

Informe final* del Proyecto M063

Biología reproductiva de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae), una especie dioica y rara de la Península de Yucatán

Responsable: Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo
Institución: Centro de Investigación Científica de Yucatán AC
Unidad de Recursos Naturales
Dirección: Calle 43 # 130, Chuburná de Hidalgo, Mérida, Yuc, 97200 , México
Correo electrónico: avarela@quayacan.uson.mx
Teléfono/Fax: 91(99)81 3923 Fax: 91(99)81 3900
Fecha de inicio: Agosto 29, 1997
Fecha de término: Octubre 21, 1999

Principales resultados: Informe final, Hoja de cálculo

Forma de citar el informe final y otros resultados:** Ramírez Morillo, I. M. y G. Carnevali Fernández-Concha. 1999. Biología reproductiva de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae), una especie dioica y rara de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán AC. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. M063.** México D. F.

Forma de citar hoja de cálculo Ramírez Morillo, I. M. y G. Carnevali Fernández-Concha. 1999. Biología reproductiva de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae), una especie dioica y rara de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán AC. **Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. M063.** México D. F.

Resumen:

Proyecto financiado parcialmente con recursos de la Fundación MacArthur. Este proyecto persigue tres objetivos fundamentales: el primero es conocer mediante observaciones y estudios de campo, la biología reproductiva de *Hechtia schottii*. El segundo es evaluar mediante estimaciones de producción de néctar y polen por las plantas de esta especie en muestras de miel seleccionadas en la región, la contribución de la especie a la producción apícola. Como un tercer objetivo, se pretende evaluar el efecto del fuego en la germinación de semillas, debido a los fuegos periódicos a los que están expuestas las poblaciones en el estado de Yucatán. *Hechtia schottii* es un buen candidato de estudio para cumplir estos objetivos, ya que presenta una serie de atractivos, no solo desde el punto de vista de éste proyecto, sino también una bromelia terrestre que forma parte de un género donde casi el 95 % de las especies son restringidas a una población. Además, es el único género donde todas las especies son dioicas (excepto una funcionalmente es monoica). Para resaltar su particular contribución, las plantas de *Hechtia schottii* siempre crecen sobre afloramiento calcáreos (lo que podría indicar una alta especificidad sustrato-planta). La importancia del sistema reproductivo (dioicismo) de ésta especie tiene relevancia en la generación de hipótesis para explicar la evolución del dioicismo y/o su correlación con otros caracteres morfológicos, como fruto carnoso, flores pequeñas, hábito leñoso, etc. Este proyecto estudiará mediante el conteo y monitoreo de individuos, la densidad y estructura de las poblaciones, la fenología y la biología reproductiva de la especie, así como también el efecto del fuego en la germinación de semillas en las poblaciones del estado de Yucatán. También se persigue documentar la distribución geográfica de la especie dentro y fuera de los límites de la Península de Yucatán, ya que se han reportado poblaciones que se han asignado a este taxón de los estados de Veracruz y San Luis Potosí. Todos los estudios se llevarán a cabo en el campo y no involucran extracción de los individuos de su hábitat. Uno de los atractivos de este proyecto de poca duración y bajo costo, es la potencialidad de generar preguntas interesantes basadas en el conocimiento básico de la biología de la especie. Por ejemplo, basados en los resultados de este proyecto, se podrá atacar los siguientes tipos de preguntas :a) Cuáles factores están afectando la distribución (densidad y composición) de las poblaciones de la especie? b) Qué factores ambientales determinan y disparan la floración en las

poblaciones? c) Cuál es la variación genética (a nivel de isoenzimas u otros marcadores moleculares) entre y dentro de las poblaciones de la especie? d) Cuál es la importancia o contribución de la especie para la producción de miel por *Apis mellifera* en el área? Este proyecto proveerá las bases que permitan responder la mayoría de las preguntas antes señaladas. Estudios de este tipo son escasos en la familia Bromeliaceae y ausentes en el género *Hechtia*. La presencia del dioicismo en la familia está curiosamente ligada a la región geográfica de Centroamérica. Este proyecto y otros similares en la familia en género con especies dioicas, proveerá una base de datos morfológica para realizar análisis multivariados con el fin de intentar dilucidar factores que están correlacionados con la evolución de este sistema reproductivo en la región de Centroamérica para las Bromeliaceae.

- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
- ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

INDICE

Indice de Figuras	ii
Indice de Tablas	iii
Resumen	2
Introducción	3
Grupo de estudio	3
Organismo de estudio	4
Area de estudio	5
Materiales y métodos	6
Identidad del taxón	6
Demarcación de parcelas	6
Densidad poblacional.....	6
Proporción sexual de la población	6
Crecimiento de la inflorescencia	7
Fenología	7
Biología floral	7
Estrategia reproductora	8
Pruebas de viabilidad de semillas	9
Efecto del fuego en la germinación de semillas	9
Efecto de la luz en la germinación de semillas	10
Resultados	10
Identidad del taxón	10
Demarcación de parcelas	10
Densidad poblacional	11
Proporción sexual de la población	12
Crecimiento de la inflorescencia	15
Fenología	15
Biología floral	17
Insectos visitantes	20
Estrategia reproductora	22
Pruebas de viabilidad de semillas	24
Efecto del fuego en la germinación de semillas	24
Efecto de la luz en la germinación de semillas	25
Discusión	26
Conclusiones	28
Bibliografía	29
Anexos	

INDICE DE TABLAS

- Tabla 1. Número total de rosetas por parcela inicial y final, % de mortalidad y el promedio de individuos por parcela comparado con el total de individuos de todas las 6 parcelas juntas; AC: Afloramiento calcáreos; SBC: Selva baja caducifolia.
- Tabla 2. Producción promedio de inflorescencias para cada roseta, para cada parcela y para cada tipo de hábitat.
- Tabla 3. Proporción de plantas masculinas-femeninas de acuerdo a todas las rosetas identificadas en las parcelas (sexo reconocido) y de acuerdo a la cantidad de plantas en flor en el pico de floración más alto durante el estudio (censo 13).
- Tabla 4. Crecimiento de las inflorescencias y producción de ramas por día, en plantas masculinas de *Hechtia schottii*.
- Tabla 5. Crecimiento en las inflorescencias y producción de ramas por día, en rosetas femeninas de *Hechtia schottii*.
- Tabla 6. Producción promedio de flores y ramas en inflorescencias femeninas y masculinas de *Hechtia schottii*.
- Tabla 7. Producción de flores por individuo y por parcela de cada sexo.
- Tabla 8. Tamaño de las partes florales femeninas y masculinas en 30 flores de *Hechtia schottii*.
- Tabla 9. Hora de antesis, número de flores abiertas por hora y día en flores de ambos sexos en poblaciones de *Hechtia schottii*.
- Tabla 10. Probabilidad de longevidad de la inflorescencia y de la capacidad de producción de frutos y de semillas para cada metro de inflorescencia en rosetas femeninas.
- Tabla 11. Probabilidad de permanencia de la inflorescencia con flores disponibles, y de la capacidad de producción de polen para cada metro de inflorescencia en rosetas masculinas.
- Tabla 10. Promedio de cuatro pruebas de cruces controlados cruces realizados el 12 y 20 de noviembre de 1997, y el 22 de febrero de 1999 en el experimento de estrategia reproductora
- Tabla 11. Peso seco de los frutos y las semillas y cantidad de semillas por fruto y por carpelo.
- Tabla 12. Insectos (número y especies) visitantes en cada tipo de flores (femeninas y masculinas).

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1. *Hechtia schottii* en hábitat.
- Figura 2. Inflorescencia de *Hechtia schottii* a) Masculina y b) Femenina.
- Figura 3. Area de estudio de *Hechtia schottii*.
- Figura 4. Distribución de *Hechtia schottii* en la Península de Yucatán.
- Figura 5. Densidad poblacional de *Hechtia schottii*, al principio y al final del experimento, para cada tipo de hábitat; AC: Afloramiento calcáreos; SBC: Selva baja caducifolia.
- Figura 6. Proporción de ramets fértiles y estériles de *Hechtia schottii*, por parcela.
- Figura 7. Porcentaje de ramets fértiles y estériles para cada tipo de parcela.
- Figura 8. Distribución de las rosetas de cada sexo de la parcela 1.
- Figura 9. Distribución de las rosetas de cada sexo de la parcela 2.
- Figura 10. Distribución de las rosetas de cada sexo de la parcela 3.
- Figura 11. Distribución de las rosetas de cada sexo de la parcela 4.
- Figura 12. Distribución de las rosetas de cada sexo de la parcela 5.
- Figura 13. Distribución de las rosetas de cada sexo de la parcela 6.
- Figura 14. Proporción de plantas masculinas-femeninas de acuerdo al total de plantas de la población y de acuerdo al total de plantas fértiles, para cada parcela.
- Figura 15. Fenología de *Hechtia schottii*.
- Figura 16. Porcentaje de viabilidad de semillas de *Hechtia schottii* durante un año (Enero 98-Enero 99), y días que transcurren para la germinación.

- Tabla 13. Especie de insecto, número de individuos colectados de cada uno con polen y polen que portaban además de *Hechtia schottii*.
- Tabla 14. Especies nativas de insectos y carga de polen (granos/ml) y promedio de la carga por especie.
- Tabla 15. Resultados del ANOVA comparando las cargas de polen en tres especies nativas de la comunidad de abejas del área de estudio.
- Tabla 16. Resultados de cruces controlados en flores femeninas y masculinas el 12 y 20 de noviembre de 1998.
- Tabla 17. Resultados de cruces controlados en flores femeninas y masculinas el 22 de febrero de 1999.
- Tabla 18. Peso seco de frutos y semillas y cantidad de semillas por fruto y por carpelo.
- Tabla 19. Promedio de germinación de semillas de *Hechtia schottii* a diferentes temperaturas y tiempo de exposición.
- Tabla 20. Promedio de germinación para cada grupo de semillas de *Hechtia schottii*, colectadas en cuatro diferentes parcelas quemadas en Calcehtok, Yucatán.

INFORME TECNICO FINAL

**”Biología de la reproducción de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae),
una especie dioica y rara de la Península de Yucatán”**

Clave M063

**Responsables del proyecto: Ivón M. Ramírez M., Ph. D.
Germán Carnevali Fernández-Concha, Ph.D.**
**Técnicos del proyecto: Francisco Chi May
Guadalupe Chuc Puc**
Colaboradores: Filogonio May Pat

**Centro de Investigaciones Científicas, A. C. (CICY)
A. P. 87, Cordemex
Mérida, 97310, Yucatán**

Junio 30, 1999.

