacerlo.

Los eventos de la floración del pejibaye abarcaron un período de tres días (Cuadro 1, Fig. 2). Los aspectos más relevantes de ese ciclo fueron los siguientes:

Apertura de las brácteas: Las brácteas se abren de manera casi explosiva precedida por un aumento de temperatura interna (Barbosa-Rodríguez, 1903a; Rodríguez-Lima, 1955; Schreider, 1978).

La hora en que ocurrió la máxima frecuencia de apertura fue entre las 5:00 y las 6:00 p.m.; además hubo una amplia variación aproximadamente de las 3:30 p.m. a las 6:30 p.m. (Fig. 3). Esta variación tuvo dos componentes, uno debido a respuestas individuales de algunas inflorescencias que no obedecen a ningún patrón de

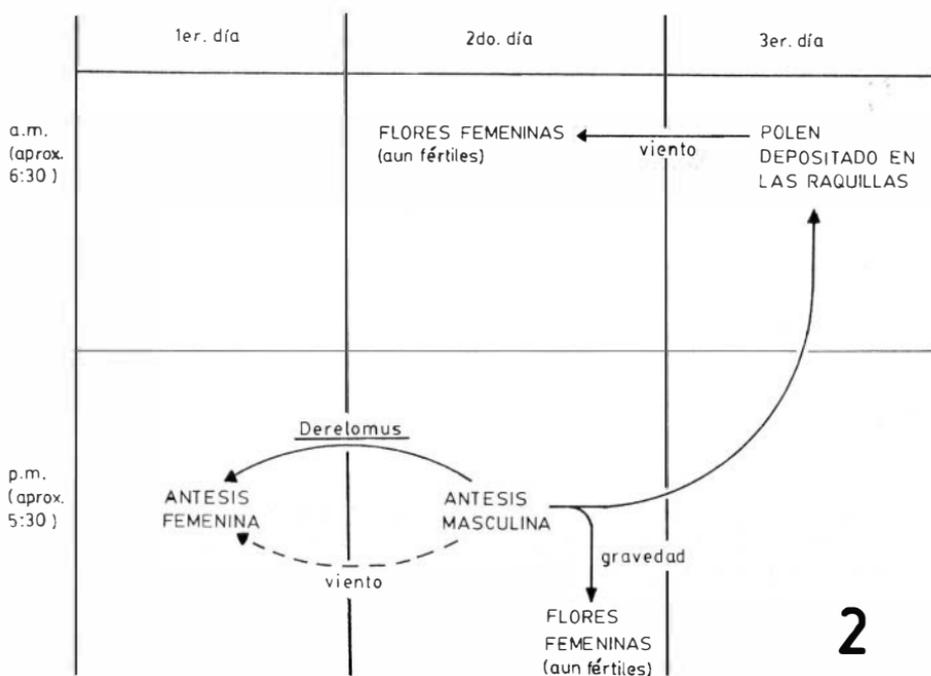


Fig. 2. Representación esquemática del ciclo de polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K.

comportamiento general de la planta y otro que respondía a una variación estacional de factores ambientales. Sin embargo, esta causa no parece ser de igual magnitud todos los años. Así en el año 1977, la hora promedio de apertura descendió en Guápiles de las 5:30 p.m. que se presentó de diciembre a marzo, a las 3:30 p.m. que ocurrió en el mes de julio. Y en el año 1978 también se notó un cambio estacional, pero esta vez menos marcado, pasando de las 5:30 p.m. a las 4:45 p.m. En San Isidro, a pesar de que la floración terminó en mayo, también se notó un cambio similar disminuyendo la hora de apertura de las brácteas hacia el final del ciclo de floración. Ocasionalmente, en cualquier época durante la floración, se observaron brácteas abriéndose por la mañana. Esto aparentemente se debió a daños físicos en la base del raquis por insectos o por el exceso de peso de la inflorescencia, lo que disminuyó el flujo de agua hacia la inflorescencia. También se observó que los estípites jóvenes cuando inician su floración lo hacen a horas irregulares.

Antesis femenina: Las flores pistiladas fueron fértiles desde el momento en que se abrieron las brácteas hasta más de 24 horas, todas ellas madurando a un mismo tiempo. No hubo cambios perceptibles en la apariencia del estigma sino hasta después de las 36 ó 60 horas, en que todo el gineceo fue perdiendo su color amarillo-crema para tornarse verde paulatinamente. No hubo producción de néctar en ningún caso, lo cual está en desacuerdo con lo anotado por Barbosa-Rodríguez (1903a). La consistencia de la superficie del estigma fue ligeramente gelatinosa pero firme y turgente durante más de 24 horas. No se notó el ligero cambio apuntado por Rodríguez-Lima (1955) durante ese período. Tres tipos de observación indican que las flores femeninas son fértiles durante un mínimo de 24 horas. Primero, por polinizaciones cruzadas debidamente controladas a tres horas distintas —al momento de abrirse la bráctea (aproximadamente 5:30 p.m.), al día siguiente por la mañana (aprox.: 8:00 a.m.), y 24 horas después de abiertas. Segundo, cepas aisladas en las que no había otras inflorescencias capaces de producir polen produjeron frutos con semillas, aunque poco numerosos. Estos últimos sólo podían haber resultado de la autofecundación (ver autoesterilidad más adelante) con polen de la misma inflorescencia, producido 24 horas después de haberse iniciado la receptividad de las flores femeninas. Tercero, como ya se indicó, durante esas 24 horas no se notó cambio alguno en la apariencia del estigma.

Los datos recogidos no fueron suficientemente numerosos para dar una medida cuantitativa que indique en qué grado podría haber reducción de fertilidad en el transcurso de esas 24 horas, como lo sugiere Rodríguez-Lima (1955).

