



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"Aspectos de la ecología reproductiva de *Haematoxylon campechianum* L."

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA
PRESENTA

LAURA PÉREZ DEL VALLE CUNILLÉ

DIRECTOR DE TESIS
DR. LAURO LÓPEZ MATA



MÉXICO, D.F.



2001

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Aspectos de la ecología reproductiva de Haematoxylon campechianum L.

realizado por Laura Pérez del Valle Cunillé

con número de cuenta 7951258-9 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Lauro López Mata.

Propietario

M. en C. Nelly Diego Pérez.

Propietario

Biól. Rosalinda Medina Lemos.

Suplente

Biól. David Benavides Velázquez.

Suplente

Dr. Juan Núñez Farfán.

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de BIOLOGIA

Edna María Suárez Díaz

Dra. Edna María Suárez Díaz.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

DEDICATORIA

A mis padres
a los que amo profundamente.

A mis hermanos:
Angeles, Fidel y Francisco
con mucho cariño por todo lo compartido.
En especial a la memoria de mi hermana Miriam
a quien siempre llevaré en mi corazón y en mi pensamiento.

A mis queridos sobrinos:
Iván, José Antonio, Héctor, Gerardo, Daniela y Laura.

A mis dos amores Jesús y Emiliano.
Gracias por formar parte de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Lauro López Mata por haber aceptado dirigir mi trabajo de tesis. A pesar del tiempo transcurrido, pude contar con su apoyo para concluir este trabajo en el cual se vieron involucrados grandes amigos a los que quiero profundamente.

También agradezco a la M.en C. Nelly Diego, a la Biól. Rosalinda Medina, al Biól. David Benavides y al Dr. Juan Núñez Farfán haber aceptado fungir como sinodales. Gracias por el tiempo y por las sugerencias vertidas.

Al Dr. Juan Manuel Labougle por la determinación positiva de *Trigona pectoralis*, *Trigona fulviventris* y *Trigona fuscipenis*.

A mis queridos amigos Lupis y Héctor por todo el apoyo logístico y por su amistad.

Al Ing. Felipe Macedo Gómez por su ayuda en la edición final de este trabajo.

A mis queridas Gordionas por todo el apoyo que he recibido de ustedes durante toda mi vida.

A la familia Palma, mi familia también, por el apoyo que he recibido de todos y cada uno de ustedes en estos últimos años..... gracias.

A mi compañero Jesús con el que he compartido grandes alegrías y tristezas gracias por tu apoyo, cariño y comprensión.

Y como dice el dicho...

"MAS VALE TARDE QUE NUNCA"

CONTENIDO

Contenido.....	i
Indice de figuras.....	ii
Indice de tablas.....	iii
INTRODUCCION Y ANTECEDENTES.....	1
OBJETIVOS.....	4
MATERIALES Y METODOS.....	5
La especie estudiada.....	5
Descripción del área de estudio.....	7
Infraestructura y equipo.....	8
Patrón de floración y fructificación.....	9
Biología floral.....	9
Evaluación de la fecundidad.....	10
RESULTADOS.....	11
Patrón de floración y fructificación.....	11
Biología floral.....	12
Antesis.....	12
Visitantes o polinizadores potenciales.....	12
Polinización.....	14
Evaluación de la fecundidad.....	15
DISCUSION.....	21
CONCLUSIONES.....	26
LITERATURA CITADA.....	27

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1.	Distribución geográfica conocida de <i>Haematoxylon campechianum</i>	6
Figura 2.	Localización geográfica del área de estudio.....	7
Figura 3.	Diagrama ombrotérmico de la estación climatológica Puerto Morelos 1980. Coordinación General de Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. (cf. spp. Carta de climas Mérida. Secretaría de Programación y Presupuesto.....	8
Figura 4.	Frecuencia de visitantes o posibles polinizadores de <i>Haematoxylon campechianum</i>	14
Figura 5.	Cambio en el número de botones, flores y frutos como función del tiempo de <i>Haematoxylon campechianum</i>	16
Figura 6.	Cambio en el peso de botones, flores y frutos como función del tiempo. de <i>Haematoxylon campechianum</i>	16
Figura 7.	Número promedio de frutos y sus desviaciones estándar en función del tiempo para <i>Haematoxylon campechianum</i>	17
Figura 8.	Peso promedio de frutos y sus desviaciones estándar. en función del tiempo para <i>Haematoxylon campechianum</i>	18
Figura 9.	Longitud promedio del raquis y sus desviaciones estándar en función del tiempo para <i>Haematoxylon campechianum</i>	18
Figura 10.	Peso promedio del raquis y sus desviaciones estándar en función del tiempo para <i>Haematoxylon campechianum</i>	19
Figura 11.	Tamaño promedio del fruto y sus desviaciones estándar en función del tiempo para <i>Haematoxylon campechianum</i>	20

Figura 12. Número promedio de semillas maduras y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechianum*..... 20

Figura 13. Número promedio de semillas abortadas y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechianum*..... 21

Tabla 1. Número total y frecuencia de visitantes de *Haematoxylon campechianum* para los periodos del 28 de febrero al 4 de marzo y del 11 al 12 de abril de 1968 (En los paréntesis se presentan los porcentajes de presencia)..... 13

INTRODUCCION Y ANTECEDENTES

Desde un punto de vista ecológico, el conocimiento del ciclo de vida de los organismos es importante porque permite entender el papel que juega cada una de sus diferentes etapas en la dinámica de la población y su significado en el proceso de adaptación de las especies a su medio. De acuerdo con Solbrig (1980) los estados o fases del ciclo de vida que son importantes para entender la dinámica demográfica en plantas son: la fase de predispersión, que incluye desde la fertilización del óvulo hasta la liberación de la semilla; la fase de dispersión, que es la búsqueda tanto en tiempo (formación de banco de semillas) como en espacio de las condiciones más favorables para la germinación; la fase de germinación y establecimiento de plántulas, que incluye desde la germinación de la semilla hasta la formación del primer par de hojas verdaderas (sin embargo esto no es una regla general); el estado adulto, que incluye tanto la etapa prereproductiva como la de los adultos maduros o reproductivos y finalmente la floración, gametogénesis y fertilización.

Para cada una de estas fases, existe una serie de procesos demográficos y presiones selectivas que determinan la estructura y composición de la población, i.e. la alteración de la fecundidad, la competencia por recursos y la depredación por mencionar solo algunos (Harper y White, 1974; Solbrig, 1980).

Los estudios experimentales acerca de la biología reproductiva en plantas se han avocado a la interpretación evolutiva de los patrones de floración, fructificación, ecología de la polinización, la naturaleza de los sistemas de cruzamiento, aspectos demográficos de flores y frutos entre la antesis y la dispersión y germinación de semillas en especies tropicales. (Augspurger, 1980, 1981, 1983, 1984; Bawa, 1977, Bawa y Webb, 1984; Domínguez y Dirzo, 1995; Rathcke y Lacey, 1985; Stephenson, 1980).

Rathcke y Lacey (1985), mencionan que los diferentes aspectos de la biología reproductiva son fundamentales para conocer las características del ciclo de vida a cualquier nivel de resolución ecológica (individual, específico, poblacional y comunitario). Por otro lado los patrones de floración que representan alternativas extremas para atraer polinizadores son: el patrón de floración masiva y /o de "big bang" y la floración constante (Gentry, 1974). En el primero se produce un gran número de flores diariamente durante un período corto de tiempo (una semana o menos); mientras que en el segundo, los individuos producen un número pequeño de flores diariamente durante largos períodos de tiempo (generalmente durante más de dos meses).

En lo que se refiere a los patrones de fructificación, Janzen (1978), propuso la hipótesis de la saciación de los depredadores. Esta hipótesis postula que los depredadores específicos son saciados por la producción y fructificación masiva de los individuos en una población. Dichos individuos presentan una sincronía supra-anual entre períodos reproductivos, los cuales generalmente son menores a cinco años en especies de árboles tropicales. Bajo este patrón reproductivo, un árbol en fructificación es altamente probable que fructifique sincrónicamente el mismo año que sus coespecíficos. Los resultados obtenidos por Augspurger (1980), sostienen parcialmente ésta hipótesis. Augspurger (1980), trabajando con *Hybanthus prunifolius* encontró que cuando se presentan fructificaciones esporádicas el porcentaje de depredación es mayor que cuando se presenta una fructificación sincrónica.