Presentado a la
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y
The John D. and Catherine T.
MacArthur Foundation

“Biología de la reproducción de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae), una especie dioica y rara de la Península de Yucatán”

RESUMEN

Este proyecto persiguió dos objetivos fundamentales: (1) conocer mediante observaciones y estudios de campo, la biología floral y de la reproducción de *Hechtia schottii*; (2) evaluar mediante estimaciones de producción de néctar y/o polen, la contribución de la especie a la producción apícola del área. Otro objetivo que se persiguió paralelamente a éstos dos anteriores, fue documentar la flórula del área de trabajo.

Hechtia schottii es una bromelia terrestre que forma parte de un género donde ca. el 95% de las especies son altamente restringidas (conocidas de una o pocas poblaciones). Además, es el único género donde todas las especies son dioicas menos una que es morfológicamente monoica (Lenz, 1995). Para resaltar su particular distribución, las plantas de *Hechtia* crecen sobre afloramientos rocosos (alta especificidad sustrato-planta), ya sea de origen calcáreo o volcánico.

Este proyecto estudió mediante el conteo y seguimiento de individuos en parcelas experimentales, la densidad y proporción de sexos en las poblaciones, la fenología y la biología de la reproducción de la especie en el estado de Yucatán (Calcehtok) durante 20 meses (Septiembre 1997-Mayo 1999). Documentamos también, la distribución geográfica de la especie dentro y fuera de los límites de la Península de Yucatán. Asimismo, reportamos la biología floral de la especie, los polinizadores, el efecto del tipo de habitat en la densidad de las poblaciones, aspectos de germinación, viabilidad y tolerancia al fuego de semillas y la flórula preliminar del sitio de trabajo, Calcehtok, Yucatán.

Este estudio es el primero para la familia Bromeliaceae en lo que respecta al conocimiento de la estrategia reproductiva de una especie. La presencia del dioicismo en *Hechtia* y en la familia, está curiosamente ligada a la región geográfica de México y Mesoamérica. Este proyecto y otros similares en la familia en géneros con especies dioicas, proveerá una base de datos para realizar análisis multivariados para intentar dilucidar los factores que están correlacionados con la incidencia y restricción de este tipo de sistema reproductivo en la región de Mesoamérica para las bromelias.

Palabras Clave: Biología de la reproducción, *Hechtia*, Bromeliaceae, Dioecia, Yucatán.

Key words: Reproductive Biology, *Hechtia*, Bromeliaceae, Dioecy, Yucatan.

INTRODUCCION

El conocimiento de la biología floral y reproductora de las especies vegetales, es de suma importancia porque brindan el conocimiento básico de los procesos evolutivos de las poblaciones, en lo que respecta al intercambio genético. Asimismo, aportan información acerca del uso de los recursos por parte de los polinizadores y de los posibles eventos coevolutivos planta-vector.

La diversidad floral en angiospermas indica la cantidad de diferencias en los sistemas reproductivos de las especies. Existen diferencias a niveles poblacionales y florales, que controlan la biología reproductora de los taxa. El conocimiento de las diferentes estrategias reproductoras, involucran el conocimiento de aspectos poblacionales, fisiológicos y genéticos de las especies envueltas, de los cuales podemos inferir aspectos de la cantidad y calidad de la diversidad genética y proyectarlo hacia los aspectos de uso y conservación de los recursos.

En la familia Bromeliaceae, se han publicado reportes sobre visitantes de las flores, los cuales envuelven colibríes mayormente, aunque abejas, avispas y murciélagos, han sido citados como polinizadores. La diversidad floral en la familia indica mayormente polinización por colibríes, basado en los colores brillantes (rojo, amarillo, naranja) de las flores e inflorescencias, a las flores tubulares y sin fragancia, con antesis diurna. Sin embargo, tenemos otros grupos con síndromes de polinización por abejas y murciélagos. Los diferentes síndromes de polinización han evolucionado independientemente en las tres subfamilias de las Bromeliaceae y existe tendencia hacia la falta de especialización polinizador-planta, ya que se ha registrado que un mismo polinizador puede servir como vector a varias especies de la misma familia y viceversa, dependiendo de la época de floración de las plantas (Martinelli, 1997).

Aunque no existen muchos estudios donde se documenta la estrategia reproductora de las especies de bromélias, la gran mayoría de ellas presenta flores hermafroditas por lo cual se supone que tienen la potencialidad de autofecundarse, pero los eventos de maduración de los órganos sexuales, es usualmente desconocida. Otro factor a considerar, es que muchas especies en la familia tienen formación de rosetas vía vegetativa, ya sea por producción de estolones o rosetas en la base de la planta madre. Este evento comparado con la reproducción sexual, puede dar una gama muy variada de variabilidad genética en las poblaciones. Por ello, es necesario evaluar en poblaciones naturales, los diferentes sistemas reproductivos de las especies, para entender los eventos evolutivos que han llevado a su distribución, estructura poblacional y diversidad actual.

GRUPO DE ESTUDIO

Hechtia es un género de plantas terrestres con centro de diversidad en México. A diferencia de la gran mayoría de las Bromeliaceae, el género *Hechtia*, con ca. 50 especies, está conformado por especies cuyos miembros son dioicos (excepto uno monoico), con rangos de distribución estrechos (*i.e.* cada especie conocida de una o pocas poblaciones) y mayormente asociadas a suelos calcáreos o de origen volcánico.

La distribución de la dioecia en las Bromeliaceae tiene un patrón interesante. Por un lado, parece haber evolucionado más de una vez en la familia, ya que se encuentra en grupos filogenéticamente lejanos, como en *Catopsis* (Tillandsioideae), *Androlepis* y *Aechmea* (*A. marie-reginae*) en las Bromelioideae y en *Hechtia* (Pitcairnioideae). En donde sí se observa cierto patrón, es que todas las poblaciones de especies dioicas sin excepción, se distribuyen en la región de Centroamérica y México, inclusive poblaciones de *Catopsis* Griseb. que en su rango sureño de distribución (Venezuela) son hermafroditas, son dioicas en Centroamérica (Smith, 1934; Palací, 1997). La causa de esta distribución geográfica tan particular aún está siendo investigada pero las hipótesis sugeridas son: 1) especies dioicas han sido más exitosas en la conquista del área y se han diversificado desde entonces; 2) presiones ambientales (tal vez tipo de sistemas de polinización), han ejercido presiones selectivas que han favorecido la evolución de la dioecia en la región.

La presencia de dioecia en la familia ha sido reportada basada en aspectos morfológicos florales, pero la dioecia funcionalmente no ha sido probada en campo. Este aspecto es importante ya que se han reportado especies con flores hermafroditas donde una de las funciones está suprimida, actuando como flores unisexuales, conocido como dioecia críptica. Por otro lado, especies que morfológicamente tienen flores unisexuales, se comportan como bisexuales. Es por ello necesario realizar pruebas de campo (cruces controlados) para corroborar la estrategia reproductora de las poblaciones de una especie dada. En las Bromeliaceae, tales experimentos son escasos, principalmente en plantas dioicas.

Este trabajo incluye el estudio de la fenología, densidad poblacional, proporción de sexos, biología floral y estrategia reproductora, así como aspectos de germinación, viabilidad y tolerancia al fuego de semillas de *Hechtia schottii* en la región de Calcehtok, Yucatán.

ORGANISMO DE ESTUDIO

Hechtia schottii (figs. 1, 2, a y b) es una hierba perenne, terrestre, de forma arrosetada, de hasta 1 m de diámetro, que produce estolones basales o axilares, en cuyo cuyo ápice se produce una nueva roseta. Estas nuevas rosetas permanecen unidas a la roseta madre, pero al alcanzar forma y tamaño determinados, rompen la conexión con la roseta madre, a diferencia de muchos otros miembros de la familia, donde las rosetas permanecen unidas por todo su ciclo de vida, formando colonias grandes de múltiples rosetas. Las hojas son espinosas y suculentas y alcanzan mayores dimensiones en lugares sombríos, casi el doble de tamaño que aquellas que crecen en lugares expuestos (obs. personal, ver más adelante).

Individuos de ésta especie producen inflorescencias laterales (genotipos y rosetas policárpicas) a lo largo de su vida. Pueden producir hasta 5-7 inflorescencias, generalmente de más de 1 m de largo, con numerosas ramas y con más de 3000 flores (masculinas). Tanto el escapo, como las ramas y las flores, están cubiertas de una cera epicuticular que le da una coloración blanca, aún en el escapo y raquis rojizos. Estas inflorescencias son de tipo panícula hasta 3-pinnadas, con las flores sésiles formando espigas en cada rama. Las flores son unisexuales, las brácteas florales son nervadas y más cortas que los sépalos, los

pétalos blancos y redondeados, las anteras verdes, estigma blanco y polen amarillo. Las flores de ambos son fragantes.

Poblaciones de *Hechtia schottii* tienden a encontrarse concentradas en áreas de alforamientos rocosos, creciendo en forma agregada (figs. 8-13) debido principalmente a la propagación por estolones y a su preferencia por sustrato calcáreo.

AREA DE ESTUDIO

Todos los parámetros estimados fueron estudiados en un período mínimo de dos años, de Septiembre de 1997 a Mayo de 1999. El área de estudio pertenece al Municipio de Hopechén, Comisaría de Calcehtok, 7 km al NO de Hopichén [20°303'00''N, 89°54'27''W; fig. 3]. Está dominada por vegetación de selva baja caducifolia, con áreas alteradas por antiguas y ya abandonadas plantaciones de henequén (*Agave fourcroydes* Lemaire). Las poblaciones de *Hechtia schottii* se encuentran mayormente asociadas a las áreas de vegetación herbácea, de baja estatura (1.5 m), dominadas por gramíneas y por trepadoras, mayormente de la familia Convolvulaceae y Compositae. En estas áreas, el suelo es calizo, afloran las rocas y sobre ellas, en un suelo muy poco desarrollado, crecen las plantas de *H. schottii*. Este último tipo de hábitat lo estamos denominando aquí como afloramientos calcáreos (AC), aunque toda la matriz de suelo es calcáreo, es aquí donde el suelo es poco profundo y las plantas que allí crecen lo hacen como verdaderas litófitas. Además, la altura de la vegetación es baja (usualmente menos de 1m de altura) y las condiciones lumínicas son mas extremas, con altas radiaciones a lo largo del día. Todas estas condiciones imponen presiones diferentes al otro tipo de hábitat, que describo a continuación.

Plantas de *Hechtia schottii* también se encuentran creciendo en los lugares donde la selva baja caducifolia (SBC) ha avanzado y/o está presente, pero en este caso, con un suelo aparentemente más desarrollado, con menos roca expuesta y más sombrío, las rosetas de *H. schottii* son de mayor altura y de hojas relativamente más largas que aquellas que crecen en sitios expuestos. Las plantas están sometidas a más sombra por árboles de 3-4 m de altura.