Antesis masculina: La liberación del polen ocurrió como promedio 24 horas con 15 minutos después de haberse abierto la bráctea (Fig. 4). Todas las flores estaminadas de una misma inflorescencia entran en antesis prácticamente a un mismo tiempo, presentándose sólo diferencias de minutos. La hora de antesis masculina muestra la misma variación estacional que aquella discutida para la hora de apertura de las brácteas. La antesis se inició generalmente por el ápice de las espigas y partes más expuestas de la inflorescencia, progresando rápidamente hacia la base. Este progreso hasta su generalización total tarda como promedio 20 minutos. La preparación para la antesis se inicia con una separación apenas perceptible de las espigas que facilitará la dispersión del polen, la cual se acentúa después de la floración para acomodar el desarrollo de los frutos. Al momento de la antesis los pétalos se separan ligeramente, apenas lo suficiente para darle paso a los estambres. Estos al momento de protruir por entre los pétalos inician la liberación del polen. Bajo condiciones de clima húmedo —como el de Guápiles— el polen liberado se

encuentra húmedo y aglutinado en grumos que caen verticalmente, formando un círculo en la base del estípite. No ocurre lo mismo en la zona de San Isidro. Ahí, en un clima muy seco en la época de floración, el polen es liberado menos húmedo que en Guápiles y los granos se encuentran más libres. Esta diferencia en el grado de aglutinamiento del polen de estas dos regiones ecológicamente diferentes, implica un cambio en la importancia relativa de los agentes polinizadores. La abscisión de las flores masculinas se inicia alrededor de diez minutos después de iniciada la antesis en la inflorescencia y se prolonga aproximadamente durante una hora.

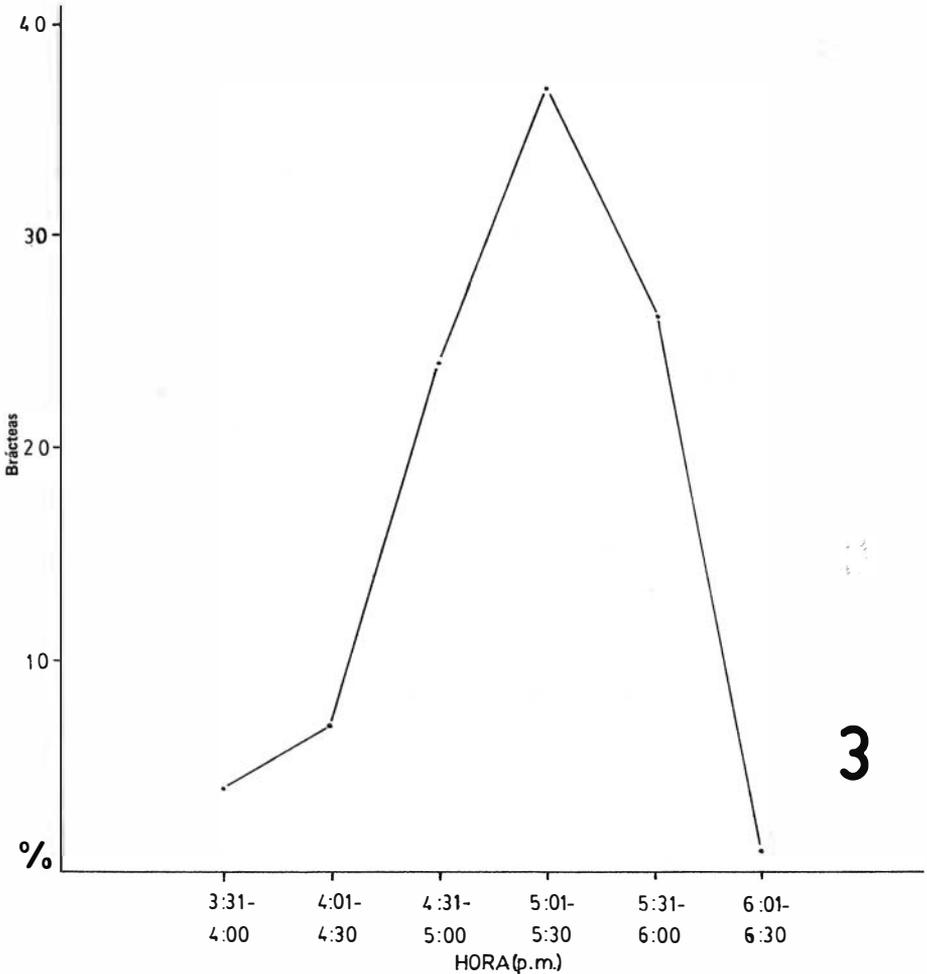


Fig. 3. Distribución de las horas de apertura de las brácteas que cubren las inflorescencias. San Isidro de El General, 1977.

Dispersión del polen y polinización por el viento: La Fig. 5 muestra dos períodos de liberación de polen durante el día. Las mediciones de concentración de polen en el aire en la plantación mostró que la máxima concentración se presentó —en San Isidro— a las 6:00 p.m. durante los meses de febrero y marzo. Esto es, alrededor de media hora después de alcanzar el pico de frecuencia de las antesis masculinas. Esto se explica porque el polen liberado va acumulándose en el aire

CUADRO 1

Ciclo de polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K.

1er. Día	2do. Día	3er. Día
<p>A.M. Bráctea cerrada</p>	<p>Flores femeninas: continúan fértiles. Polen en el aire: máxima concentración a las 6:30 a.m.; procede de inflorescencias en su tercer día del ciclo. Polinización: anemófila; prepondera la exogamia.</p>	<p>Polen en el aire: a las 6:30 a.m. alcanza su máxima concentración; proviene de la antesis masculina de la tarde anterior. Arribo de insectos: <i>Trigona</i></p>
<p>P.M. Alta temperatura interna de la bráctea. Apertura de la bráctea: 5:00 a 6:00 p.m. (varía entre 3:30 y 6:30 p.m.). Antesis femenina: Fértil desde la apertura de la bráctea y permanece receptiva más de 24 horas. Arribo de insectos polinizadores: <i>Derelomus palmarum</i>, llegan por miles; es el principal polinizador. <i>Cyclocephala signata</i> es de importancia secundaria. <i>Drosophilidae</i>, también de importancia secundaria. Los tres permanecen 24 horas en la inflorescencia. <i>Trigona</i> es de muy poca importancia. Polen en el aire: procede de las inflorescencias en su segundo día; más abundante en clima seco. Polinización: fundamentalmente entomófila; prepondera la exogamia.</p>	<p>Antesis masculina: 5:00–6:00 p.m. (varía como la hora de apertura de la bráctea). Abscisión de las flores estaminadas: se inicia 10 a 20 minutos después de la antesis masculina. Partida de insectos polinizadores: <i>Derelomus</i> parte durante la antesis masculina; <i>Cyclocephala</i> y <i>Drosophilidae</i> también parten pero no con la misma sincronización. Arribo de insectos: <i>Trigona</i> llega durante la antesis masculina, así como también otros insectos. Polen en el aire: la máxima concentración se observa media hora después del pico de la antesis masculina. Polinización: fundamentalmente por gravedad; prepondera la endogamia.</p>	<p>Ciclo concluído</p>

progresivamente y la acción homogenizadora de su concentración por el viento toma algún tiempo. El principal período de liberación de polen, bajo cualquier condición ecológica, es el de la tarde ya que corresponde a la antesis masculina y puede extenderse desde las 3:00 p.m. hasta las 7:00 p.m., variando con las condiciones ecológicas.