Por último, entre la polinización y la fructificación se lleva a cabo la fase de maduración de frutos y semillas. En este punto, autores como Augspurger (1983), Garwood y Horvitz (1985), Stephenson (1980 y 1981), coinciden en que la producción final de frutos y semillas depende de la eficiencia de los polinizadores, herbivoría y la asignación de energía que la planta madre destina a la maduración de frutos y semillas.

La depredación de frutos y semillas es una etapa crítica en la

cantidad de progenie que puede dejar un individuo, y sus efectos tienen profundas consecuencias poblacionales. Para analizar este fenómeno desde una perspectiva coevolutiva, se han postulado diversas hipótesis que se resumen a continuación: en primer lugar, se acepta que la planta sacrifica parte de su progenie con el fin de asegurar la polinización y fecundación. Tal es el caso de la relación mutualista entre *Tegeticula* spp. y *Yucca* spp. (Aker, 1982; Powell y Mackie, 1966; Udovic, 1981); o el de algunas especies de *Ficus* con diversas avispas de la familia Agaonidae (Galil y Neeman, 1977).

Otra explicación, que no cuenta con suficientes elementos para su total aceptación, es que los individuos que fructifican sincronicamente producen un exceso de frutos y semillas para saciar a los depredadores y, con esto, se asegura la existencia de propágulos. Como ejemplos podemos citar a *Hybanthus prunifolius* (Augspurger, 1982) o lo sugerido por Janzen (1967), para los bambúes semélparos de fructificación masiva.

Por último, también en especies que fructifican masivamente, se ha observado que aquellos individuos que fructifican asincrónicamente con sus coespecíficos se encuentran más expuestos a una alta depredación. Como ejemplo tenemos el trabajo de Augspurger (1981), quien demostró experimentalmente que, en *Hybanthus prunifolius*, la depredación es mayor en los individuos que producen frutos asincrónicamente que con el resto de la población.

Un componente esencial en el ciclo de vida de las plantas es la fecundidad y representa el número de semillas que se producen como resultado tanto del número de flores producidas como de las tasas de polinización (Solbrig, 1980). Aker (1982), Bawa y Webb (1984), Garwood y Horvitz (1985), Stephenson (1980, 1981), Udovic (1981) y Udovic y Aker (1981), entre otros, han señalado que el aborto de flores, frutos y semillas, es un fenómeno común en plantas, apoyando la idea de que la fecundidad no depende exclusivamente del número de flores polinizadas. El aborto en plantas es el resultado de diversos factores. Bawa y Webb (1984) y Garwood

y Horvitz (1985) mencionan que existen cuatro hipótesis para explicar este fenómeno. Estos autores señalan en primer lugar la hipótesis de la ineficiencia de la polinización por la falta de un número adecuado de polinizadores. En la segunda hipótesis se señala que la planta posee una cantidad limitada de recursos y que, durante el proceso de maduración de frutos, aborta selectivamente a aquellos que no puede mantener. La tercera hipótesis plantea una selección sexual, en donde el número de cruzas podrían exceder al que la planta puede mantener, por lo que un número no determinado de flores realiza exclusivamente funciones masculinas. Por último, la cuarta hipótesis supone que el aborto es el resultado de la incompatibilidad genética durante la formación del cigoto, y la planta aborta a aquellos óvulos genéticamente inferiores. Estas hipótesis no son mutuamente excluyentes entre sí y, como menciona Stephenson (1981): en la sobre producción de flores y el subsecuente aborto de flores y frutos, operan diversos procesos cuya importancia relativa varía entre taxa, habitat y ciclos de vida.

Stephenson (1981), señala que existen 3 fases durante el proceso de maduración de frutos. La primera es una fase de lento crecimiento, la segunda corresponde a la etapa de incremento exponencial en biomasa y la última es aquella en donde el incremento en peso llega a su máximo y se estabiliza. El mismo autor menciona que, para la mayoría de las plantas, es en la primera fase en donde se presenta el mayor porcentaje de aborto. El aborto inicial, confiere a la planta la capacidad de asignar aquellos recursos con los que cuenta tanto para el crecimiento de los frutos restantes como para los eventos reproductivos posteriores y crecimiento vegetativo

OBJETIVOS

El objetivo de este estudio es entender y caracterizar, con una perspectiva ecológica, la reproducción del palo de tinte, *Haematoxylon*

campechianum L. Hacia este fin, se estudió: la fenología reproductiva, el patrón de floración y fructificación, su sistema de apareamiento y se evaluó su fecundidad, en términos del número de botones iniciados y el número de flores y frutos producidos durante la fase de predisposición.

MATERIALES Y METODOS

La especie estudiada:

Haematoxylon campechianum L. Sp. Pl. 384

Leguminosae-Caesalpinioideae.

Árbol perennifolio, hasta 15 m de altura, .80 cm de diámetro a la altura del pecho, con una copa redondeada, ocasionalmente el tronco se ramifica cerca de la base, la madera es roja y de gran dureza, su corteza es oscura y fisurada. Hojas paripinnadas 3-10 cm de largo, con folíolos cuneiformes, sésiles. Inflorescencias terminales o axilares en racimos. Flores bisexuales, zigomorfas, 5-7 mm de largo, amarillas, muy aromáticas. Frutos tipo legumbre, vainas aplanadas, 3-7 cm de largo, 0.6-1.5 cm de ancho, membranosas, pardo-amrillentas, dehiscencia longitudinal postdispersión; semillas generalmente hasta 2 por vaina, ca. 1 cm de largo, planas, transversalmente oblongas (Téllez, *et al.*; 1982; Pennington y Sarukán, 1998; Standley y Steyermark, 1946), germinación epigea, algunas veces la semilla germina dentro del fruto, el polen es tricolpado con ornamentación reticulada.

Distribución. Sureste de México, Belice, Guatemala, Honduras, Nicaragua y las Antillas. (Fig. 1).

campechianum L. Hacia este fin, se estudió: la fenología reproductiva, el patrón de floración y fructificación, su sistema de apareamiento y se evaluó su fecundidad, en términos del número de botones iniciados y el número de flores y frutos producidos durante la fase de predisposición.

MATERIALES Y METODOS

La especie estudiada:

Haematoxylon campechianum L. Sp. Pl. 384

Leguminosae-Caesalpinioideae.

Árbol perennifolio, hasta 15 m de altura, .80 cm de diámetro a la altura del pecho, con una copa redondeada, ocasionalmente el tronco se ramifica cerca de la base, la madera es roja y de gran dureza, su corteza es oscura y fisurada. Hojas paripinnadas 3-10 cm de largo, con folíolos cuneiformes, sésites. Inflorescencias terminales o axilares en racimos. Flores bisexuales, zigomorfas, 5-7 mm de largo, amarillas, muy aromáticas. Frutos tipo legumbre, vainas aplanadas, 3-7 cm de largo, 0.6-1.5 cm de ancho, membranosas, pardo-amrillentas, dehiscencia longitudinal postdispersión; semillas generalmente hasta 2 por vaina, ca. 1 cm de largo, planas, transversalmente oblongas (Télez, *et al.*; 1982; Pennington y Sarukán, 1998; Standley y Steyermark, 1946), germinación epigea, algunas veces la semilla germina dentro del fruto, el polen es tricolpado con ornamentación reticulada.

Distribución. Sureste de México, Belice, Guatemala, Honduras, Nicaragua y las Antillas. (Fig. 1).