La gran mayoría de las poblaciones de la especie en ésta localidad, se encuentran a lo largo de la vía que conduce desde el poblado de Calcehtok a las grutas y al laberinto de Oxkintoc, con una gran concentración de individuos en los alrededores de las grutas. Debido a su ubicación y al atractivo turístico de las grutas, las poblaciones sufren quemadas periódicas que, según los lugareños, las realizan porque las plantas de *H. schottii* son “muy espinosas”. De hecho el nombre local de la especie es “poolbox”, que significa “cabeza quemada”, figura a la que se asemejan las rosetas una vez quemadas sus hojas.

Afortunadamente, las rosetas con las bases quemadas, tienen gran capacidad de regeneración y hemos observado, que aún después de la quema, florecen. Por supuesto, hay muchas que mueren después del periodo de quema.

MATERIALES Y METODOS

A continuación se explica el método utilizado para cada una de las variables estimadas.

Identidad del taxón: Para verificar la distribución geográfica de la especie, planificamos la metodología de colecta de campo siguiendo las localidades citadas en la Flora Neotropica (Smith, 1974). Ya que había sido reportada para los estados de Yucatán (tipo), Veracruz y San Luís Potosí, planificamos la visita a varias regiones de Veracruz (Fortín y Rancho Camarón del siglo pasado), y solicitamos material de herbario de Veracruz (XAL, MEXU) y San Luís Potosí (MEXU).

Realizamos el estudio morfológico de las colectas vivas y herborizadas de las poblaciones en cuestión, para verificar si el taxón presente en la península, tenía distribución fuera de Yucatán, especialmente en los estados indicados.

Demarcación de parcelas: Se demarcaron seis parcelas, 5 de 10 m x 10 m y una de 15x10 m, en dos tipos de hábitat donde crecen plantas de *Hechtia schottii* en el área de estudio (AC y SBC), en afloramientos calcáreos expuestos, dominados por plantas herbáceas pertenecientes principalmente a la familia Asteraceae, trepadoras de la familia Convolvulaceae y Leguminosae; en este hábitat se demarcaron 4 parcelas, dos de las cuales se localizan en la entrada de las Grutas de Calcehtok. El segundo hábitat seleccionado fue selva baja caducifolia, también sobre afloramiento calcáreo, pero con más deposición de suelo y más sombrío; allí se demarcaron dos parcelas. Los individuos fueron marcados con cinta dimo en una de las hojas jóvenes y todos los individuos fueron mapeados en gradillas de 1m x 1 m para cada parcela. La selección de estos hábitats se hizo con el objetivo de mostrar de una manera más representativa la densidad y proporción de sexos de la especie, no con la idea de comparar resultados entre hábitats; es por ello que no se seleccionaron más parcelas en cada tipo de hábitat.

Densidad Poblacional: Se cuantificó el número de rosetas individuales formadas (no retoños emergentes). Los retoños basales se cuantificaron y fueron asociados a cada roseta de origen durante los años de muestreo. Estimamos el número total de rosetas (ramets o individuos ecológicos) por parcela, promedio por metro cuadrado en cada una y promedio considerando el total de las 6 parcelas (Tabla 1). Los censos se llevaron a cabo por dos años.

Proporción sexual de la población: Todos los individuos marcados fueron estudiados para la determinación del sexo de la roseta. En ninguno de los 365 individuos marcados en las seis parcelas, se encontró evidencia de inflorescencia de dos sexos en el mismo individuo, lo que indica que la especie es morfológicamente dioica, no monoica. Para determinar el sexo en los individuos en flor, se observaba la presencia de flores pistiladas o estaminadas, en plantas en fruto presencia o ausencia de éstos. Los carpelos son persistentes después de la deshiscencia de los frutos, por lo cual aún en plantas con inflorescencias secas, es fácil determinar el sexo de las mismas. Solo en 2 individuos con inflorescencias viejas, fue imposible determinar el sexo. El resto de los individuos sin evidencia de floración pasada, fueron considerados estériles hasta su floración. Se cuantificó además, el número total de inflorescencias por cada roseta. El cálculo de la

proporción de individuos de cada sexo, se realizó por parcela y por el total de individuos de las seis parcelas, así como para el total de individuos en estado fértil de las seis parcelas.

Crecimiento (en longitud y producción de ramas) de la inflorescencia: A través de censos mensuales o bimensuales, se estimó la elongación de cada una de las inflorescencias en cms al igual que el número de ramas. Se estimó la velocidad de elongación en cms/día en inflorescencias masculinas y femeninas, así como la tasa de producción de ramas por día y por cada sexo.

Fenología: Se llevó el registro de los individuos marcados en cuanto a su estado fenológico: en flor, fruto o estéril, y número de retoños por roseta por sexo, por un periodo de un año y medio así como el número total de inflorescencias por individuo por sexo en cada roseta marcada. Durante la época de mayor producción de inflorescencias (Enero-Abril 1998 y Noviembre 1998-Enero 1999), se realizaron censos mensuales, para un total de 13 censos.

Biología floral: Durante dos periodos del mes de Noviembre de 1998 y Febrero 1999, realizamos observaciones de la biología floral de ambos morfos. Se realizaron observaciones cada 30 minutos, por periodos de mas de 12 horas, entre las 1:30 a.m. y 6 p.m., donde estimamos en ambos morfos tiempo de antesis, longevidad floral, visita (cualitativa y cuantitativa) de agentes potencialmente polinizadores, disponibilidad de polen, presentación de polen, receptividad del estigma, tiempo de remoción de polen, emisión de fragancias, cambios en la coloración y posición de los órganos florales. Para estimar la emisión de fragancias, además de estimaciones directas en las flores, colectamos las diferentes partes (sépalos, pétalos, estigmas y estambres) de las mismas para determinar cuál (o cuales) estructura(s) floral(es) emitía(n) la fragancia, colocando cada estructura en un frasco debidamente sellado y con estimaciones de fragancia a los 30 minutos de la colección.

Con respecto a la visita de los insectos, se midieron tiempos de visita de cada morfo (♂ y ♀), así como su comportamiento en la inflorescencia (visita de una o varias flores en la misma rama, inflorescencia, etc.). Se capturaron insectos en los dos morfos, anotando fecha y hora de colecta. En el laboratorio, se determinó la presencia de polen en cada estructura del cuerpo del insecto. Mediante estudios detallados, se determinó el tipo de polen en cada carga por insecto.

Debido a la presencia de varios agentes visitantes y/o potenciales polinizadores, colectamos plantas en floración simultánea a la de *H. schottii*, con la idea de realizar una colección de polen de referencia del área, así como la flórula del área. Para la identificación del polen de las plantas y en el cuerpo de los insectos, se realizaron tinciones de la siguiente manera:

a) Tinción de polen: Se colectó polen de las anteras y se trató con una solución de agua destilada más Tween 20 (1:1) para la liberación de los granos de polen, los cuales precipitan. Se realizaron dos lavados con agua destilada para eliminar el exceso de solución e inmediatamente se elimina el exceso de agua con una pipeta Pasteur y se coloca una gota de Verde Rápido (Fast Green) al 0.3% durante 5 segundos, cuyo exceso se elimina

posteriormente mediante 3 lavados sucesivos de agua destilada. El agua destilada se elimina dejando los granos de polen en aproximadamente dos gotas de agua para evitar su deshidratación.

Se realizaron montajes permanentes, colocando los granos de polen ya teñidos en un portaobjeto con una gota de Permout (Fisher Chemical), cubriéndolo con un cubreobjeto. Finalmente, las preparaciones se sellaron con esmalte de uñas para su posterior observación en el microscopio óptico con la técnica de campo claro.

b) Cuantificación del polen en los insectos: Se toma el polen del insecto y se coloca dentro de un tubo Eppendorf, agregándole 1 ml. de una solución de agua destilada mas Extran MA 02 neutro Merck (al 0.1%), para la fácil separación de los granos de polen, y se homogeneiza la solución. Se distribuye 1 ml de esta solución en un cuenta colonias (Sedgewick-Ratter Cell) (1ml / 1000 celdas), seleccionado 15 celdas al azar y contando el contenido de polen en cada una de ellas en un microscopio estereoscópico con un objetivo de 32X (una celda contiene 1 μ l de solución). Los resultados se obtienen por la conversión de datos.

$$\text{Num. total de polen / 1ml sol.} = \text{sum. num. celdas / 1000} \times 1000$$

c) Cuantificación del polen en anteras de *Hechtia schottii*: Se toman cinco botones florales, de los cuales se desprenden las 6 anteras que poseen, con la ayuda de un microscopio estereoscópico. Anteras de cada botón floral se coloca en una caja petri (35 x 10 mm) y se observa bajo el estereoscopio en un objetivo de 12 X, se separan cada una de las anteras y se le realiza un corte longitudinal con un bisturí para liberar el polen. Se procede de igual manera que en la parte anterior, hasta obtener los montajes permanentes. Se observa en el microscopio estereoscopio en un objetivo de 32 X y se cuenta al azar el contenido de polen en 15 celdas.

d) Identificación de los granos de polen: Una vez que se tenían los granos de polen montados de forma permanente, tanto de los insectos como de las plantas colectadas en el área, se identificaron los taxa y por comparación con los granos de polen portados por los insectos, se llegaba a la determinación final de que polen portaba cada insecto. La identificación de los granos de polen fue realizada con un microscopio óptico a un aumento de 10–40X.

Estrategia reproductora: Se realizaron los siguientes cruces con el objetivo de determinar la estrategia reproductora de la especie.

a) Polinización automática (PA): donde en cada morfo se seleccionaron ramas con yemas, se descartaron las flores abiertas y viejas, además de frutos (femeninas) presentes. Se cuantificó el número de yemas y se encerraron en una bolsa de papel. Se evaluó la producción de frutos dos semanas mas tarde.

b) Polinización natural (PA): Para cada morfo seleccionado, descartamos las flores y frutos, dejando sólo las yemas. Se rotuló con una etiqueta en la base de la rama, anotando número de yemas y dejando la rama descubierta. Se evaluó la presencia de frutos a las dos semanas.

c) Autofertilización (AF): Para cada morfo seleccionado, se seleccionaron yemas a abrir el día siguiente y se encerraron en una bolsa de polinización. Al día siguiente, se descartaron las yemas que no abrieron y se autofertilizaron las flores que abrieron. Se colocó la bolsa de polinización nuevamente y se evaluó la producción de frutos a las dos semanas.

d) Fertilización cruzada (FC): Para cada morfo seleccionado, se seleccionaron yemas a abrir el día siguiente y se descartaron los estambres y estaminodios (emasculación), sin maltratar el gineceo. Se encerraron en una bolsa de polinización. Al día siguiente, se tomó polen de otras flores y se polinizaron las flores emasculadas, descartando simultáneamente las flores emasculadas que no abrieron. Se colocó la bolsa de polinización nuevamente y se evaluó la producción de frutos a las dos semanas.

e) Agamospermia (AP): Se seleccionaron yemas donde el polen no había sido removido o con estaminodios intactos, se descartaron las anteras y los estaminodios y se encerraron las ramas en bolsas de polinización. Se evaluó la producción de frutos a las dos semanas.