El segundo período de liberación de polen es un fenómeno interesante e inesperado. Se encontró un segundo pico diario de concentración de polen en el aire, que en San Isidro ocurrió en febrero y marzo a las 6:00 a.m. El polen en el aire se presentó desde aproximadamente las 5:30 a.m. hasta las 12:30 p.m. Este polen provenía de las inflorescencias, que aunque ya no tenía flores masculinas, sí conservaban gran cantidad de polen depositado sobre sus raquillas, que se encontraba un tanto húmedo y aglutinado al momento de ser liberado durante la antesis masculina ocurrida la tarde anterior. El polen se secó con los primeros rayos del sol y fue entonces fácilmente acarreado por la brisa, alcanzando una alta concentración en el aire bajo las condiciones secas y con viento, características de San Isidro en esa época.

En Guápiles —aunque no se hicieron mediciones cuantitativas— bajo condiciones de alta humedad y con poca brisa, también ocurre la doble liberación de polen, pero su concentración en el aire en ambos períodos fue considerablemente menor que en San Isidro. Ahí se pudo observar claramente durante la antesis masculina, cuando el ángulo de incidencia de los rayos solares lo permitía, la formación —por reflexión de la luz— de un cono constituido por los grumos de polen que caían de la inflorescencia. A un fenómeno semejante pudo deberse el hecho que Schmid (1970) no lograra recolectar polen del aire cuando estudiaba la polinización de *Asterogyne martiana* en Sarapiquí, Costa Rica, con un clima semejante al de Guápiles. La distribución del polen por la brisa durante el período matutino resultó mayor que la del período vespertino, debido a que el polen estaba más seco y por lo tanto más libre. Sin embargo es de esperar que el período de tiempo durante el cual el aire contiene polen, así como la distancia a que es desplazado por el viento sea menor en esta región que en San Isidro.

La Fig. 6 muestra las concentraciones de polen tomadas en San Isidro a diferentes distancias, alejándose del límite de la plantación en el sentido en que corre la brisa. A 20 metros de distancia la concentración de polen fue baja y es de suponer que con esa concentración se lograría un porcentaje reducido de polinización. Bajo estas condiciones —aunque favorables a la polinización anemófila— indican que ésta puede ser importante sólo si las poblaciones silvestres presentasen una densidad de plantas por área relativamente alta. Si el clima es húmedo y con brisa muy leve —como en Guápiles— requeriría de poblaciones aún más densas (como un bosque de pejibaye casi puro), para resultar importante. Bajo condiciones de cultivo esta densidad sí se alcanza, pero es probable que en poblaciones silvestres no se encuentre. La eficacia de la polinización anemófila se ve aún más reducida si se tiene presente que su distribución es al azar y que la reducción de la concentración de polen ocurre aún más rápida en sentidos diferentes a la corriente de viento.

A las consideraciones anteriores hay que agregar que si existiera algún grado de autocompatibilidad, lógicamente la polinización anemófila aumentaría en importancia en proporción a aquélla, ya que habría inflorescencias en los distintos estados del ciclo, en los varios estípite de la misma cepa. Las observaciones preliminares apuntan en el sentido de que el sistema de autoincompatibilidad en el pejibaye es un carácter genético cuantitativo. Si así fuese este agente de polinización adquiriría mayor trascendencia que si la autoincompatibilidad fuese total.