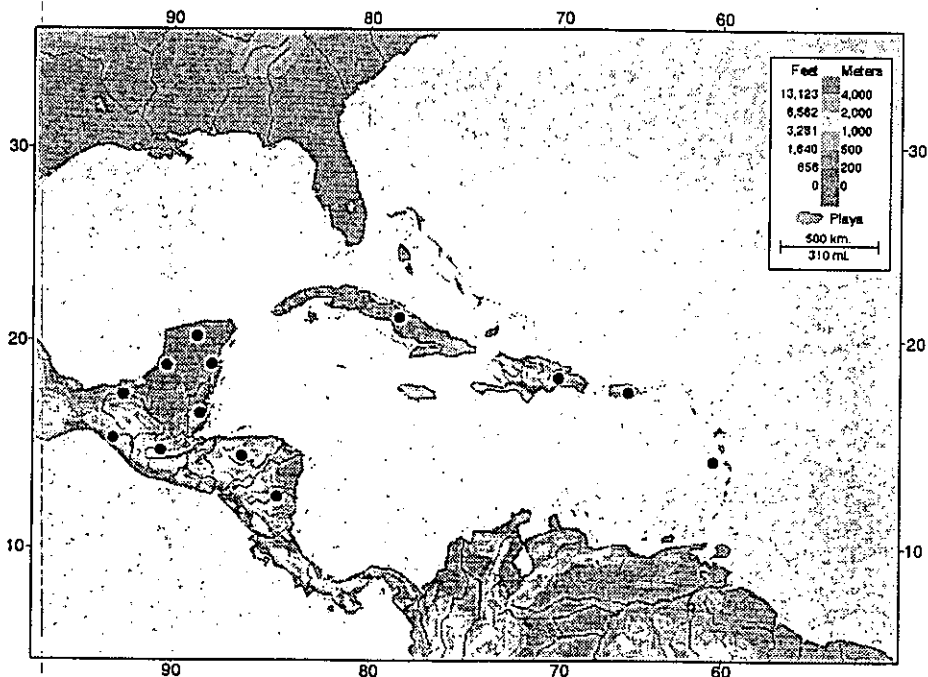


Figura 1.- Distribución geográfica conocida de *Haematoxylon campechianum*.

Hábitat. Bosque tropical subperennifolio, dentro de este bosque *Haematoxylon campechianum*, forma comunidades puras, conocidas como "tintal". Dicha comunidad se desarrolla en suelos poco profundos, arillosos, negros o grises muy oscuros, con afloramientos de roca y drenaje deficiente, por lo que periódica o permanentemente se inundan (Miranda y Hernández X, 1963).

Fenología. Floración entre enero y abril. Fructificación de abril a mayo.

Nombre vulgar y usos. Palo de tinte, palo de campeche, tinte, tinto y ec en maya.

Descripción del área de estudio

Este trabajo se realizó en el Estado de Quintana Roo, dentro de una comunidad vegetal de zonas inundables conocida como "Tintal" según Miranda y Hernández X (1963) y Tellez, *et al.* (1982). El área de estudio se localiza en el municipio de Benito Juárez, a la altura del Km 320 de la carretera Chetumal-Cancún y a 1.5 Km. de la desviación a Leona Vicario. Geográficamente se ubica aproximadamente a los 20° 50' de latitud norte y a los 86° 55' de longitud oeste y a una altitud de 8 msnm (Fig. 2).

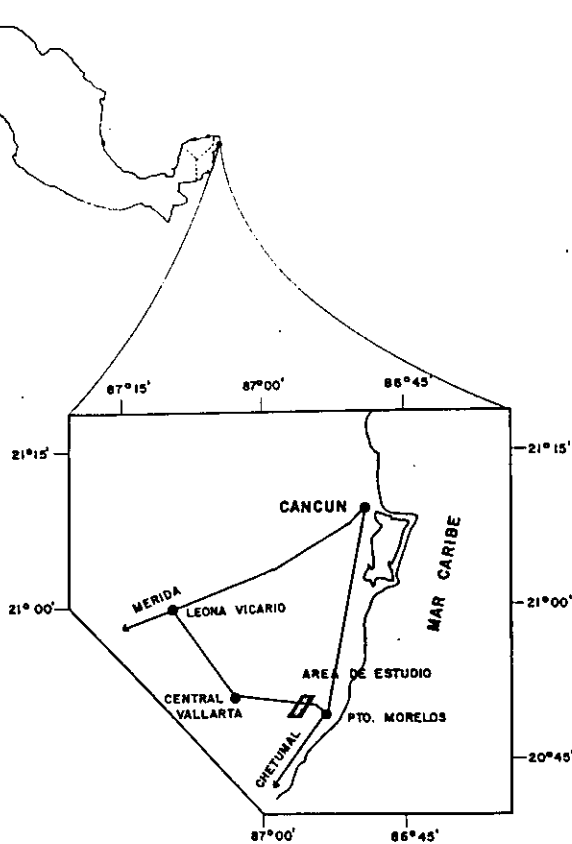


Figura 2.- Localización geográfica del área de estudio.

De acuerdo con García (1964), el clima del área corresponde a un $Aw_0(X')$ cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una precipitación media anual de 1098 mm y una temperatura media anual de 27°C . La estación lluviosa se extiende de mayo a octubre y la época de secas alcanza un máximo en los meses de marzo y abril (SPP, 1980, Fig. 3).

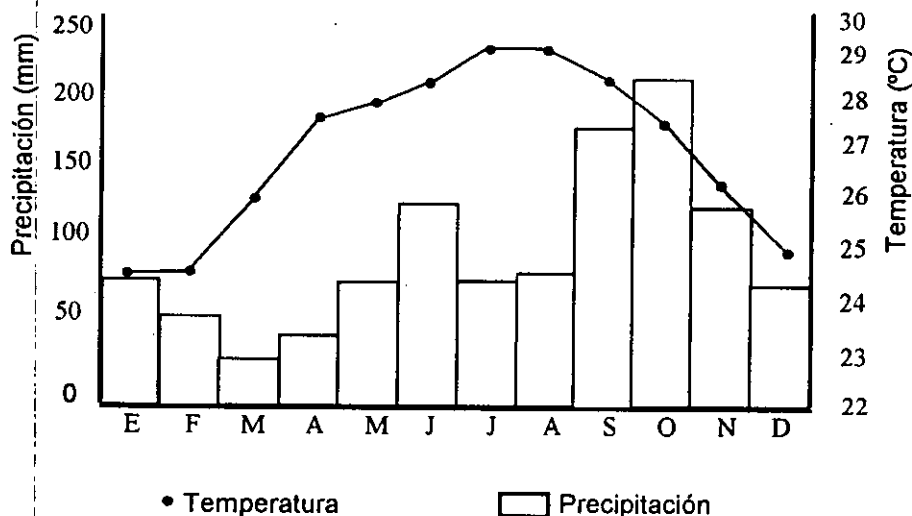


Figura. 3. Diagrama ombrotérmico de la estación climatológica Puerto Morelos (cf. spp. Carta de climas Mérida. Secretaría de Programación y Presupuesto, 1980. Coordinación General de Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática.

Infraestructura y equipo

Para llevar a cabo el trabajo de campo se utilizó pintura de aceite para el marcaje de los árboles; cinta para establecer el transecto, frascos de vidrio para la colecta de visitantes florales; una escalera, binoculares, etiquetas, bolsas de papel de diferentes tamaños para la colecta de muestras de

inflorescencias e infrutescencias, bolsas de malla de tul para realizar los aislamientos de inflorescencias y cámara fotográfica para el registro de diferentes aspectos del trabajo. Para el trabajo de gabinete se utilizó una secadora para plantas y una balanza analítica para cuantificar el peso de las estructuras reproductivas.

Patrón de floración y fructificación.

La fenología reproductiva de *H. campechianum* se estudió con base en una muestra de 50 árboles en edad reproductiva por un período de dos años. Los árboles se eligieron al azar y se marcaron con pintura de aceite, dentro de un transecto de aproximadamente 800 m de longitud por 10 m de ancho con orientación Este-Oeste. A cada árbol seleccionado se le registró semanalmente, a) presencia de botones florales, b) presencia de inflorescencias con flores en antesis y c) presencia de frutos en diferentes estados de desarrollo.