Pruebas de viabilidad de semillas: Se colectaron tres infrutescencias con frutos cerrados y se llevaron al laboratorio. Se cuantificó el número de frutos por ramas y se correlacionó con el largo de la inflorescencia. Se cuantificaron en 40 frutos el número de semillas, así como el peso de los frutos y de las semillas. Luego, se realizaron pruebas de germinación, colocando semillas en papel de filtro humedecido, en cápsulas de Petri selladas y esterilizadas. Las cápsulas de Petri se colocaron en cámaras de crecimiento con un fotoperiodo de 12 horas x 12 horas a 30° C. Pruebas de viabilidad se realizaron cada mes por un periodo total de 12 meses.

Efecto del fuego en la germinación de semillas: Debido a las frecuentes quemaduras que sufren los hábitats donde crecen las plantas de *Hechtia schottii* en la región de Calcehtok, se decidió simular el efecto del fuego en la germinación de semillas. Para ello se realizaron dos pruebas diferentes. En la primera, se colectaron semillas alrededor de las parcelas experimentales, las cuales fueron sometidas a 4 diferentes temperaturas: 60, 80, 100 y 120°C, cada lote de éstos, se sometió por dos periodos de tiempo diferente: 5 y 10 minutos cada una, teniendo de esta manera ocho tratamientos de 250 semillas, distribuidas en 5 réplicas. Después de someter las semillas a cada tratamiento, se procedió a hidratar las semillas en agua destilada estéril durante cinco minutos, posteriormente se colocaron sobre papel filtro estéril dentro de las cajas Petri estéril y por último se incubaron las cajas a 35°C hasta la germinación.

En el segundo tratamiento, se colectaron semillas directamente del suelo en las áreas quemadas de la zona, fuera de las parcelas. Para ello, se realizaron 4 parcelas de 50 x 50 cm y se colectó toda la capa superficial de suelo, ap. 2 cm de espesor. Estas muestras de suelo se llevaron al laboratorio y se pasaron por diferentes tamices, para separar las semillas del suelo. Del lote de semillas obtenidas, se seleccionaron aquellas que se veían afectadas por el fuego (de color oscuro), distinguiéndolas de las de color marrón que habían caído

recientemente, después de la quema en el suelo. Una vez seleccionadas las semillas, se prosiguió con la siembra, la cual consistió en hidratar las semillas y colocarlas en papel filtro estéril dentro de cajas Petri, posteriormente se incubaron a 35°C hasta la germinación, con un fotoperiodo de 12 hrs x 12 hrs.

Efecto de la luz en la germinación de semillas: Debido a que las parcelas se encuentran situadas en dos tipos de hábitats que se diferencian entre otras cosas, por la entrada de luz hasta la superficie del suelo, se decidió realizar una prueba para estimar la influencia de la intensidad de la luz en la germinación de las semillas de *H. schottii*. Para ello, se colectaron semillas fuera de las parcelas experimentales. Las semillas fueron separadas en lotes de 100, para ser sembradas en condiciones de laboratorio, 5 lotes de 100 a una intensidad lumínica igual a la estimada en la selva baja caducifolia ($0.8 \times 100 \text{ microeinsteins m}^{-2} \times \text{s}^{-1} \times 0.1 \text{ watts m}^{-2} \times 10 \text{ lux}$), y otros 5 réplicas, cada una de 100 semillas, en condiciones de los afloramientos calcáreos ($0.65 \times 3000 \text{ microeinsteins m}^{-2} \times \text{s}^{-1} \times 0.1 \text{ watts m}^{-2} \times 10 \text{ lux}$). Para la siembra de las semillas, se siguió el mismo protocolo que en el experimento anterior, solo que se llevó a cabo en condiciones naturales, en el Jardín Botánico regional CICY. Para simular las diferentes intensidades lumínicas, utilizamos papel china blanco, colocando varias capas del mismo hasta simular la intensidad similar a las condiciones medidas en el campo. Las estimaciones lumínicas y experimentos de germinación, se llevaron a cabo durante la temporada de la entrada de lluvias (junio), ya que es en ésta época cuando comienza la fructificación de los individuos en el área de estudio.

RESULTADOS

Identidad del taxón: Poblaciones de *Hechtia schottii* se encuentran distribuidas solamente en el área de la Península de Yucatán, en la localidad tipo (Maxcanú-Calcehtok área general), en Sotuta y Hunucmá-Sisal (todas en Yucatán) y en Xpujil (Campeche)(fig. 4). Como resultado de este proyecto, podemos indicar que la especie hasta ahora está restringida al área de la península. Afortunadamente, ya la conocemos de cuatro poblaciones.

Las poblaciones en Veracruz que se visitaron a consecuencia de este proyecto (Cerro Gordo, El Fortín, Barranca de Acazonica, carretera a Actopán, Paso de Ovejas, Plan del Río, Jalcomulco, Apazapan-Carrizal, El Mirador, Xico), fueron concentradas en cuatro visitas de las 6 programadas a este estado. No se programaron visitas a San Luis Potosí, pero estudiamos el material colectado en ese estado y corresponden a otra especie, probablemente *Hechtia mexicana* L. B. Sm.

Los taxa colectados en Veracruz probablemente representan a *H. glabra* Brand. y otra población de Jalcomulco representa *H. lindmanioides* L. B. Sm.

Demarcación de parcelas: Todas las parcelas, excepto la No. 4, se conservaron a lo largo de los censos, sin mayor alteración en sus densidades en lo que respecta a perturbaciones humanas, solo algunas plantas fueron afectadas por el fuego.

Densidad Poblacional: Se reportan el número total de individuos por parcela (tabla 1) inicial y final, porcentaje de mortalidad y el porcentaje de individuos de esa parcela con respecto al número total de individuos muestreados en todas las seis parcelas.

Los resultados indican una diferencia en el número y proporción de individuos entre los dos tipos de hábitat (fig. 5), siendo en mayor densidad aquellos en afloramiento rocosos (20.83 ind/10m²) comparados con las parcelas en selva baja caducifolia (8.34 ind/10m²).

Como se observa en la tabla 1, los porcentajes de mortalidad son bajos, excepto en la parcela no. 4, cuya alta mortalidad se debe principalmente a los fuegos periódicos que sufren las poblaciones, que ocasionó graves e irreversibles daños, debido al fuego en el verano de 1998. Los individuos que perecieron en las otras parcelas eran rosetas que tenían las bases quemadas, de quemadas posiblemente ocurridas hace 4-5 años atrás. Cabe aclarar que los totales, promedios y desviaciones estándar que se presentan en la tabla 1, no incluyen los datos de la parcela 4, con respecto al número total de individuos al final y en la mortalidad, ya que arrojaría una aún mayor desviación estándar.

Tabla 1. Número total de rosetas por parcela inicial y final, % de mortalidad y el promedio de individuos por parcela comparado con el total de individuos de todas las 6 parcelas juntas (318 ind.); AC= Afloramientos calcáreos; SBC: Selva baja caducifolia.

PARCELA	No total de individuos inicial (10 m ²)	No total de individuos final (10 m ²)	% de mortalidad	Proporción de la parcela (%)
1. AC	41	41	0	12.89
2. AC	76	74	2.6	23.90
3. SBC	16	16	0	5.03
4. AC	74	0	100	23.27
5. AC	74	76	0	23.27
6. SBC	37	36	2.7	11.64
TOTAL	318	243	5.3	100
PROMEDIO	53 ±25.2190 D.S.	48.6±25.8612 D. S.	1.06±1.4512 D. S.	16.67±7.9305 D.S.

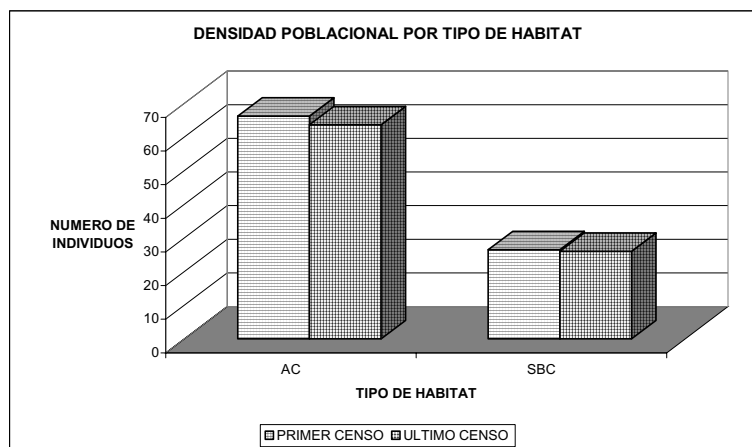


Figura 5. Densidad poblacional de *Hechtia schottii*, al principio y al final del experimento, para cada tipo de hábitat.

Proporción sexual de la población: Mediante el estudio de las flores y frutos en las rosetas, pudimos determinar los sexos de las rosetas (ramets). Aportamos aquí (fig. 6) los datos al completar el último censo (13), ya que a medida que las rosetas fueron floreciendo, mas datos fueron integrados a ésta estimación de la proporción de sexos. Aún así, hay una proporción de rosetas en las cuales no hemos podido determinar el sexo porque no florecieron antes o durante el estudio. Si las colonias no estuviesen tan agregadas, sería posible determinar el sexo de rosetas que están cercanas a otras ya identificadas. Esto se complica debido a que las rosetas una vez que alcanzan cierto tamaño, pierden la conexión a través del estolón con la planta madre.

La producción de flores masculinas se estima 2.7 veces más alta que la femeninas (por individuo), así como el número de ramas (3.4:1 masculinas:femeninas) y el número de inflorescencias que un ramet puede producir es mayor para las masculinas (7) que en las femeninas (5), así como el promedio de la producción por sexo en el tiempo de estudio, difiere entre ambos sexos (tabla 2).