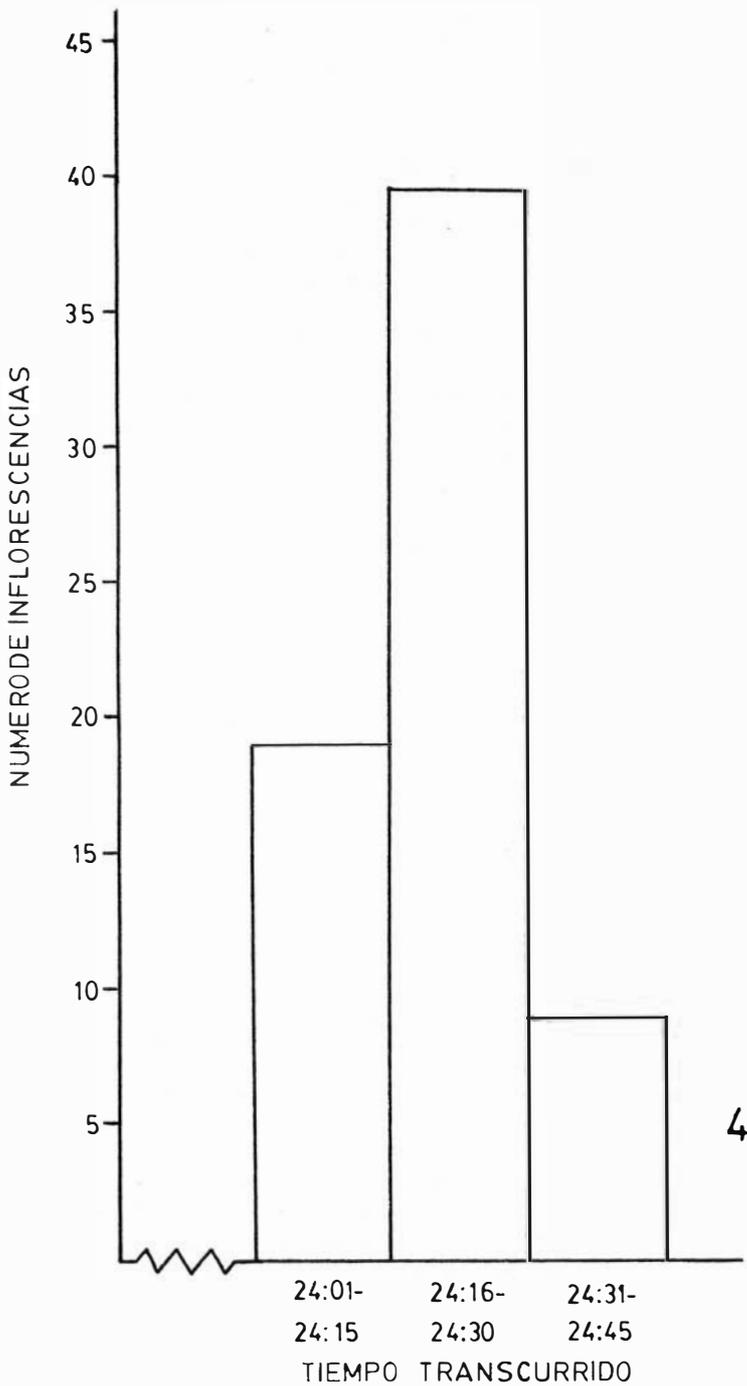


Fig. 4. Tiempo transcurrido entre la apertura de la bráctea (antesis femenina) e inicio de la abscisión de las flores masculinas (antesis masculina).

En la Fig. 5, se nota que el aire se encontraba libre de polen únicamente entre aproximadamente las 12:30 a.m. y las 4:00 p.m. en las fechas anotadas, esto es posible que varíe ampliamente en otras fechas, dependiendo de la hora de la antesis masculina, del número de inflorescencias y de las condiciones climáticas (lluvia y viento fundamentalmente).

Polinización por insectos: El primer día en que se abrieron las brácteas, las flores masculinas —a través de las glándulas situadas en sus pétalos— despidieron un fuerte olor que cesó al iniciarse la antesis masculina 24 horas después. Este olor atrajo una gama de insectos: dos especies permanecieron durante 24 horas en las espigas y una tercera en el interior de la bráctea. Los demás insectos sólo realizaron sus visitas durante los momentos en que se liberó polen. Entre estas especies, hay una que reviste especial interés, el *Derelomus palmarum* Champion (identificado por E.L. Sleeper, California State University). Este curculiónido de sólo aproximadamente 1,5 mm de longitud, de color café claro, cuerpo cubierto de cerdas cortas y larga proboscis, arribó a la inflorescencia durante el crepúsculo, atraído por el fuerte olor. Fue muy activo durante la noche, pero durante el día permaneció inactivo en los espacios entre las flores masculinas. El número de estos insectos que normalmente visitó una inflorescencia fue de varios miles, generalmente superando los 10.000 individuos. Su tamaño le permitía caminar en el interior del estigma y fue el único insecto que se observó hacerlo. Se consideró que este insecto se alimentaba de los tricomas modificados, que asemejan granos de polen. Una vez transcurrida la noche, estos “granos” ahora deshidratados, posiblemente pierden su atractivo, que acompañado por la pérdida de olor de la inflorescencia al iniciarse la antesis masculina en la tarde siguiente, hacen que el insecto vuele en busca de una inflorescencia fresca. Esta migración, muy bien sincronizada con la máxima producción de polen, se produce en oleadas, y así los insectos cubiertos de polen parten en busca de una nueva fuente de alimento, ascendiendo verticalmente junto al estípite hacia la copa, haciendo la mayoría de ellos una estación en sus frondas, antes de orientar su vuelo hacia las nuevas inflorescencias. Es evidente que estos curculiónidos no comen polen. El alto número de ellos por inflorescencia y su capacidad de vuelo garantiza la distribución del polen en todas las direcciones. Su hábito crepuscular y nocturno le permite volar cuando hay menos brisa y por lo tanto puede viajar en sentido contrario al prevalente para el viento durante el día. Su eficiencia como polinizador debe ser muy superior a la efectuada por el viento en poblaciones naturales, en donde la densidad de las plantas de pejíbaye es probablemente baja. De este modo se garantiza un intercambio de genes entre cepas situadas a mayor distancia que aquella que puede alcanzar el polen acarreado por el viento. Una experiencia espontánea realizada en Guápiles que consideró la segregación de un par de alelos —presencia y ausencia de espinas en el tronco— mostró que dos cepas situadas a 30 m una de otra, se polinizaban entre sí. Aquella planta madre —sin espinas, recesiva— situada en el sentido contrario a la dirección del viento, mostró aproximadamente un 30 por ciento de polinización cruzada con el padre —con espinas, dominante— de acuerdo con la segregación obtenida. La polinización en esta condición sólo pudo ser efectuada por insectos como *Derelomus*. De aquí es posible deducir que la dispersión del polen por este insecto podría alcanzar una distancia considerablemente mayor ya que en este caso hubo interferencia por la presencia de otra planta sin espinas más cercana.

Todo parece indicar que *Derelomus palmarum* (que también había sido identificado tentativamente como *Phyllotrox megalops* Champ. por el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos [U.S.D.A.]) es sin duda el insecto más impor-