Biología floral

Dentro del período reproductivo desde el 27 de febrero hasta el 4 de marzo de 1986, se determinó en 11 inflorescencias de 2 individuos la duración y la secuencia en que se presentó la antesis, la producción de néctar, el aroma, y la exposición de polen. Las observaciones se realizaron cada hora de las 6:30 - 13:30 horas. Durante el lapso del 28 de febrero al 4 de marzo y el 11 y 12 de abril de 1986 se registró la frecuencia y actividad de los visitantes florales. Se marcaron siete individuos con un total de 35 inflorescencias (5 inflorescencias/individuo/día). Las observaciones y el conteo del número de visitantes se realizaron cada hora y por un período de cinco minutos desde las 7:00 - 13:00 horas. Se realizaron colectas de los visitantes florales para su determinación. Para conocer el mecanismo de polinización y compatibilidad, se aislaron con bolsas de malla de tul fina, 12 inflorescencias no agrupadas y 22 agrupadas (2-7). Todos los aislamientos se realizaron en la fase de botones florales. No se realizaron polinizaciones

manuales.

Evaluación de la fecundidad.

De febrero a mayo se realizaron colectas semanales de inflorescencias e infrutescencias completas en 10 individuos elegidos al azar. De cada uno de ellos se tomaron 35 muestras /semana; sin embargo, debido a una producción muy baja de frutos en 4 individuos se redujo el número de la muestra a un mínimo de 10 a partir de la tercera semana de muestreo. De cada muestra se tomaron los siguientes datos: 1) longitud del raquis, número de botones, flores y frutos, 2) peso seco del raquis, botones, flores y frutos, 3) largo del fruto (cm), 4) ancho del fruto (cm) , 5) número de semillas maduras/fruto y 6) número de semillas abortadas/fruto.

Las muestras se secaron durante 72 horas a una temperatura constante de 70°C, se separaron en botones, flores, frutos y raquis y se determinó su peso seco en una balanza analítica Sartorius (con 0.01 g de precisión). Las muestras se agruparon por fecha e individuo en un número de 5 raquis con 7 repeticiones cada uno (en el caso de los individuos con menor número de muestras las repeticiones variaron entre 2-4) y en un número de 10 en el caso de botones , flores y frutos con 10 repeticiones cada uno.

El área del fruto se estimó con base en la ecuación de la elipse, para lo cual se midió el largo y el ancho del fruto y se multiplicó por la constante 0.7854. Esto se hizo con base en 35 frutos tomados al azar para cada fecha e individuo a partir de la tercera a la novena semana de muestreo.

El número de semillas maduras y abortadas por fruto se determinó con base en 35 muestras/semana a partir de la séptima a la onceava semana de muestreo. Los frutos se abrieron manualmente y se contó el número de semillas contenidas en cada uno. El tamaño de las semillas resultó ser de dos tipos: grandes y pequeñas. Ambos tipos fueron colocados en cajas petri sobre algodón esterilizado y saturado de humedad. Ninguna de las semillas pequeñas cuyo tamaño nunca excedió a los 5 mm de longitud germinó, en cambio, las grandes presentaron 100% de germinación bajo estas

condiciones. Por esta razón las semillas grandes fueron consideradas normales y las pequeñas como inmaduras o inviables.

RESULTADOS

Patrón de floración y fructificación.

La floración y fructificación comprenden las etapas que van desde la producción de botones, polinización y/o fecundación, antesis, maduración de frutos y dispersión. En *H. campechianum* la primera etapa se inicia en la última semana de enero, con la formación de yemas florales, las que tienen un crecimiento continuo de aproximadamente un mes. Posteriormente, cuando el raquis de la inflorescencia alcanza su máximo desarrollo, se lleva a cabo la antesis y la polinización. Ésta se realiza en una semana y, en este estudio, se observó un desfase de una semana para los años en que se realizaron las observaciones. A continuación se inicia la maduración de los frutos que culmina, aproximadamente, en la segunda semana de abril. Por último, cuando las semillas maduran, se lleva a cabo su dispersión que prácticamente termina a finales de mayo. La dispersión es anemócora y se inicia con la liberación de los frutos que presentan el mayor porcentaje de semillas maduras.

El período de reproducción de *H. campechianum* para los dos años de estudio (1985-1986) ocurrió durante aproximadamente 3 meses en la época seca del año, desde la última semana de enero a la segunda semana de abril. Para estos años se observaron diferencias en el número de individuos funcionalmente reproductivos. De los 50 individuos marcados en 1985 y seguidos hasta 1986, sólo el 36% ($n=18$) se reprodujeron en 1985, y de estos el 83% produjo frutos maduros. En 1986 el número de individuos que florecieron se incrementó de 18 a 28, de los cuales el 92% ($n=26$) produjeron frutos maduros.

condiciones. Por esta razón las semillas grandes fueron consideradas normales y las pequeñas como inmaduras o inviables.

RESULTADOS

Patrón de floración y fructificación.

La floración y fructificación comprenden las etapas que van desde la producción de botones, polinización y/o fecundación, antesis, maduración de frutos y dispersión. En *H. campechianum* la primera etapa se inicia en la última semana de enero, con la formación de yemas florales, las que tienen un crecimiento continuo de aproximadamente un mes. Posteriormente, cuando el raquis de la inflorescencia alcanza su máximo desarrollo, se lleva a cabo la antesis y la polinización. Ésta se realiza en una semana y, en este estudio, se observó un desfase de una semana para los años en que se realizaron las observaciones. A continuación se inicia la maduración de los frutos que culmina, aproximadamente, en la segunda semana de abril. Por último, cuando las semillas maduran, se lleva a cabo su dispersión que prácticamente termina a finales de mayo. La dispersión es anemócora y se inicia con la liberación de los frutos que presentan el mayor porcentaje de semillas maduras.

El período de reproducción de *H. campechianum* para los dos años de estudio (1985-1986) ocurrió durante aproximadamente 3 meses en la época seca del año, desde la última semana de enero a la segunda semana de abril. Para estos años se observaron diferencias en el número de individuos funcionalmente reproductivos. De los 50 individuos marcados en 1985 y seguidos hasta 1986, sólo el 36% ($n=18$) se reprodujeron en 1985, y de estos el 83% produjo frutos maduros. En 1986 el número de individuos que florecieron se incrementó de 18 a 28, de los cuales el 92% ($n=26$) produjeron frutos maduros.

Biología floral

Antesis

En las inflorescencias observadas, las flores se encuentran en antesis por un período de 5 a 6 días. La floración es sincrónica tanto a nivel individual como a nivel poblacional. La antesis de *H. campechianum* es diurna con una duración máxima de 12 horas. En este lapso las flores abren aproximadamente a partir de las 6:00-7:00 am e inmediatamente ofrecen néctar y desprenden un aroma agradable. De las 8:00-12:00 am se advierte una mayor fragancia y la dehiscencia de las tecas ocurre, aproximadamente, a las 10:00 am. Conforme transcurre el día, el aroma desciende paulatinamente en intensidad, hasta ser imperceptible cuando comienza a oscurecer (6:00-6:30 pm). Para el año de 1986, el 4 de marzo el 100% de las flores de todos los individuos estaban abiertas y en todas ellas el polen se encontraba expuesto desde las 6:00 am.

Visitantes o polinizadores potenciales

Con base en su morfología floral, *H. campechianum* presenta un síndrome de polinización por abejas (melitofilia) (Faegri y van Der Pijl, 1979). No obstante de las observaciones realizadas se desprende que los visitantes incluyen a varias especies de díptera, lepidóptera e himenóptera siendo éstos los más importantes (en la tabla 1 se resume la información obtenida de 245 minutos de observación). La persistencia de los visitantes de mayor a menor resultaron ser: *Trigona pectoralis*, *Apis mellifera*, *T. fulviventris* y *T. fuscipennis*. La actividad de las abejas visitantes se inicia entre las 7:00-7:30 am, en los árboles que reciben primero la luz solar. *Trigona pectoralis* se mueve activamente tanto dentro como entre árboles permaneciendo sólo algunos segundos sobre cada flor, inflorescencia o en ambas.

Hora	Número de visitantes			Total de visitantes
	A	B	C	
7:00	-	-	-	-
8:00	5	0	0	5
9:00	10	9	0	19
10:00	42	3	5	50
11:00	30	3	1	34
12:00	17	6	0	23
13:00	6	0	0	6
Total	110	21	6	
%	(80)	(15)	(5)	137

Tabla 1. Número total y frecuencia de visitantes o polinizadores potenciales de *H. campechianum* para los periodos del 28 de febrero al 4 de marzo y del 11 al 12 de abril de 1986. (A.- *Trigona pectoralis*, B.- *Apis mellifera*, C.- *T. fuscipennis* y *T. Fulviventris*).