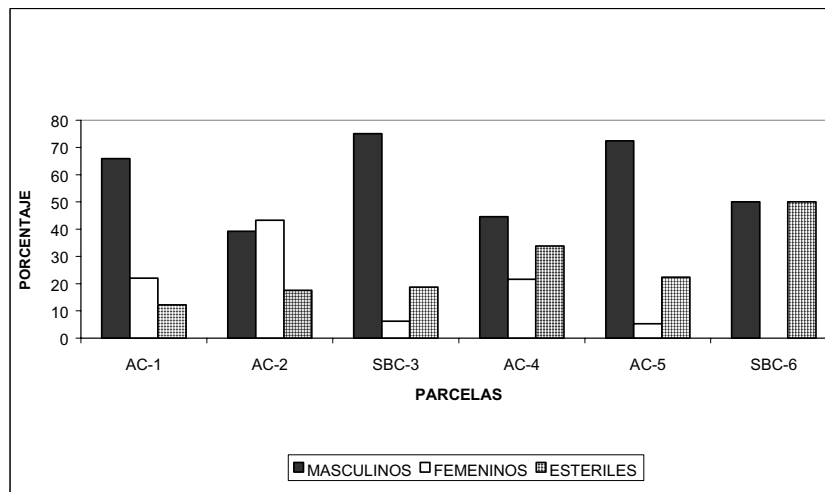


Figura 6. Proporción de ramets fértiles y estériles en *Hechtia schottii*, por parcela.

Se obtuvo una proporción aproximada de 3.28:1 individuos masculinos: femeninos (proporción sexual de la población considerando el total de los ramets), pero existen diferencias en los dos tipos de hábitat, ya que la proporción de individuos masculinos/femeninos es mucho más alta en las parcelas que se encuentran en selva baja caducifolia (fig. 6, 7), es decir, existe la tendencia a una baja proporción de individuos femeninos en las parcelas en selva baja caducifolia. La proporción de sexos está desviada hacia los individuos masculinos cuando consideramos el total de individuos en todas las parcelas. Existe una gran proporción de individuos estériles (28.27%), comparado con aquellos fértiles (71.72%), durante nuestro estudio. Cuando consideramos la proporción de sexos en el pico de floración (proporción sexual de ramets fértiles) que coincide con el censo número 13 (tabla 3, fig. 14), tenemos el 57.83% de ramets masculinos en flor, el 16.83% de ramets femeninos en flor y un 25.7% estéril, la proporción sexual en floración de la población es de 2.5:1, diferente a 3.28:1 que es la composición actual conocida como promedio en todas las parcelas estudiadas (fig. 14, tabla 3).

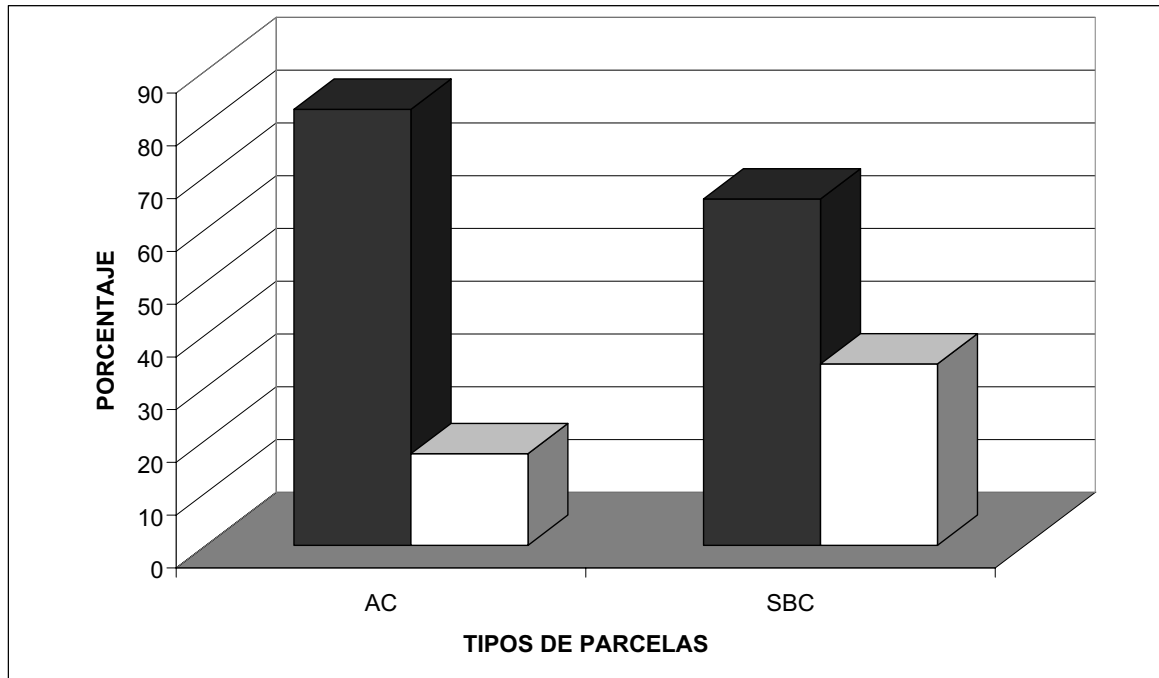


Figura 7. Porcentaje de individuos fértiles y estériles para cada tipo de parcela.

Basados en los resultados de una prueba de Chi cuadrado, donde la hipótesis nula era que la proporción de individuos masculinos y femeninos (ramets) era de 1:1, los resultados indican que la hipótesis nula es rechazada y que si existen diferencias significativas de esta proporción ($X^2 = 11.07$, $p = 0.01$); asimismo cuando comparamos las proporciones en los diferentes tipos de parcela (AC y SBC) obtenemos diferencias significativas de una proporción de 1:1 ($X^2 = 9.78$, $p = 0.01$).

El patrón de distribución de las rosetas y de los sexos de las plantas, se encuentra ilustrado en las figuras 8-13 para cada parcela. La proporción de individuos fértiles en las parcelas sobre afloramiento calcáreo es de 55.49% de plantas masculinas, 23.01% de plantas femeninas y un 21.47% de plantas estériles. Por otro lado, en las parcelas en selva baja caducifolia, tenemos un 62.5% de plantas masculinas comparado con un 3.125% de plantas femeninas y un alto porcentaje de plantas estériles (34.37%). La divergencia en la distribución y densidad en los diferentes hábitats, también se observa en las mismas figuras.

Tabla 2. Producción promedio de inflorescencias para cada roseta, para cada parcela y para cada tipo de hábitat.

PARCELA	Plantas ♂	Plantas ♀
AC-1	2.22	1.67
AC-2	1.655	1.719
SBC-3	1.25	1
AC-4		
AC-5	1.2	1
SBC-6	1.2778	0
Promedio	1.521	1.0771
AC	1.692	1.461
SBC	1.264	0.5

En referencia a la proporción de individuos fértiles (flor o fruto) de ambos sexos comparados en ambos hábitats (figs. 6, 7), observamos diferencias significativas, ya que en selva baja caducifolia se presenta una menor proporción (62.8%) de individuos reproductivos que en AC (78.85%). Cabe destacar que aún cuando si encontramos plantas en flor en las parcelas que están en selva baja caducifolia, las inflorescencias no completaban su desarrollo debido a la alta herbivoría que sufren, por lo cual solamente pocos individuos masculinos llegaban a producir flores. Igualmente, no observamos frutos en las parcelas de SBC. Asimismo, las plantas en estos ambientes más sombríos, presentan mayor porte (largo de hoja $X=103.81$ cm) que aquellas creciendo en lugares más expuestos ($X= 71.49$ cm). Esta tendencia en la elongación y etiolación de plantas xerófitas en ambientes sombríos es común en muchas plantas suculentas.

Tabla 3. Proporción de plantas masculinas-femeninas de acuerdo al sexo del ramet y durante al pico de floración (activas, censo 13).

PARCELA	Rosetas Masculinas	Rosetas Femeninas	Masculinas/ Femeninas	Masculinas Activas	Femeninas Activas	Masculinas /femeninas activas
AC-1	27	9	3	27	9	3
AC-2	29	32	0.90625	28	31	0.90323
SBC-3	12	1	12	11	1	11
AC-4	33	16	2.0625	0	0	0
AC-5	55	4	13.75	52	4	13
SBC-6	18	0	100	17	0	100
AC	36	15.25	2.36066	26.75	11	2.43182
SBC	15	0.5	30	14	0.5	28

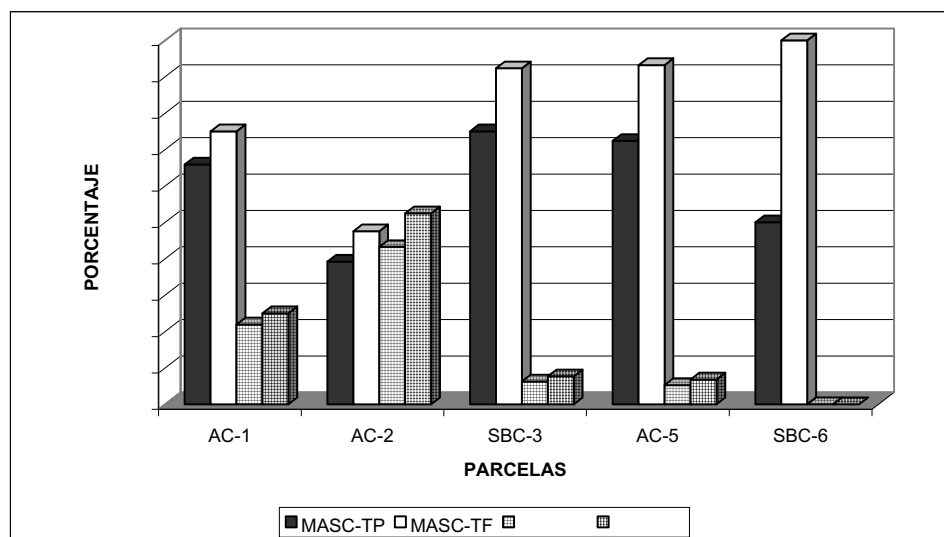


Figura 14. Proporción de plantas masculinas:femeninas de acuerdo al total de plantas de la población (TP) y de acuerdo al total de plantas fértiles (TF), para cada parcela.

Crecimiento de las inflorescencias: Se trataron de medir tantos individuos como fue posible para estimar el crecimiento de las inflorescencias y producción de ramas en cada morfo, pero solo tenemos datos completos para 5 individuos de cada sexo. Los resultados indican que las inflorescencias masculinas (tabla 4), tienen una tasa de crecimiento (o elongación) de 2.341 cm/día, comparadas con 2.635 cm/día en inflorescencias femeninas (tabla 5). Por otro lado, la producción de ramas en inflorescencia masculinas (0.381 ramas/día) no difiere del mismo parámetro en las femeninas (0.362 ramas /día). No consideramos que la elongación de la inflorescencia difiera entre ambos morfos basados en el pequeño tamaño de la muestra.

Tabla 4. Crecimiento de las inflorescencias y producción de ramas por día, en plantas masculinas de *Hechtia schottii*.