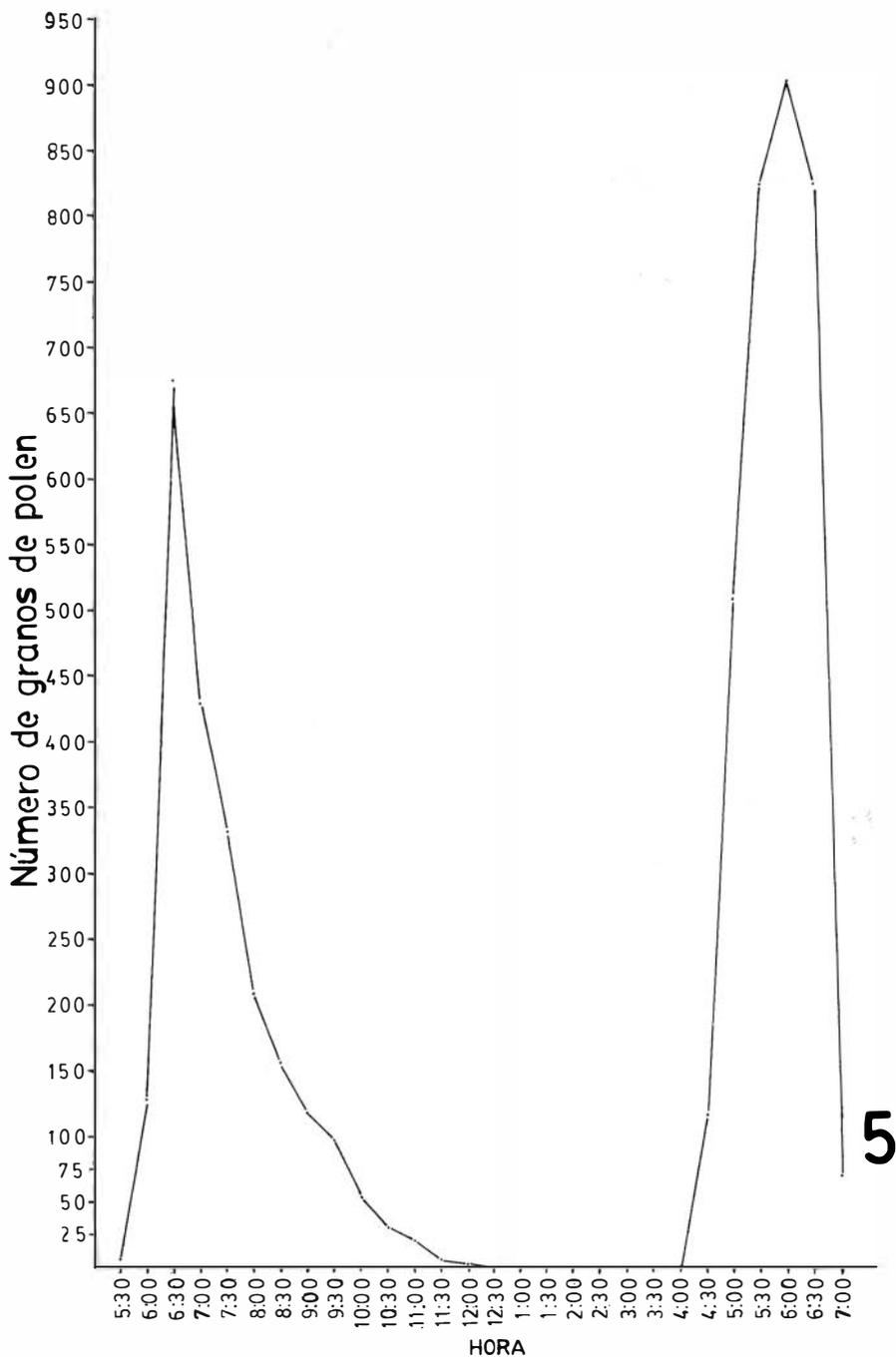


Fig. 5.

Variación diaria de la concentración de polen en el aire dentro de la plantación. San Isidro de El General, 1977.

tante en la polinización del pejibaye. Su comportamiento bien sincronizado con las horas de antesis masculina y femenina, su pequeño tamaño, su gran número por inflorescencia, que sin causar daño se alimenta de tricomas modificados y su atracción por el olor producido por las flores masculinas, señalan la existencia de un grado considerable de coevolución entre el pejibaye (y quizás todo el género *Bactris*) y este curculiónido. Es muy probable que la polinización en *B. guinensis* y *B. major* estudiada por Essig (1971) sea efectuada principalmente por este mismo insecto.

Por otra parte es obvio que *Derelomus* no juega ningún papel en el período de la polinización matutina debido a que no se encuentra presente en inflorescencias en su tercer día del ciclo.

El segundo insecto que se aloja durante 24 horas entre las espigas es el coleóptero *Cyclocephala signata* (Scarabeidae) identificado por R.D. Gordon, U.S.D.A. No se encontró este coleóptero en las inflorescencias de San Isidro, por ocurrir la floración durante la época seca, cuando no hay adultos, pero sí se le observó casi siempre en las inflorescencias de Guápiles formando un enjambre que se alojó durante el día entre las espigas. Igual que *Derelomus* llegó al crepúsculo a las inflorescencias en su primer día del ciclo, procedente de inflorescencias en su segundo día. Es también atraído por el olor de la inflorescencia y la abscisión de las flores masculinas lo obliga a emigrar 24 horas después, transportando polen principalmente en sus patas. Es activo durante la noche y accidentalmente —al caminar torpemente— pasa sobre las flores femeninas contribuyendo a su polinización. Durante el día, aunque con poca intensidad, continúa comiendo flores masculinas y al hacerlo libera polen fuera de la hora normal. Su importancia como agente polinizador es secundaria, pero podría acarrear polen a mayor distancia que *Derelomus*. Es poco efectivo como polinizador, excepto cuando se presenta en grandes cantidades.

El tercer insecto, que siempre se presentó durante la floración, es una especie de la familia Drosophilidae. Esta mosca, que se alimenta ávidamente de polen, llegó a la inflorescencia recién abierta, también durante el crepúsculo, alojándose en el interior de la bráctea en donde permaneció aproximadamente 24 horas, protegida de la lluvia y el sol y en un ambiente fresco. Es inactiva durante el día excepto cuando ocurre la antesis masculina temprano, y su número varía desde aproximadamente una decena hasta más del millar. Cuando se inicia la antesis masculina, baja de la bráctea a las flores y se mueve sobre las espigas agitadamente en busca de polen, resultando ser por esto un indicador de las secciones de las inflorescencias que lo están liberando. Cuando una abeja con polen se posa cerca de ella, se arroja sobre las corbículas de ésta para tratar de robarle el polen. Durante sus recorridos sobre la inflorescencia ocasionalmente transita sobre las flores femeninas y su cuerpo también se cubre de polen durante la antesis masculina. La mosca no mostró ninguna actividad sobre inflorescencias en su primer día de floración sino exclusivamente en aquéllas que se encontraban en su segundo día. De tal manera, su participación en la polinización es de muy escasa importancia si es que tiene alguna.