A diferencia de *T. pectoralis* las otras especies permanecen hasta un minuto sobre cada flor, inflorescencia o en ambas, con una marcada reducción en su movimiento entre árboles. La actividad de las abejas alcanza un máximo entre las 10:00-11:00 am, lo cual coincide cuando el polen se encuentra completamente expuesto, con una marcada declinación a partir de las 13:00 horas (Fig. 4). Independientemente de la hora de observación, *T. pectoralis* siempre fue la especie más abundante con una constancia de visita del 80%.

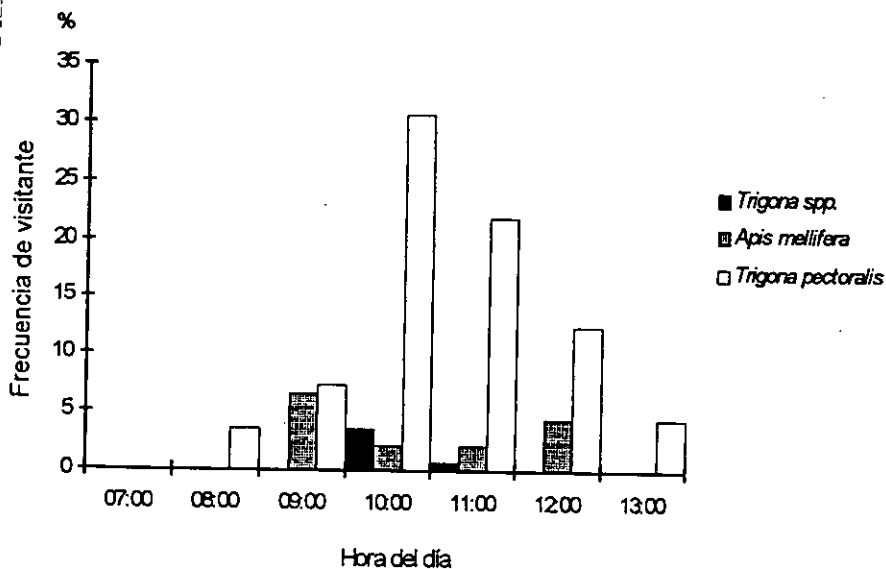


Figura 4.- Frecuencia de visitantes o posibles polinizadores de *Haematoxylon campechianum*.

Polinización

Los aislamientos de inflorescencias que se realizaron para conocer el mecanismo de polinización y compatibilidad mostraron que, a nivel de inflorescencias individuales e inflorescencias agrupadas es posible producir frutos maduros. De las 12 inflorescencias aisladas individualmente se obtuvieron dos frutos y de las 22 inflorescencias aisladas en grupos de dos a siete el total de frutos que se obtuvo fue de 13.

Una prueba de χ^2 realizada a ambos tipos de aislamientos reveló que en ambos casos existen diferencias significativas entre el número de frutos producidos y esperados ($\chi^2 = 68.1$, $P < 0.05$, $N=12$ $gl=1$; $\chi^2 = 107.3$, $P < 0.05$, $N=22$ $gl=1$ respectivamente). El valor esperado se obtuvo de la media del

indica que la polinización y fecundación se incrementa notablemente con la participación de las abejas.

Evaluación de la fecundidad

El total de muestras obtenidas sobre 10 árboles durante 11 semanas de trabajo de campo fué de 3,147. Se obtuvieron muestras de 6 árboles con igual número de muestras (N=385) y 4 árboles con distinto número de muestras (N=179, 210, 214 y 234).

En las figs. 5 y 6 se presentan los datos obtenidos de producción temporal de estructuras reproductivas y su incremento en peso para el mismo período. El primer dato corresponde a botones, el segundo a flores y los restantes a frutos en diferentes estadios de desarrollo. Se observa que existe una pérdida de frutos potenciales entre fases fenológicas sucesivas. El 20% corresponde al paso de botones a flores, un 61% del paso de flores a frutos inmaduros y finalmente hay una pérdida del 7% por aborto de frutos. El mayor porcentaje de mortalidad se lleva a cabo en el paso de flores a frutos que inician su desarrollo. Esta pérdida de flores indica que el palo de tinte tiene una sobreproducción de flores que puede asociarse a 2 factores: una sobreproducción de flores para asegurar la polinización o una estrategia para incrementar la producción de frutos en años en que las condiciones determinen una mayor cantidad de recursos para la reproducción (Bawa y Webb, 1984; Stephenson, 1981). Posteriormente se observa que el porcentaje de aborto disminuye rápidamente, y a apartir de la cuarta semana el número de frutos permanece practicamente constante. En lo que respecta al incremento en peso de las estructuras reproductivas, se observa que el mayor incremento ocurre entre la tercera y cuarta semana.

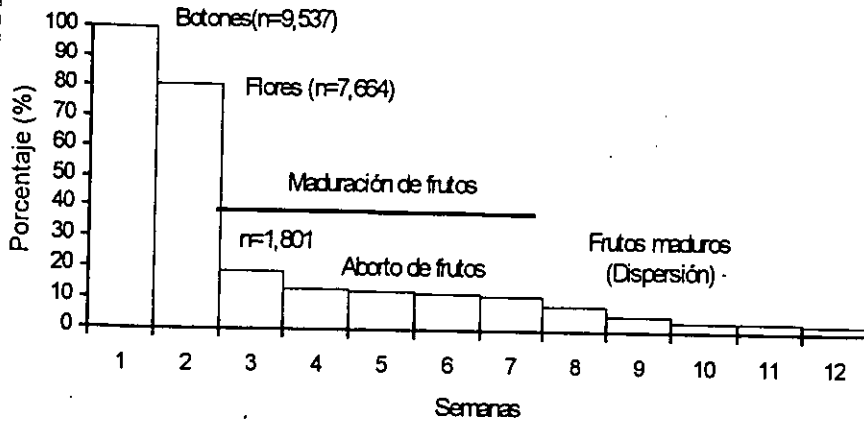


Figura 5.- Cambio en el número de botones, flores y frutos como función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

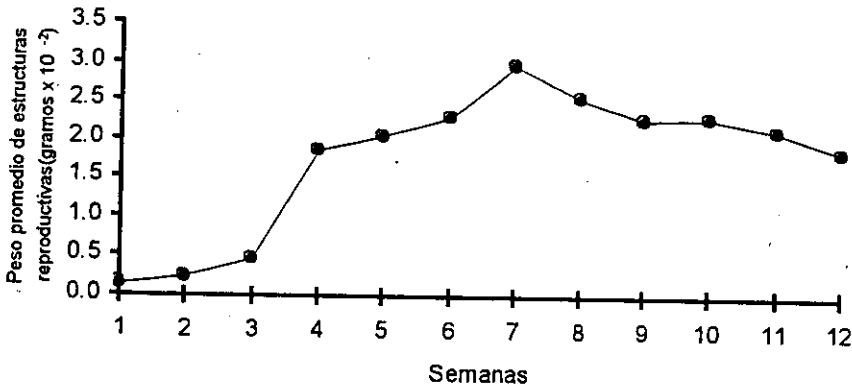


Figura 6.- Cambio en el peso de botones, flores y frutos como función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*

Los análisis de varianza realizados para el número y peso de frutos (Figs. 7 y 8) revelaron diferencias significativas entre las fechas ($F=110,39$ $P<<0.0001$, $N=9$ y $F=215.87$ $P<<0.0001$, $N=9$ número y peso respectivamente). Para las variables longitud y peso de raquis (Figs. 9 y 10) los análisis de varianza mostraron diferencias significativas entre los individuos dentro de cada fecha ($F=6.91$ $P<<0.0001$, $N=11$; $F=8.03$ $P<<0.0001$, $N=11$ longitud y peso respectivamente).