Individuo	Periodo de medición	Crecimiento registrado (cm)	# de ramas producidas	cm/día	ramas/día
a	137	2.65	35	1.934	0.255
b	106	1.95	28	1.839	0.264
c	58	1.63	30	2.810	0.517
d	58	2.24	35	3.862	0.603
e	137	1.75	36	1.277	0.263
Promedio	99.2	2.044	32.8	2.341	0.381
Desv. Est	35.493	0.3667	3.187	0.904	0.149

Tabla 5. Crecimiento en las inflorescencias y producción de ramas por día, en rosetas femeninas de *Hechtia schottii*.

Individuo	Periodo de medición	Crecimiento registrado (cm)	# de ramas producidas	cm/día	ramas/día
a	58	1.02	20	1.758	0.3445
b	58	2.13	28	3.672	0.483
c	106	2.08	28	1.962	0.264
d	58	2.26	27	3.896	0.466
e	106	2	26	1.887	0.245
Promedio	77.2	1.898	25.8	2.635	0.362
Desv Est	23.515	0.447	2.993	0.943	0.099

Fenología: Se llevaron a cabo censos mensuales y bimensuales, dependiendo de la floración observada a lo largo del año. Cuando estaban en un pico de floración, lo realizamos mensualmente. Los censos se llevaron a cabo en todas las 6 parcelas, en todos los individuos marcados. Los datos de la parcelas 4, están representado hasta el censo siete.

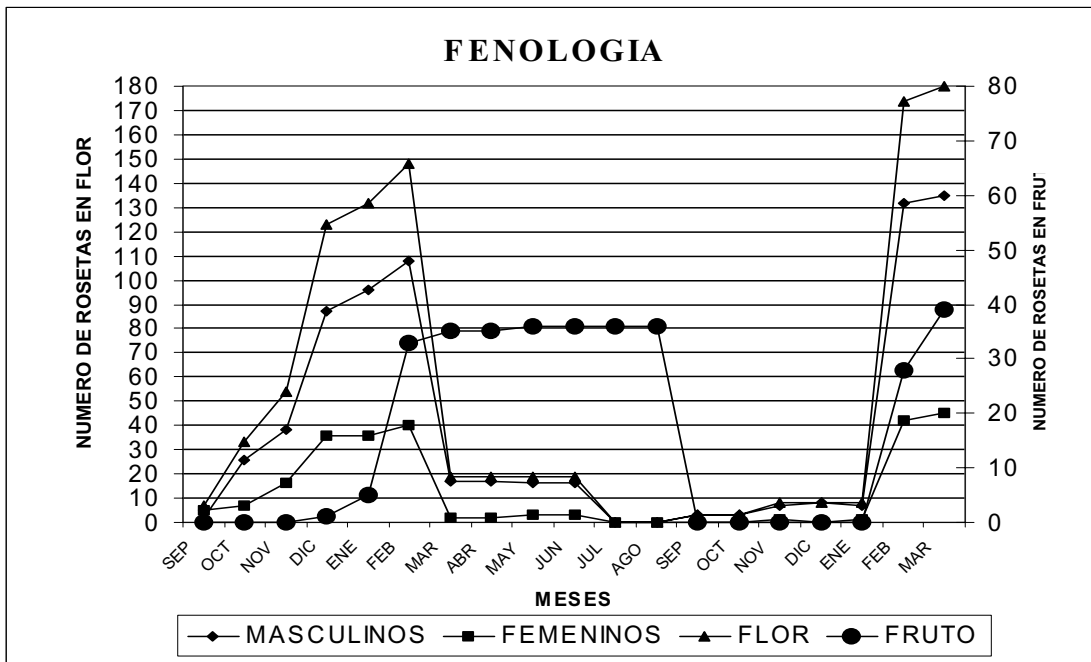


Figura 15. Fenología de *Hechtia schottii* durante el período septiembre 97 a marzo 99.

Como indican los resultados (fig. 15), las poblaciones presentan una fenología característica de plantas de sitios deciduos o secos, que florecen en la estación de sequía y fructifican durante la estación de lluvias o al comienzo de éstas. Las poblaciones de *Hechtia schottii* florecen principalmente en el pico de la época seca (noviembre-abril), con fructificación concentrado mayormente desde marzo hasta octubre, antes y durante el periodo de lluvias. También observamos en los resultados, que hay más plantas masculinas en flor que femeninas, tal como lo discutimos en la sección de proporción de sexos.

Biología floral: Las inflorescencias femeninas son más cortas y con menos ramas (tabla 6), así como con menos flores que las masculinas. A consecuencia de esto, el número de flores masculinas por parcela es mayor. El tamaño de las flores entre morfos no difiere en su longitud, pero se observa más variación en los parámetros estimados en las flores femeninas (tabla 8).

Ambas flores tienen antesis diurna, estando abiertas aproximadamente por 12 horas, abriendo las femeninas antes que las masculinas (tabla 9). El estigma está receptivo ca. 2 hrs después de la apertura floral, el polen está disponible en aproximadamente el mismo tiempo. Hay variaciones en estos parámetros, que difieren en la época del año. Al parecer, basados en nuestras observaciones de campo, cuando las condiciones la temperatura es más baja, las flores abren más temprano. Llegamos a registrar flores masculinas abriendo a las 1:40 AM, pero el polen siempre está disponible al amanecer. Ambos morfos tienen una fragancia suave, dulce, que no es detectable en horas de la tarde y perdura pocas horas (1-2 hrs) después de haber sido removido el polen, en las femeninas la antesis dura mucho más que en los machos la fragancia perdura hasta el atardecer. No se registró la emisión de fragancias en horas de la noche. El polen es removido en aproximadamente una hora, el estigma dura receptivo (gomoso) por más horas, y luego de la visita de varias especies de insectos, las hormigas se alimentan del néctar en la base interna de los pétalos de las femeninas.

Las flores femeninas tienen un ovario globoso, con un estigma corto pero con los lóbulos (3) extendidos, de color blanco y apariencia pegajosa; poseen además, 6 estaminodios sin anteras, unidos a la base de los pétalos. Los pétalos son blancos en ambos morfos y las flores son sésiles. Las flores masculinas presentan 6 estambres, con tecas verde y polen amarillo, con deshincencia longitudinal; los pétalos son blancos y posee un ovario vestigial relativamente más pequeño que el de las plantas femeninas (tabla 8). No pudimos observar nectarios pero si hay secreción de néctar en ambos morfos, mas copioso en las femeninas, pero la poca cantidad que producen impidió estimarlos con las micropipetas o con absorción en papel de filtro.

La longevidad de las inflorescencias es también diferente para ambos morfos, teniendo mas probabilidad de una longevidad larga las masculinas que las femeninas (tabla 10). Hay variación en el número de óvulos que presenta cada lóculo en las 30 flores medidas (ver tabla 8), pero la producción o amarre de frutos es alta, así como el promedio número de semillas por fruto (evaluados en 40 frutos, ver tabla 10).

Tabla 6. Producción promedio de flores y ramas en inflorescencias femeninas y masculinas para cada roseta.

Parcela	No. Total Individuos masculinos	No. Total Individuos femenianos	No. de ramas masculinas	No de ramas femeninas	Promedio de ramas por planta masculinas en flor	Promedio de ramas por planta femeninas en flor
1. AC	27	9	1457	265	53.963	29.4444
2. AC	28	31	1173	1191	41.8929	38.4194
3. SBC	11	1	302	10	27.4545	10
4. AC	24	13	938	600	39.0833	46.1538
5. AC	52	4	1717	100	33.0192	25
6. SBC	17	0	690	0	40.5882	0
PROM	22.5	7.5	1067.8	313.2	39.3836	20.5728

Tabla 7. Producción de flores en las parcelas y por individuo en cada morfo.

Parcela	No. de flores masculinas total por parcela	No. de flores femeninas total por parcela	No. de flores masculinas por individuo	No. de flores femeninas por individuo
1. AC	158666	20585.2	5876.52	2287.24
2. AC	75140.4	92516.9	2683.58	2984.42
3.SBC	32887.5	776.8	2989.78	7
4. AC	101930	46608	4247.06	3585.23
5. AC	186980	7768	3595.76	1942
6. SBC	75140.4	0	4420.02	7
PROM	105763	24329.4	3913.13	1445.53

* Nota. Cabe aclarar que en los promedios, no se encuentran incluidos los datos de la parcela 4 (AC), debido que los individuos de esta parcela murieron a consecuencia de una quema realizada por los campesinos de la comunidad.

Tabla 8. Tamaño y forma promedio de las partes florales femeninas y masculinas en 30 flores de cada morfo de *Hechtia schottii* (medidas promedio y desviación estándar en largo x ancho en mm). [Cuando hay una sola medida se refiere al largo]

Femeninas	Flor	Bráctea floral	Sépalos	Pétalos	Ovario	Estigma (largo)	# óvulos/lóculo	Estaminodio (largo)
	6.4±0.4 x 3.6±0.6	3.8 ±0.6 x 4.3±0.7	4.0± 0.4 x 3.1± 0.6	4.6± 0.4 x 3.4±0.3	4.5 ± 0.8 x 2.2± 0.5	1.8±0.3	7.7±3.4	4.9±1.9
Masculinas	Flor	Bráctea floral	Sépalos	Pétalos	Pistilodio	Estigma	Filamentos	Anteras
	6.1±0.6 x 3.4± 0.4	3.4±0.7 x 3.1± 0.8	3.4±0.5 x 2.3 ± 0.4	4.4± 0.6 x 3.4±0.4	1.8±0.3 x 1.3±0.3	1.1±0.2	3.5±0.5	1.7± 0.4 x 0.8± 0.4

Tabla 9. Hora de antesis, número de flores abiertas por hora, por sexo, por día en *Hechtia schottii*.

HORA	No DE FLORES ABIERTAS	POLEN DISPONIBLE
5:50 AM	99	NO
6:20 AM	99	NO
6:55 AM	105	SI
7:25 AM	105	SI
8:50 AM	105	NO
9:20 AM	105	NO
10:35 AM	105	NO
11:15 AM	105	NO
4:02 PM	48	NO
4:32 PM	48	NO
14-Nov-98		
HORA	No. DE FLORES ABIERTAS	ESTIGMA RECEPTIVO
05:40 AM	84	NO
06:10 AM	84	NO
06:45 AM	137	SI
07:15 AM	137	SI
07:50 AM	140	SI
08:20 AM	140	SI

HORA	No DE FLORES ABIERTAS	ESTIGMA RECEPTIVO
5:50 AM	4	NO
6:20 AM	4	NO
6:55 AM	4	SI
7:25 AM	4	SI
8:50 AM	4	SI
9:20 AM	4	SI
10:35 AM	4	SI
11:15 AM	4	SI
4:02 PM	0	NO
4:32 PM	0	NO
14-Nov-98	PARCELA	# Inflorescencias
HORA	AC	
05:40 AM	AC	25
06:10 AM	SBC	14
06:45 AM	AC	34
07:15 AM	AC	44
07:50 AM	SBC	8
08:20 AM	PROMEDIO	25.5

21-Nov-97

HORA	No DE FLORES ABIERTAS	POLEN DISPONIBLE
04:15 AM	23	NO
04:45 AM	23	NO
05:15 AM	23	NO
05:45 AM	23	NO
06:15 AM	23	NO
06:45 AM	23	NO
08:45 AM	23	SI
09:15 AM	23	NO
09:45 AM	23	NO
10:15 AM	23	NO
10:45 AM	23	NO
11:15 AM	23	NO
12:35 AM	23	NO
01:06 PM	23	NO

21-Nov-97

HORA	No DE FLORES ABIERTAS	ESTIGMA RECEPTIVO
04:15 AM	47	NO
04:45 AM	47	NO
05:15 AM	77	NO
05:45 AM	77	NO
06:15 AM	77	NO
06:45 AM	77	NO
08:15 AM	77	SI
09:15 AM	77	SI
09:45 AM	77	SI
10:15 AM	77	SI
10:50 AM	77	SI
11:20 AM	77	
12:35 PM	77	
01:05 PM	77	

Tabla 10. Probabilidad de longevidad de la inflorescencia y de la capacidad de producción de frutos y de semillas para cada metro de inflorescencia en rosetas femeninas.