Las abejas son mencionadas como visitadoras de las inflorescencias de *Bactris* por varios autores (Barbosa-Rodríguez, 1903a; Pittier, 1957; Rodríguez-Lima, 1955; Essig, 1971). El presente estudio mostró que efectivamente son buenas indicadoras de la ocurrencia de liberación de polen, tanto durante la antesis masculina como de aquélla que tiene lugar por la mañana. En realidad fue la presencia de abejas la que permitió descubrir este último fenómeno.

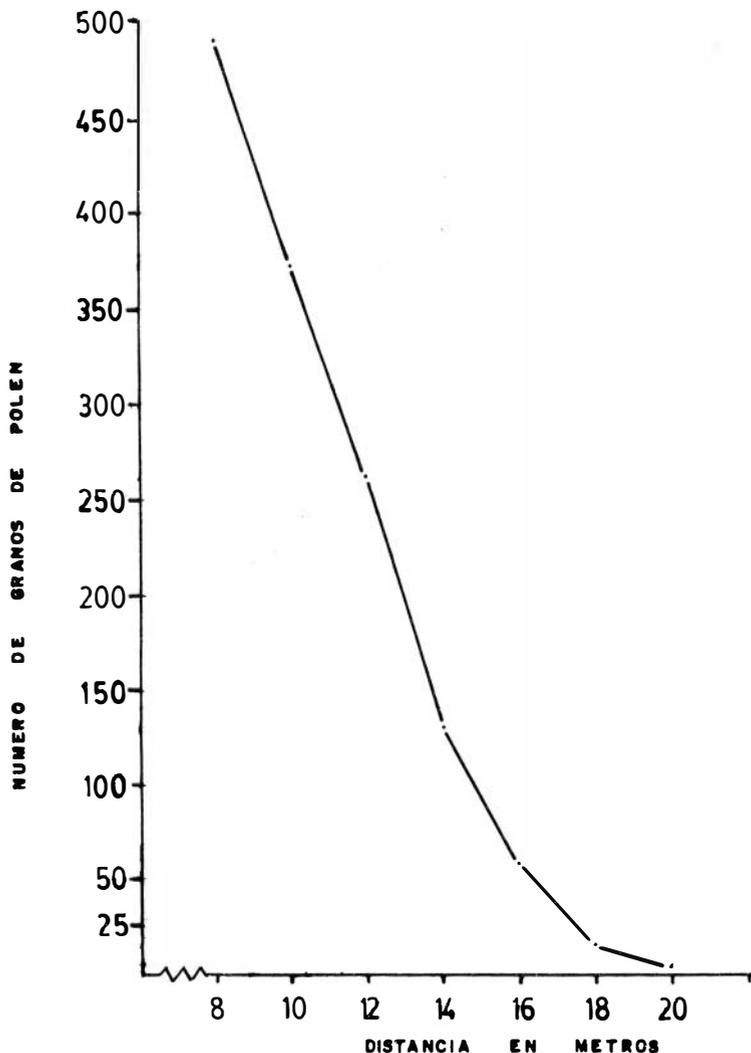


Fig. 6. Variación de la concentración de polen (número de granos de polen en un campo 100X) —en el sentido de la corriente de aire— medida a diferentes distancias fuera de la plantación.

En Guápiles se presentan tres especies (identificadas por A. Wille, Univ. de Costa Rica): *Trigona (Trigona) silvestriana* Vachal, abeja negra de tamaño mediano, poco numerosa; *Trigona (Partamona) testacea-musarum* Cockerell, abeja castaño claro cuyo número varía estacionalmente y fue a veces numerosa; y *Trigona (Partamona) cupira* Smith, abeja negra pequeña, siempre presente y generalmente la más numerosa.

Aunque las abejas están presentes en los momentos de liberación del polen en pejíbaye, su participación en la polinización es de escasa importancia. Las razones

son las siguientes. La diferencia en tamaño entre las flores femeninas y las masculinas, así como su distribución en la inflorescencia, hacen que las abejas en raras ocasiones se observaran caminar sobre las flores femeninas. En segundo lugar la antesis masculina tiene lugar al terminar la tarde, dándole poca oportunidad a una abeja de visitar más de una inflorescencia. A esto hay que agregar que una inflorescencia produce polen suficiente para satisfacer la demanda de un grupo de abejas sin que tengan que recurrir a otras inflorescencias. Por otra parte en la polinización matutina podría disponer de más tiempo para sus visitas y siendo la recolección de polen más difícil, podría acudir a varias inflorescencias. Pero hay que hacer notar que las visitas estarían limitadas únicamente a inflorescencias en su tercer día del ciclo, cuando probablemente ya las flores pistiladas no serían fértiles y con sus estigmas completamente cubiertos de polen.

Se observó además otros insectos a los que no se les atribuyó valor como polinizadores, excepto por raros accidentes. Dentro de éstos se encuentra una especie de Stratiomidae (Diptera); así como *Epipona quereni* (Vespidae); *Mystrops* sp. (Nitidulidae); una especie de Eirrhiniinae; otra de Baridinae (todas identificadas por funcionarios de U.S.D.A.).

Polinización por gravedad: Durante la antesis masculina, el total de las flores femeninas recibió polen de su misma inflorescencia por gravedad. La importancia de este mecanismo de polinización lógicamente está directamente relacionado con el grado de autoincompatibilidad genética y de fertilidad femenina que se conserve 24 horas después de la apertura de la bráctea. Estos aspectos requieren aún clarifi-