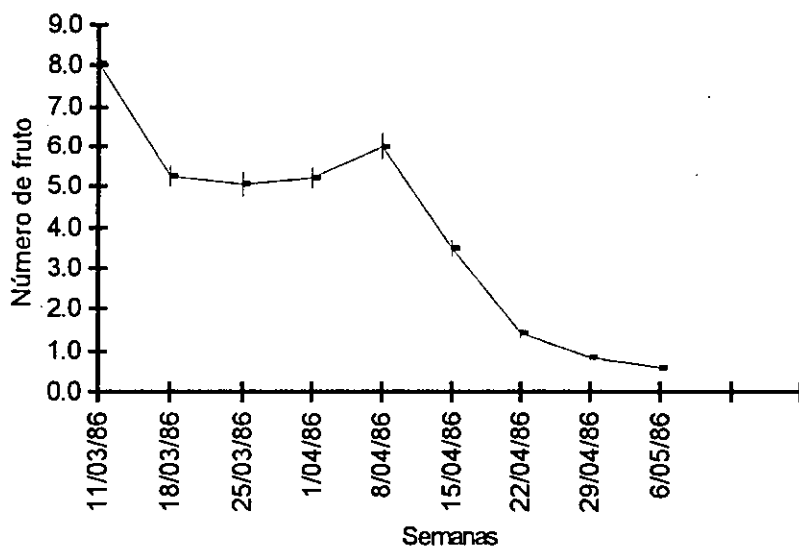


Figura 7.- Número promedio de frutos y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

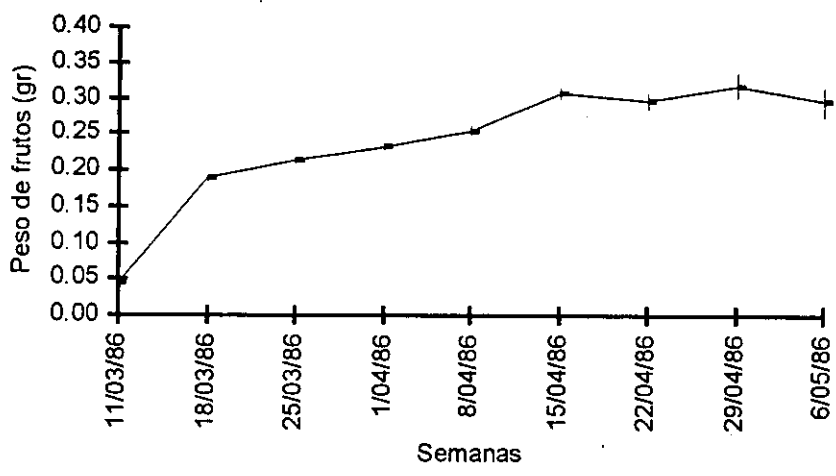


Figura 8.- Peso promedio de frutos y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

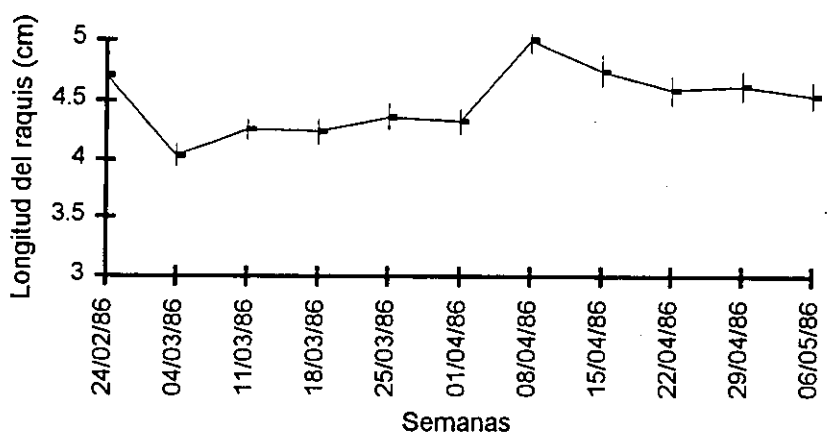


Figura 9.- Longitud promedio del raquis y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

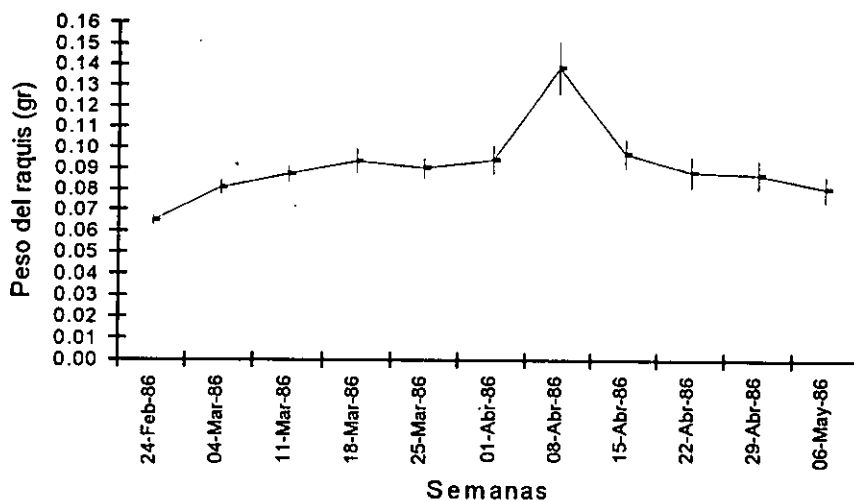


Figura 10.- Peso promedio del raquis y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

La fig. 11 muestra el cambio en el tamaño del fruto como función del tiempo. Se observa que a partir de la segunda semana de desarrollo el tamaño promedio se mantiene mas o menos constante; por lo tanto el tamaño máximo del fruto se alcanza dos semanas después de la polinización. El análisis de varianza para esta variable reveló diferencias significativas entre las fechas ($F=279.22$ $P<<0.0001$, $N=9$).

Para las variables número de semillas maduras y abortadas (Figs. 12 y 13), los análisis de varianza realizados revelaron que no existen diferencias significativas entre fechas de los individuos analizados ($F=0.439$ $P=0.780$, $N=5$; $F=0.416$ $P=0.797$ $N=5$ respectivamente).

Se observó que al inicio de la dispersión en la séptima semana de observaciones (8 de abril), los frutos que contienen un mayor número de semillas maduras son los primeros en ser dispersados y durante las dos últimas semanas (29 de abril y 6 de mayo) se observó un mayor número de semillas abortadas.

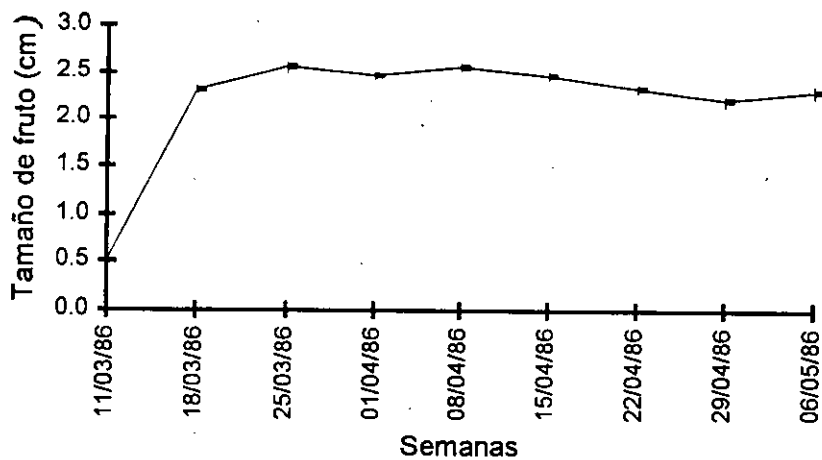


Figura 11.- Tamaño promedio del fruto y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