No. de flores por cada metro de inflorescencia femenina	Porcentaje de amarre de fruto, según los resultados de la prueba de cruzamientos en la polinización natural		Número promedio de frutos esperados por metro de inflorescencia
1361.459	95.5		1300.194
Número promedio de semillas por fruto	Número promedio de semillas esperados por metro de inflorescencia	% apertura de flores/día	Número de días probables de permanencia de las flores
25.21	32777.9	3.47	28.78

Tabla 11. Probabilidad de permanencia de la inflorescencia con flores disponibles, y de la capacidad de producción de polen para cada metro de inflorescencia en rosetas masculinas.

No de flores por cada metro de inflorescencia masculina	% de apertura de flores/día	Número de días probables de permanencia de las inflorescencias
1361.459	2.96	33.755

Insectos visitantes: Los insectos comenzaron a visitar las flores antes de la hora de antesis. Hay una secuencia en la visita de los grupos de insectos, en particular en las flores masculinas, ya que las femeninas tienen menos visitas en lo que respecta a diversidad y cantidad de insectos.

En la primera observación de la visita de insectos, capturamos un total de 62 durante el día (12 hrs), donde el 76% fueron colectados en flores masculinas y el 24% en flores femeninas; de éstos solamente 17 transportaban polen, de los cuales 15 fueron capturados en flores masculinas y sólo 2 en flores femeninas. Las especies capturadas se detallan en la tabla 13, donde encontramos 4 especies entre exóticas y nativas.

Tabla 13. Especie de insecto, número de individuos colectados de cada uno con polen y polen que portaban además de *Hechtia schottii*.

Insecto sp.	No. de individuos colectados	Polen que transportan
<i>Apis mellifera</i>	8	<i>H. schottii</i> + 7 spp.
<i>Trigona fulviventris</i>	4	<i>H. schottii</i> + 2 spp.
<i>Partamona bilineata</i>	2	<i>H. schottii</i> + 2 spp.
<i>Nannotrigona perilampoides</i>	3	<i>H. schottii</i> + 3 spp.

Como indican los resultados, las cuatro especies de insectos que portaban polen visitan flores masculinas de *Hechtia schottii* pero igualmente visitan otras especies que se encuentran en flor en la misma época de floración de la especie en estudio.

Los resultados comparativos de las cargas total de polen de las tres especie nativas arriba mencionadas (tabla 14), fueron estudiadas para comparar si alguna de ellas era mas eficiente transportando más cantidad de polen que las otras. Los resultados del ANOVA demuestran (y tomándolo de una manera conservativa basada en las diferencias de tamaño, pecoreo, horas de pecoreo, etc.), que no hay diferencias significativas en la carga que transportan (tabla 15).

Tabla 14. Especies nativas de insectos y carga de polen (granos/ml) y promedio de la carga por especie.

Individuos	<i>Partamona bilineata</i> (<i>Melipona negra</i>) Granos de polen/ml	<i>Trigona fulviventris</i> (<i>Melipona naranja</i>) Granos de polen/ml	<i>Nannotrigona perilampoides</i> (<i>Melipona chica</i>) Granos de polen/ml
Individuo 1	30,933.33	22,666.67	10,600
Individuo 2	13,066.67	80,133.33	9,733.33
Individuo 3	44,400	-	13,533.33
Individuo 4	46,533.33	-	-
Σ	134,933.33	102,800	33,866.66
Promedio	33733.33	51400	11288.89

Tabla 15. Resultados del ANOVA comparando las cargas de polen en tres especies nativas de la comunidad de abejas del área de estudio.

FUENTE DE VARIACION	GL	SC	CM	FC
Tratamientos	2	2.021704 x109	1.010852 x10 ⁹	2.56
Error	6	2.371709 x109	3.9528483 x108	
Total	8	4.393413 x109		

Ft = 5.14

Nota: En vista de los resultados obtenidos, también se realizó una prueba de Comparación Medias y se obtuvieron los mismos resultados, no existen diferencias en la carga de polen entre las tres especies *Partamona bilineata*, *Trigona fulviventris*, y *Nannotrigona perilampoides*.

Estrategia reproductora: Los resultados de los cruces controlados en el campo para determinar la estrategia reproductora de la especie, demostraron en el primer año

Tabla 16. Resultados de cruces controlados en flores femeninas (F) y masculinas (M) el 12 y 20 de noviembre de 1998.

Cruces	No. yemas	No. frutos	Porcentaje de Fecundación
PN F	222	212	99.5
PN M	2771	0	0
PA F	431	152	35.27
PA M	1087	0	0
AF F	11	0	0
AF M	10	0	0
FC F	21	14	66.67
FC M	10	0	0
AP F	7	0	0
AP M	5	0	0

Tabla 17. Resultados de cruces controlados en flores femeninas (F) y masculinas (M) el 22 de febrero de 1999.

Cruces	No. yemas	No. frutos	Porcentaje de Fecundación
PN F	1396	1396	100.0
PN M	976	0	0
PA F	203	0	0
PA M	223	0	0
AF F	6	0	0
AF M	8	0	0
FC F	6	0	0
FC M	7	0	0
AP F	8	0	0
AP M	6	0	0

Tabla 18. Peso seco de frutos y semillas y cantidad de semillas por fruto y por carpelo.

Peso seco de 40 frutos (g)	peso seco de 100 semilla (g)	Peso seco por fruto (g)	Peso seco por semillas (g)
1.19	0.8	0.02975	0.0008

Total de semillas en 100 frutos	Total de semillas por fruto	total de semillas por carpelo
2,521	25.21	8.4

Viabilidad de semillas de *Hechtia schottii*: Se realizaron estudios de viabilidad por un periodo de un año. Los resultados sugieren una alta viabilidad en el periodo estudiado (100%), solo decreciendo hasta un 97% después de un año (fig. 16). Durante 5 meses no hay cambios en el tiempo que tardan las semillas en germinar, el cual se incrementa levemente de 5 a 7 días después de 5 meses, cuya diferencia es poco significativa.

La germinación en el laboratorio es alta, pero en condiciones naturales observamos

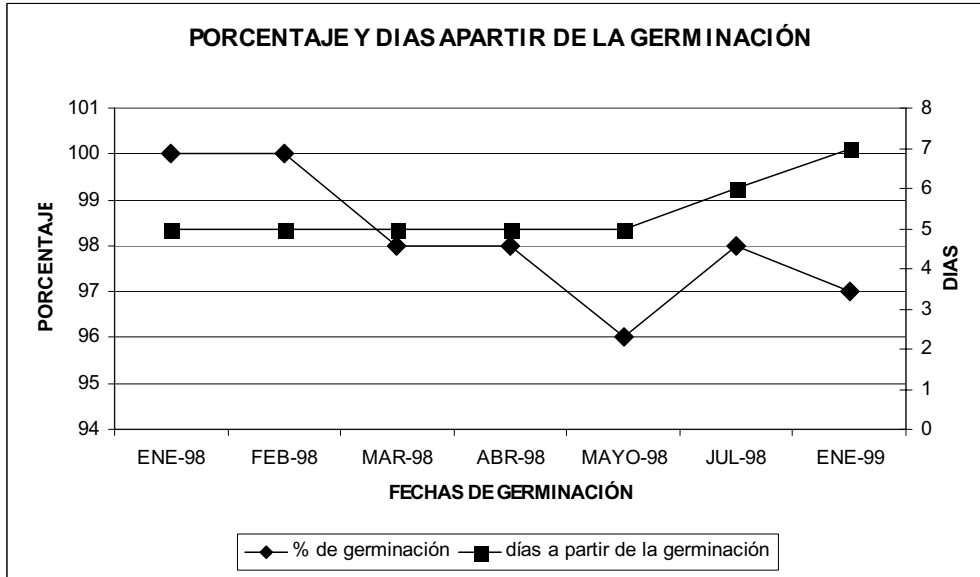


Figura 16. Porcentaje de viabilidad de semillas de *Hechtia schottii* durante un año (Enero 98-Enero 99), y días que transcurren para la germinación.

un escenario diferente, donde solo encontramos que plántulas en los resquicios de las rocas en una proporción muy baja. En las 6 parcelas estudiadas, solo conseguimos 5-6 plántulas en total, lo cual demuestra que posiblemente el fuego y la lluvia, son los factores limitantes en el reclutamiento de nuevos individuos vía semilla. Asimismo, no observamos predación de semillas, pero nuestras observaciones no fueron continuas, por lo que no podemos considerar este factor como importante en la pérdida de semillas en condiciones naturales.

Efecto del fuego en la germinación de semillas: Resultados de los tratamientos a diferentes temperaturas (tabla 19), así como diferentes tiempos de exposición a cada temperatura, no mostraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación de las semillas. Posiblemente las temperaturas usadas para estudiar este efecto, así como el tiempo de exposición, no fueron representativos de las condiciones de los fuegos periódicos que sufren las poblaciones en el área. Por ello, decidimos una estrategia diferente, colectando semillas después de las quemadas del año 1998. En este experimento (tabla 20), los porcentajes de germinación fueron marcadamente menores, comparados con los tratamientos en el laboratorio. Estos resultados posiblemente indiquen que las temperaturas y los tiempos de exposición de las semillas durante una quema en el campo, son mucho

mayores a los usados en el laboratorio, por lo que este segundo experimento (tabla 20) representa de una forma mas fiel las condiciones de campo.

Tabla 19. Promedio de germinación de semillas de *Hechtia schottii* a diferentes temperaturas y tiempo de exposición.