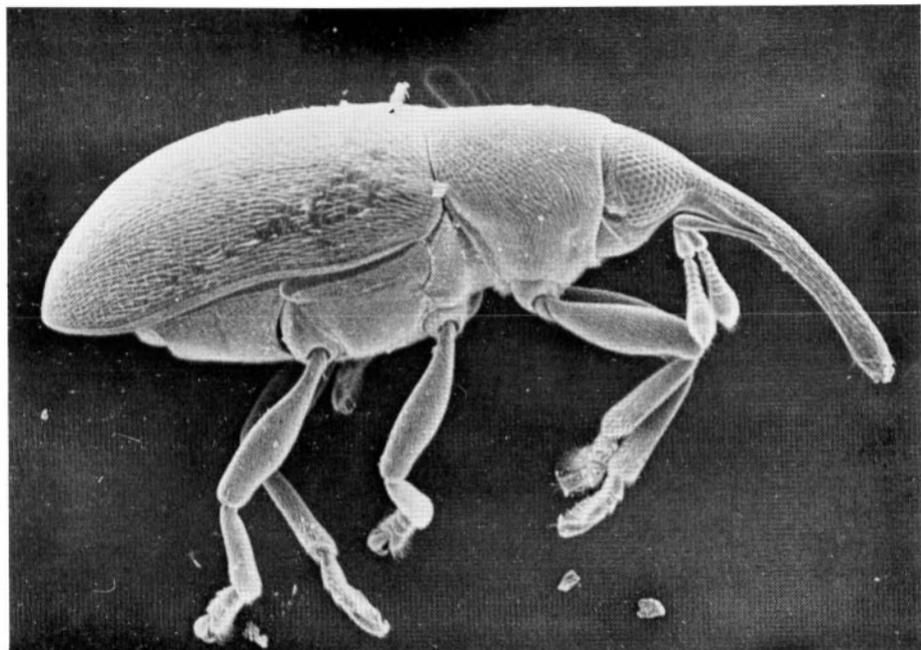


Fig. 7. *Derelomus palmarum* Champ., principal polinizador del pejibaye (Fotografía cortesía de R. Bolaños).

cación, pero las experiencias con polinización controlada indicaron que en las plantaciones existían árboles con grados variables de autoincompatibilidad y que las flores femeninas mantenían su fertilidad durante el segundo día de floración. Si la flor no ha sido aún polinizada por ninguno de los dos métodos discutidos anteriormente, la especie hace uso de este tercero que garantiza a la población la producción de cierta cantidad de semilla para su propagación cuando sus cepas se encuentran muy dispersas en el bosque y los otros agentes polinizadores no alcanzan a cubrir la distancia que las separa.

Bactris gasipaes en su curso evolutivo ha desarrollado una eficiente combinación de mecanismos de polinización y autoincompatibilidad que le permiten aprovechar las ventajas de una exogamia que no resulta demasiado disgregante por recombinación de genotipos muy disímiles y ha establecido un equilibrio con un grado de endogamia relativamente bajo. La capacidad de dispersión del polen por los agentes polinizadores —fundamentalmente por *Derelomus*— determina la distancia óptima de polinización para el establecimiento de dicho equilibrio entre los 50 y 75 m. Otros insectos como *Cyclocephala* y las abejas *Trigona*, aunque son polinizadores secundarios, tienen capacidad para transportar polen a distancias mayores, posiblemente superiores a los 100 m. Estos últimos, podrían jugar un papel importante, no como polinizadores desde el punto de vista cuantitativo, sino en el curso evolutivo de las poblaciones, permitiendo un intercambio ocasional de genes entre plantas muy distantes. También, los fuertes vientos ocasionales pueden jugar algún papel en este sentido.

El nivel del equilibrio entre la exogamia y la endogamia lo establece en gran medida el sistema de autoincompatibilidad, que reduce lógicamente la posibilidad de autofecundación y de consanguinidad en general. Siendo éste un carácter cuantitativo, como parece ser el caso en esta especie, establece un equilibrio genético que permite llenar la necesidad de la especie de conservar cierto grado de autocompatibilidad que mantenga abierta la posibilidad de autofecundación cuando miembros de una población se encuentran muy dispersos. Es en este caso que la gravedad adquiere importancia como agente polinizador y favorece el establecimiento en el curso evolutivo de la especie de un período de fertilidad femenina que se ajusta a sus necesidades. Un período de aproximadamente 24 horas llena bien este requerimiento y da oportunidad en primer lugar a la exogamia por ser las flores femeninas de una inflorescencia básicamente proterógina, existiendo dos oportunidades de cruzamiento. Luego, si la fecundación no se lleva a cabo se autopoliniza por gravedad pero con una fuerte limitación a su efectividad fecundante impuesta por el carácter de autoincompatibilidad. También ocurre la autopolinización por el viento y por *Derelomus* entre las inflorescencias de diferentes estípites de la misma cepa (geitonogamia). En este sentido podría ayudar la existencia de una disminución del grado de autoincompatibilidad durante el segundo día del ciclo. Price y Waser (1978) indican que en *Delphinium* existe un control genético del grado de exogamia a través de la competencia de polen procedente de diferentes distancias. Esto pareciera presentarse también en pejibaye, pero en donde la endogamia se mantiene a un grado menor por efecto de un sistema genético más estricto.

Es posible prever que poblaciones de diferentes razas geográficas de pejibaye podrían estar adaptadas a diferentes equilibrios de exogamia y endogamia respondiendo a condiciones ecológicas locales, y que determinan en última instancia la densidad de las poblaciones. Observaciones aún sin fundamento experimental parecen indicar que algunas razas de pejibaye primitivos —como las formas microcarpas— del curso inferior del Amazonas, del río Huallagas y de la costa pacífica de

Ecuador y Colombia, parecen poseer un grado mayor de autocompatibilidad que el pejobaye cultivado que se usó en este estudio.

RESUMEN

Se describe la polinización natural del pejobaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.) en dos localidades de Costa Rica con diferentes condiciones ecológicas y se discute la importancia variable de los agentes polinizadores y sus implicaciones genéticas y evolutivas.

Esta es una palmera monoica que tiene flores pistiladas y estaminadas en la misma inflorescencia y básicamente proterógina. Se encontró que la polinización en esta especie comprende un ciclo de tres días. En el primer día ocurre la antesis femenina que coincide con la apertura de la bráctea que cubre la inflorescencia —aprox. 5:30 p.m.— y las flores pistiladas se mantienen fértiles durante más de 24 horas. Durante el segundo día tiene lugar la antesis masculina, que ocurre también alrededor de las 5:30 p.m. El tercer día hay liberación de polen alrededor de las 6:30 a.m., que había sido depositado húmedo la tarde anterior sobre las raquillas de la inflorescencia y a esa hora, ya seco, es transportado por el viento.