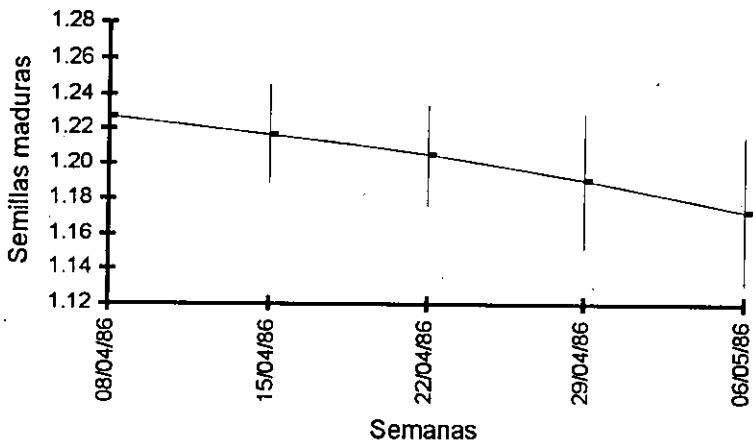


Figura 12.- Número promedio de semillas maduras y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

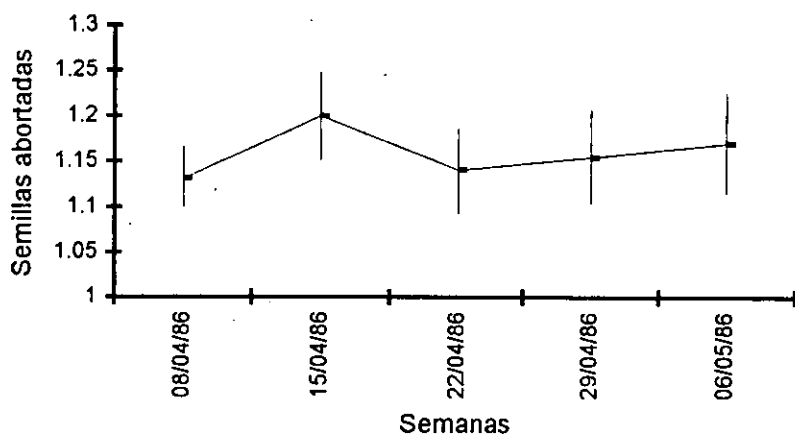


Figura 13.- Número promedio de semillas abortadas y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

DISCUSION

El patrón de floración y fructificación que presenta *H. campechianum* es sincrónico, masivo y se lleva a cabo en la época seca del año entre la última semana de enero y la primera semana de mayo. Este patrón ha sido considerado por diversos autores como característico para un gran número de especies arbóreas y arbustivas tropicales con periodos de floración cortos (Augspurger, 1983 y 1984; Bawa y Webb, 1984; Domínguez y Dirzo, 1995; Frankie *et al.*, 1974). La floración y fructificación en la época seca del año presenta las siguientes ventajas: existe una ausencia de competencia vegetativa; debido a que se presenta una mayor cantidad de horas luz/día existe la posibilidad de que los visitantes dispongan de mayor tiempo para sus actividades, y el aire seco y la ausencia o disminución de lluvias que diluyen el néctar dan lugar a una mayor concentración del mismo, lo que se traduce en una mayor visita a las flores y estancia en ellas para obtener este

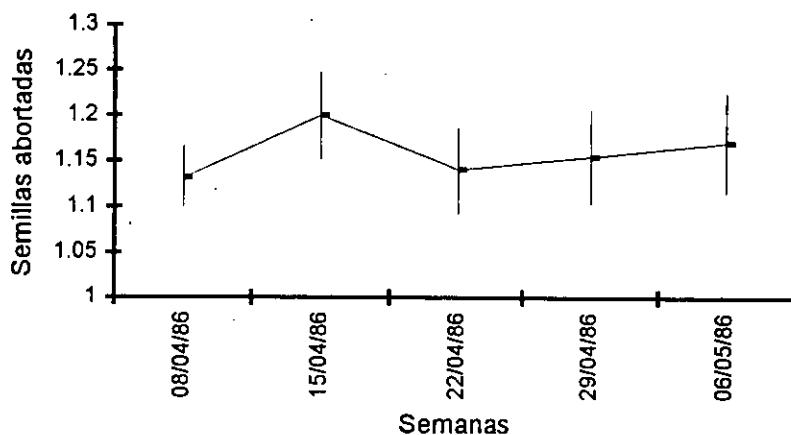


Figura 13.- Número promedio de semillas abortadas y sus desviaciones estándar en función del tiempo para *Haematoxylon campechinum*.

DISCUSION

El patrón de floración y fructificación que presenta *H. campechianum* es sincrónico, masivo y se lleva a cabo en la época seca del año entre la última semana de enero y la primera semana de mayo. Este patrón ha sido considerado por diversos autores como característico para un gran número de especies arbóreas y arbustivas tropicales con periodos de floración cortos (Augspurger, 1983 y 1984; Bawa y Webb, 1984; Domínguez y Dirzo, 1995; Frankie *et al.*, 1974). La floración y fructificación en la época seca del año presenta las siguientes ventajas: existe una ausencia de competencia vegetativa; debido a que se presenta una mayor cantidad de horas luz/día existe la posibilidad de que los visitantes dispongan de mayor tiempo para sus actividades, y el aire seco y la ausencia o disminución de lluvias que diluyen el néctar dan lugar a una mayor concentración del mismo, lo que se traduce en una mayor visita a las flores y estancia en ellas para obtener este

recurso. Por último, se atrae a un gran número y riqueza de polinizadores oportunistas con respuesta dependiente a la densidad (Janzen, 1967). Augspurger (1980, 1981 y 1983) indica que cuando hay floración masiva existe atracción por un elevado número de insectos. En tal contexto, y aunque para *Hybanthus prunifolius* existen 22 visitantes, una sola especie, *Melipona interrupta* es el polinizador efectivo.

En *H. campechianum* se presenta una situación similar a la de *Hybanthus prunifolius* ya que la floración masiva atrae a insectos del orden Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera. Sin embargo los insectos de mayor frecuencia de visitas pertenecen consistentemente a las especies *Trigona pectoralis*, *T. fuscipennis*, *T. fulviventris* y *Apis mellifera*. Bawa (1977), observó que en *Cupania guatemalensis*, especie monoica de Costa Rica, *Trigona pectoralis* contribuye significativamente en el apareamiento y es un vector de polen que asegura la polinización cruzada. De los aislamientos realizados en *H. campechianum* se desprende que es una especie autocompatible, sin embargo, la presencia de un vector animal incrementa la eficiencia de la polinización.

Para *H. campechianum* la atracción de los polinizadores depende de la cantidad y calidad de los recursos que ofrece, que está en función de 3 factores: número de flores en anthesis, disponibilidad de néctar y disponibilidad de polen. Estos factores se encuentran íntimamente relacionados con la variable tiempo ya que, al inicio de la floración, se expone primero néctar y posteriormente polen en un reducido número de flores receptivas. Conforme transcurren los días el polen tiende a exponerse mas temprano y el número de flores en anthesis se incrementa. El día en que el 100% de las flores abren, tanto néctar como polen están disponibles desde la apertura de la flor. Este mecanismo puede equipararse al de "trap line", cuya consecuencia básica es la de asegurar, para una misma planta, la visita de los polinizadores por varios días por existir siempre la posibilidad de obtener recursos (Faegri y van Der Pijl, 1979).

La depredación observada en *H. campechianum* se redujo a los frutos y semillas en formación de aquellos individuos que iniciaron su actividad reproductiva asincrónicamente con el resto de la población. En 1985 se registró un individuo que a finales del mes de enero ya tenía frutos formados. En 1986 cuatro individuos de los árboles marcados iniciaron la producción de frutos a fines de la estación seca. A partir de observaciones no sistematizadas se registró que en estos individuos el 100% de los frutos resultaron depredados por insectos no identificados que ovipositaron en los frutos inmaduros y cuyas larvas se alimentaron de las semillas en formación. Tal hecho contrastó notablemente con las observaciones realizadas en los individuos que fructificaron sincrónicamente, ya que en éstos no se registró un solo caso de depredación de semillas en la etapa de predisposición. Lo anterior sugiere que el palo de tinte no tiene una estrategia de sacrificio de progenie para asegurar la fecundación y que su fructificación sincrónica y masiva no tiene relación alguna con la hipótesis de saciar a los depredadores (Janzen, 1967).