Tratamiento Temp/tiempo	No. de semillas	No. de semillas germinadas	% de Germinación
120°C /10 min	250	240	96
120°C / 5 min	250	243	97.2
100°C/ 10 min	250	250	100
100°C/ 5 min	250	249	99.6
80°C/ 10 min	250	247	98.8
80°C/ 5 min	250	244	97.6
60°C/ 10 min	250	241	96.4
60°C/ 5 min	250	247	98.8

Tabla 20. Promedio de germinación para cada grupo de semillas de *Hechtia schottii*, colectadas en cuatro diferentes parcelas quemadas en Calcehtok, Yucatán.

Tratamiento	No. semillas	No. semillas germinadas	% Germinación
Parcela 1	330	34	10.3
Parcela 2	22	3	13.64
Parcela 3	9	0	0
Parcela 4	41	5	12.2
Total	402	42	10.45

Efecto de la luz en la germinación de las semillas: Los experimentos diseñados para probar el efecto de la luz en la germinación de semillas, desafortunadamente no resultaron, ya que tuvimos problemas de contaminación por hongos. Estamos en la elaboración de un nuevo protocolo para esterilizar las semillas, pero aún no tenemos los resultados. Se presentaran e incluirían en las publicaciones que se generen con los resultados de este proyecto.

DISCUSION

Las densidades poblacionales de *Hechtia schottii* en el sitio de estudio están correlacionadas con las condiciones ambientales, en especial tipo de suelo y calidad y cantidad de luz. En los sitios donde se desarrolla vegetación tipo selva baja caducifolia, vemos que las plantas están en menor densidad, son de mayor tamaño, las hojas son menos suculentas, las plantas producen menos inflorescencias, las cuales difícilmente cumplen su papel reproductivo al estar sometidos a una intensa herbívora. Plantas en los afloramientos calcáreos expuestos, crecen hasta alcanzar un tamaño mas pequeño, pero presentan mayores densidades poblacionales, mayor floración y fructificación.

Las proporciones entre individuos fértiles e individuos estériles (ramets no floríferos), indica que hay diferencias entre los dos tipos de hábitat. Cuando consideramos el número total de ramets (fértiles y estériles juntos), existen diferencias de la densidad poblacional, con una tendencia a la disminución en ambientes de selva baja caducifolia. Aún cuando registramos individuos fértiles (en flor) de ambos sexos en las parcelas de SBC, las inflorescencias producidas mostraron un alto grado de herbívora. .

Una razón para explicar las diferentes proporciones de sexos (considerando el total de ramets en la población) entre los hábitats, es la posibilidad de eventos de colonización diferentes, siendo más reciente en aquellos sitios donde la cantidad de individuos estériles es mayor. Otro factor que puede influenciar estas proporciones, es el fuego, ya que las rosetas basales son usualmente las primeras en desaparecer, disminuyendo la proporción de plantas estériles, ocasionando una mayor proporción de plantas fértiles, ya que si el centro de la roseta no se quema, son capaces de seguir floreciendo (observaciones personales).

Las plantas masculinas son mas abundantes que las femeninas en la época de floración, lo cual es al patrón general de especies dioicas (Hoffman & Allende, 1984; Vasiliauskas & Aarssen, 1992; Allen & Ants, 1993; Forfang & Olesen, 1998), producen más inflorescencias con mas flores y duran más tiempo en floración. Sin embargo, el tiempo de anthesis es similar, igual que la duración de cada flor individual. Igualmente, las inflorescencias tiene en promedio una mayor longitud y una tasa de crecimiento más alta que las femeninas, patrón igualmente observado en otras plantas dioicas (Cipollini & Whigham, 1994).

Las plantas de ambos morfos son visitadas por varias especies de insectos, los cuales usan el polen y néctar como recompensas. Al menos dos especies de abejas son melíferas en el área y, de acuerdo a la cuantificación y estudios cualitativos del polen que colectan, ninguna especie de insecto es exclusiva de *Hechtia schottii*, por lo cual podemos sugerir que esta especie vegetal es generalista, así como los insectos que visitan al gremio de plantas melíferas de la zona.

Los insectos que visitan las inflorescencias masculinas visitan varias flores por rama, buscando más polen en flores cercanas, antes de pasar a otra inflorescencias. La tasa de visita es alta (xx insectos/min). El polen es removido en aprox. 1 hr, momento cuando las anteras exponen su color verde y asumen una posición péndula, como indicadores para los insectos de la carencia de recursos. Aún así, hay polen remanente en las anteras aún después de los cambios morfológicos posteriores a la visita de los insectos (G. Chuc, en prep.).

En las inflorescencias femeninas hay menor número de flores abiertas por día, ya que a pesar de ser el mismo porcentaje que las flores masculinas, el número es menor. Observamos menor tasa de visita de insectos (30 min. XX insectos/7min), y los cambios

morfológicos de las flores son en horas de la tarde, cuando el estigma deja de mostrar una apariencia gomosa. Es muy común observar hormigas en la parte interna de la flores femeninas al pasar la hora de antesis, alimentándose presumiblemente de néctar. Considerando el número de flores y la cantidad de polen producido por cada antera, así como la carga de polen de *Hechtia schottii* en los insectos colectados, consideramos que la especie al estar en flor en casi todo el año y ser visitada por insectos melíferos del área, constituye una especie importante pero no principal, como fuente de néctar y polen en el área.

Las poblaciones en el área de estudio son morfológica y funcionalmente dioicas y requieren de polinización cruzada, con insectos diversos como vectores. El sistema reproductivo como producto de los cruces controlados realizados en el campo (4 juegos de cruces), reveló durante el primer año problemas experimentales, ya que obtuvimos frutos en PA y FC en plantas femeninas. Al revisar el montaje del experimento, notamos que las bolsas de papel habían sido perforadas probablemente por hormigas, así que para el siguiente año, cambiamos el material de las bolsas de polinización por bolsas de tela. El segundo conjunto de resultados de los cruces controlados, demuestra que la especie es funcionalmente dioica, al obtener solamente frutos en los cruces de PN en plantas femeninas.

Los filamentos remanentes (estaminodios), los cuales no tiene anteras, no presentan polen visible cuando observamos un promedio de 30 flores en el microscopio estereoscópico. Igualmente, los pistilodios tienen una región estigmática remanente muy reducida y los cruces efectuados (AF Y FC) demuestran que no es funcional. En lo que respecta a las semillas, basados en los resultados del amarre de fruto, porcentaje de germinación y resistencia al fuego de las semillas, podemos sugerir que el cuello de botella de la población en lo que se refiere a la producción de nuevos propágulos originados vía semilla, es la alta tasa de mortalidad por causa del fuego y probablemente, la poca disponibilidad de sitios propicios para la germinación de las mismas, combinado con las restricciones hídricas. Por otro lado, la producción de estolones que dan origen a rosetas o ramets basales, parece ser la propagación que asegura el éxito de la especie en el sitio estudiado.

Resultados de este estudio tienen muchas aplicaciones tanto en el campo de la biología de la reproducción, evolución de estrategias reproductoras, en la taxonomía del género y la familia y en el aspecto ecológico de las poblaciones de substratos calcáreos con fuegos periódicos.

Los aportes más importantes de este estudio son que constituye el primero en demostrar la estrategia dioica en el campo de una especie de bromelia, la relación entre el hábitat y el papel de la sucesión en la dinámica de las poblaciones de la especie, ya que al recuperarse la vegetación original (selva baja caducifolia), las poblaciones de *Hechtia schottii* han ido desapareciendo. Además, remarcamos la importancia relativa de la especie en la comunidad de insectos melíferos del área y documentamos la distribución geográfica de la especie.

CONCLUSIONES

El área de estudio fue, desde principios de siglo hasta 20-30 años atrás, una zona que fue talada para la siembra de *Agave fourcroydes* (henequén); una vez que el cultivo de este renglón se detuvo en el área norte de la Península (ca. 1960), las áreas comenzaron un proceso de recuperación, lo cual impuso nuevas condiciones micro ambientales para las plantas que se habían establecido a consecuencia de la tala. El efecto del avance aparente de la vegetación original, está causando efectos graves en las poblaciones de *Hechtia schottii*. Asimismo, el efecto del fuego en la germinación de semillas sumado a la baja capacidad reproductiva de los individuos en ambientes lumínicos bajos, son factores que están afectando directamente a disminuir las densidades poblacionales de esta especie. La estrategia reproductora de polinización cruzada obligada entre los morfos, aunado al avance de la selva baja, a la poca germinación y los fuegos periódicos, ponen en riesgo a las poblaciones al disminuir la capacidad de polinización, la probabilidad de reproducción sexual y asexual, lo que puede conducir a una disminución de la diversidad genética en las poblaciones.

Proponemos que las poblaciones sean preservadas ya que presentan una gran susceptibilidad a condiciones ambientales y al fuego. Recomendamos fuertemente que no se produzcan quemadas intensivas, ya que el daño es en muchos casos irreversible, con pérdida total de los individuos. Asimismo creemos, que debemos hacer más estudios similares a este en las poblaciones de Sotuta y Xpujil, para evaluar a que presiones selectivas están siendo sometidas y comparar los efectos de las mismas. Esta última población sufrió grandes daños debido a la explotación de yeso en el mismo lugar donde la población se desarrolla. Igualmente, tanto la nueva carretera Mérida-Uxmal y la cantera presente en el área, son grandes amenazas, no solo para la especie en estudio, sino para aquellas que se encuentran confinadas a los suelos calcáreos.

BIBLIOGRAFIA

- Cipollini, K. L. & E. W. Whigham. 1994. Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Am. J. Bot.* 81: 65-75.
- Forfang, A. and J. M. Olesen. 1998. Male-biased sex ratio and promiscuous pollinations in the dioecious island tree *Laurus azorca* (Lauraceae). *Pl. Syst. Evol.* 212: 143-157.
- Hoffman, A. J. & M. C. Alliende. 1984. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. *Oecologia* 61: 109-114.
- Lenz, L. W. 1995. A new species of *Hechtia* (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) from the Cape region, Baja California Sur, Mexico. *Aliso* 14(1): 59-61.
- Martinelli, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southern Brazil. Doctoral Dissertation. University of St. Andrews, England.
- Palací, C. 1997. A systematic revision of the genus *Catopsis* (Bromeliaceae). Doctoral dissertation, University of Wyoming, Laramie. USA.
- Smith, L. B. 1934. Geographical evidences on the lines of evolution in the Bromeliaceae. *Botanischer Jahrbuch* 66: 446-468.
- Smith, L. B. & Downs. 1974. Bromeliaceae (Pitcairnioideae), Flora Neotropica Monographs 14: 1-658. Hafner Press, NY.
- Vasiliauskas, S. A. & L. W. Aarssen. 1992. Sex ratio and neighbor effects in monoespecific stands of *Juniperus virginiana*. *Ecology* 73: 622-632.