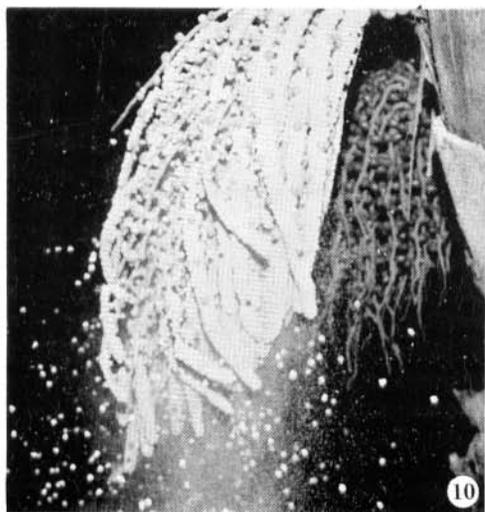
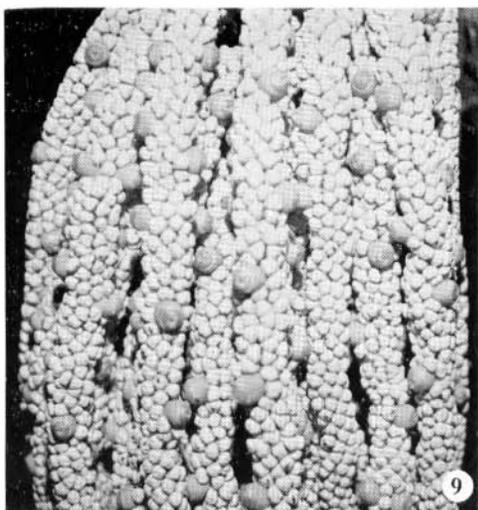
Hay tres mecanismos de polinización en pejobaye. El más importante es el efectuado por el curculiónido *Derelomus palmarum* Champ., el segundo es por el viento y el tercero por gravedad. La importancia de este último está limitada por la presencia de un sistema genético de autoincompatibilidad y por presentarse como el último recurso de polinización en el ciclo. Es por lo tanto una planta en la que prepondera la exogamia.

Se encontró que el número de cromosomas de esta especie es $2n = 28$ y que los granos de polen germinan bien en papel de filtro humedecido con una solución de glucosa al 5% .

REFERENCIAS

- Antezana, L.
1972. Palmeras nativas de Bolivia de valor económico, p. 87–97. In Simposio internacional sobre plantas de interés económico de la flora amazónica. I.I.C.A., Turrialba, Costa Rica.
- Barbosa-Rodríguez, J.
1903a. Les noix des palmiers remarques preliminaires sur la fécondation. Imprimerie Ad. Martens. Bruxelles, 90 p.
- Barbosa-Rodríguez, J.
1903b. Sertum Palmarum Brasiliensium ou relation des palmiers nouveaux du Brésil, des-cuverts, décrits et dessinés d'après nature. Typ. Veure Moour. Bruxelles, 2 vol.

-
- Fig. 8. Cepa de pejobaye con tres estípites. Guápiles.
- Fig. 9. Inflorescencia de pejobaye en su primer día del ciclo de polinización. Las flores pistiladas son más grandes y menos numerosas que las estaminadas.
- Fig. 10. Inflorescencia en su segundo día del ciclo de polinización. Se observa la liberación de gran cantidad de polen y la abscisión de las flores estaminadas.
- Fig. 11. Inflorescencia por la mañana de su segundo día del ciclo de polinización, mostrando gran cantidad de *Cyclocephala signata* alojados en ella. Guápiles.



- Bates, H.W.**
1962. A naturalist on the river Amazon. University of California Press. Berkeley 465 p.
- Camacho, E.**
1972. El pejibaye, p. 101-106. *In* Simposio Internacional sobre plantas de interés económico de la flora amazónica. I.I.C.A. Turrialba. Costa Rica.
- Essig, F.B.**
1971. Observations on pollination in *Bactris*. *Principes*, 15: 20–24.
- Johannssen, G.L.**
1967. Pejibaye palm: Physical and chemical analysis of the fruit. *Econ. Bot.*, 21: 371–378.
- Mora-Urpí, J.**
1979. ¿Tiene futuro en Costa Rica el cultivo y la industrialización del pejibaye? p. 8–14. *In* El Chontaduro, estado actual de las investigaciones. Publicaciones del Jardín Botánico del Valle "Juan María Céspedes", Cali (Colombia). Boletín N° 4.
- National Academy of Sciences**
1975. Pejibaye, p. 73–77. *In* Under-exploited tropical plants with promising economic value. National Academy of Sciences. Washington, D.C.
- Patiño, V. M.**
1958. El cachipay o pejibay, en la cultura de los indígenas de la América Intertropical. Instituto Indigenista de México. México D. F. Ediciones especiales, N° 39 p. 177–204, 299–332.
- Pittier, H.**
1957. Ensayo sobre plantas usuales de Costa Rica. Librería e imprenta Atenea. San José, Costa Rica. 178 p.
- Popenoe, W., & O. Jiménez**
1921. The pejibaye, a neglected food plant of Tropical America. *Heredity*, 12: 151-166.
- Price, M. V., & N. M. Waser**
1978. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature*, 277: 294–298.
- Rodríguez – Lima, R.**
1955. Observações sobre a pupunheira. *Notas Agronómicas (Belém)*, 2: 62–65.
- Schmid, R.**
1970. Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). II. Pollination by Syrphid flies. *Principes*, 14: 39–49.
- Schreider, C. A.**
1978. Temperature elevation in palm inflorescences. *Principes*, 22: 26–29.
- Seibert, R. J.**
1950. The importance of palms to Latin America; pejibaye a notable example. *Ceiba*, 1: 65–74.
- Stone, D.**
1951. La definición de dos culturas distintas vistas en la antropología de la América Central. *In* Homenaje al Dr. Alfonso Caso. Imprenta Mundo, S. A. México D. F., pp. 353-361.
- Tomlinson, P.B., & H.E. Moore, Jr.**
1968. Inflorescence in *Nannorrhops ritchiana* (Palmae). *J. Arnold Arboret.*, 49: 16–34.
- Uhl, N. W.**
1969. Anatomy and ontogeny of the cincinni and flowers in *Nannorrhops ritchiana* (Palmae). *J. Arnold Arboret.*, 50: 411–431.