Si se considera que la fructificación asincrónica de los individuos mencionados coincidió con el inicio de la temporada de lluvias, es muy probable que la humedad en el ambiente favorezca la actividad reproductiva de los insectos sobre los frutos. Mientras que en la estación seca, como menciona Janzen (1967) la sequedad del ambiente es un factor limitante para la reproducción de los insectos. Para asegurar lo anterior es indispensable llevar a cabo trabajo experimental ya que, de demostrarse lo anterior, se podría afirmar que evolutivamente *H. campechianum* ha llevado a un grado óptimo su reproducción sin necesidad de sacrificar parte de su progenie. Esto cobra gran importancia si se toma en cuenta que la mortalidad máxima de estructuras reproductivas se llevó a cabo durante la fase de transición de flores a frutos (80% flores-19% frutos) y la mortalidad disminuyó notablemente durante la fase de maduración de frutos (19%-12%). Si en esta última etapa existiera depredación, sin lugar a dudas ésta tendría un efecto

severo sobre la capacidad de *H. campechianum* para producir progeñie.

La sincronización de la floración en *H. campechianum* conlleva a la sincronización en la maduración de frutos y semillas, etapa que concluye con el inicio de la dispersión. En el palo de tinte la dispersión es anemócora y se realiza a finales de la época seca del año. La anemocoria es común en especies tropicales arbóreas de periodos de floración cortos, las que tienden a madurar y dispersar sus propágulos al final de la estación seca; ésto coincide con el recambio de hojas de las especies y cuando los vientos son frecuentes e intensos (Augspurger, 1979 y 1984; Howe & Smalwood, 1982 ; Frankie, *et al.*, 1974). El tiempo para la dispersión, según Janzen (1978), reduce el tiempo que las semillas permanecen en el suelo antes de germinar al inicio de la estación de lluvias, período en el cual tienen la posibilidad de desarrollarse vegetativamente y almacenar recursos que le permitan sobrevivir la siguiente estación seca.

Augspurger (1984) y Augspurger y Kelly (1984) estudiaron los factores que afectan la supervivencia de plántulas de árboles y arbustos tropicales e incluyen a algunas leguminosas que dispersan sus frutos por viento. Estas autoras mencionan que la falta de latencia de las semillas, la rápida germinación, el ataque de semillas por hongos y una germinación epigea, que se traduce en un rápido desarrollo de los cotiledones en órganos fotosintéticos es resultado de las limitantes de energía y recursos para que se produzcan defensas químicas o físicas que eviten la depredación del ataque de patógenos u otros enemigos naturales.

Aun cuando no se cuantificó la germinación de semillas y supervivencia de plántulas de *H. campechianum* las observaciones de campo concuerdan con los resultados obtenidos por Augspurger (1984) y Auspurger y Kelly (1984). La alta susceptibilidad al ataque por hongos y la rápida germinación en las semillas de *H. campechianum*, se relacionan con una falta de latencia de su semilla. Con base en lo anterior es posible suponer que esta falta de dispersión en el tiempo (ausencia de un banco de semillas),

puede deberse a que la planta no dispone de recursos suficientes para la producción de estructuras físicas que permitan a la semilla soportar períodos de inundación.

Una vez que se dispersan las semillas, germinan muy rápido con un poco de humedad en el suelo y, ya establecida la época de lluvias, las semillas ya no son atacadas por hongos. Esto determina que disminuya notablemente la mortalidad de plántulas causada por desecación. Rathcke y Lacey (1985) mencionan que hábitats que presentan un corto período para el establecimiento de las plántulas, como es el caso de los tintales, pueden incrementar la sincronización de la germinación al inicio de la estación de lluvias. Para el caso de *H. campechianum*, resulta muy importante que la germinación esté sincronizada con el inicio de la estación de lluvias para que las plántulas puedan sobrevivir a la inundación. Se observó que la germinación es epigea y que la raíz crece en una proporción de 3:1 con respecto a la parte aérea. Lo anterior podría conferirle a las plántulas de *H. campechianum* cierta ventaja adaptativa ya que desarrollando un sistema radicular profundo para fijarse al sustrato les permitiría sobrevivir a la inundación y a la siguiente estación de sequía sobre todo si se considera que sus semillas no presentan latencia y las plántulas son los propágulos que representan el potencial poblacional de la especie.

Por último, de acuerdo con el modelo de Stephenson (1981), en *H. campechianum* el aborto de frutos se produce entre la fase inicial de lento crecimiento y la etapa de incremento exponencial en biomasa. Estas fases son cruciales para esta especie ya que en ellas se lleva a cabo la selección de los frutos en que, por diversas causas (deficiencias genéticas, frutos dañados, polinización inadecuada, recursos limitantes, etc.) la planta no madura. Por lo tanto, es en esta etapa en donde se determina el número de frutos con las características adecuadas para producir progenie. El aborto que se observa una vez que se ha rebasado la etapa crítica puede deberse a recursos limitantes.

CONCLUSIONES

Haematoxylon campechianum se reproduce de manera sincrónica y masiva en la época seca del año, estación que está asociada a una serie de ventajas para sus funciones reproductivas.

Es una especie autocompatible, sin embargo, admite los servicios de los polinizadores para incrementar la producción de frutos.

Aun cuando las flores de *H. campechianum* son visitadas por un número considerable de especies, el visitante efectivo y consistente es la abeja *Trigona pectoralis*.

Existe una etapa crítica en la reproducción que es el paso del estadio de flores a frutos en formación ya que en esta etapa la pérdida de frutos potenciales resultó en un 61%.

LITERATURA CITADA

- Aker, C. L. 1982. Regulation of flower, fruit, and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *Ecology* 70:357-372.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass-Flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34:475-488.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*. 62:775-788.
- Augspurger, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. Páginas 133-150. En: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor, editores. The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267.
- Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology*. 72:777-795.
- Augspurger, C.K y C.K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*. 61:211-217.
- Bawa, K.S. 1977. The Reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution*. 31:52-63.
- Bawa, K.S. y C.J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest: Implications for the evolution of paternal and maternal reproduction patterns. *American Journal of Botany* 71:736-751.

- Domínguez, C.A. y R. Dirzo. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, 9:204-216.
- Faegri, K. L. y L. van Der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. 3a. ed., Pergamon Press, Londres.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Galil, J. Y G. Neeman. 1977. Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.) *New Phytologist* 79: 163-171.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México, D.F.
- Garwood, N.C. y C.C. Horvitz. 1985. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, *Staphylea trifolia* L. (Staphyleaceae). *American Journal of Botany* 72:453-466.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:419-463.
- Heinrich, B. y P. H. Raven. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176:597-602.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in central america. *Evolution*. 21:620-637.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding paterms of tropical trees. En: *Tropical trees as living systems*. 83-128. Cambridge University Press.
- Miranda, F. y E. Hernández X 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28:29-179.

- Pennington, T.D. y J. Sarukhan. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica.
- Powell, J. A. y R. A. Mackie. 1966. Biological interrelationships of moths and *Yucca whipplei* (Lepidoptera: Gelechiidae, Blastobasidae, Prodoxidae) Univ. Calif. Publ. Ent. 42:1-59.
- Rathcke, B., E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematic. 16:179-214.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1980. Coordinación General de Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. Carta de climas Mérida.
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection. En: Solbrig, O. T. (ed.) Demography and evolution in plant populations. Botanical Monograph Vol. 5, University of California.
- Standley, P.C. y J. Steyermark. 1946. Flora of Guatemala. Fieldiana:Botany. 24:139-141.
- Stephenson, A.G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). Ecology 61:57-64.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematic. 12:253-279.
- Téllez, O., M. Sousa y E. Cabrera. 1982. Imágenes de la flora Quintanarroense. CIQRO-UNAM.
- Udovic, D. 1981. Determinants of fruit set in *Yucca whipplei*: Reproductive Expenditure vs. Pollinator Availability. Oecologia. 48:389-399.
- Udovic, D. y C. L. Aker. 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. Oecologia. 49:245-248.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Vicent, 1987. Arboles de potencial combustible en la República Dominicana.
En: Land and resource evaluation for national planning in the tropics.
International conference and workshop. Chetumal, Quintana Roo.
México.