



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL POLEN EN EL
GÉNERO *HECHTIA* KLOTZSCH (BROMELIACEAE:
HECHTIOIDEAE)

Tesis que presenta

ESTHER ELIZABETH HERRERA CANTO

En opción al título de

MAESTRA EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2016

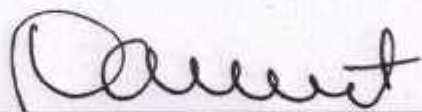
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Esther Elizabeth Herrera Canto** titulado **“CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL POLEN EN EL GÉNERO HECHTIA KLOTZSCH (BROMELIACEAE: HECHTIOIDEAE)** fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de Sistemática y Florística en el laboratorio de Anatomía del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente.



Dr. Manuel Martínez Estévez
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, Octubre de 2016

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se regirán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: _____



Nombre: ESTHER ELIZABETH HERRERA CANTO

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, y forma parte del proyecto titulado Filogenia, Evolución y Biogeografía de *Hechtia* Klotszch (Hechtioideae: Bromeliaceae), clave 60224 en el que participé bajo la dirección de la Doctora Ivón Mercedes Ramírez Morillo.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Ivón Ramírez Morillo por haber confiado en mi persona, por la paciencia, por la dirección y por su apoyo brindado en todo momento para la realización de este trabajo.

Al Dr. Germán Carnevali, Dr. Rodrigo Duno y Dra. Carmen Salazar por todo su apoyo durante la realización de mi tesis, por ser parte de mi comité tutorial y fortalecer el presente documento a través de sus valiosos comentarios y correcciones.

A los miembros del Comité Revisor de Tesis y Sínoo de Examen de grado: Dra. Ivón Ramírez, Dr. Germán Carnevali, Dr. Rodrigo Duno de Stefano, Dra. Carmen Salazar y Dr. Carlos Burelo, por las correcciones y sugerencias realizadas al trabajo escrito, que le dieron cuerpo y estructura a esta última versión de la tesis.

A Lilia Can Itza técnico académico titular B, por su apoyo en el montaje y fotografiar en el Microscopio óptico de barrido fundamento básico para la realización de este proyecto, por sus consejos y enseñanzas.

Al laboratorio del Microscopio Electrónico de Barrido, por la instalación para poder llevar a cabo los análisis de la tesis.

A Paola Marfil Lara por su ayuda en la edición de las gráficas para el documento de tesis.

JBR-RO del CICY por el permiso para el muestreo y toma de datos del material utilizado en este trabajo.

HERBARIO CICY por el apoyo y permiso dado para la toma de muestras del material para realizar este trabajo.

A Liligelia García, Nancy Dzulub y Alejandra Arceo, por su amabilidad y apoyo en todos los trámites y solicitud de becas.

A mis compañeros de la Línea de Sistemática y Florística, con los cuales compartí experiencias, realicé intercambio de ideas, aclaré dudas, recibí apoyo técnico, entre muchas otras cosas más.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la Beca Nacional No. 624759, para realizar los estudios de maestría.

Al CICY por las instalaciones prestadas para la realización de la tesis.

A mis amigos Reyna Santana Mezquita y Amilcar Can sulu por su gran apoyo y consejos durante todo este procesos y sobre todo por brindarme su amistad en todo momento.

DEDICATORIAS

A DIOS por protegerme durante todo este camino, por darme fuerza y por permitirme llegar hasta este momento tan importante para culminar esta etapa de mi vida.

A mi esposo Alfredo Góngora Jiménez por su apoyo y consejos que me enseñaron a continuar y nunca renunciar, gracias por tu amor incondicional.

A mis padres, porque creyeron en mí y por su apoyo, dándome ejemplos dignos de superación, responsabilidad y entrega, porque en gran parte gracias a ustedes, hoy puedo ver alcanzada mi meta, ya que siempre estuvieron impulsándome en los momentos más difíciles de mi maestría y por el orgullo que sienten por mí, fue lo que me hizo ir hasta el final.

A mi familia en general, porque me ha brindado su apoyo incondicional y por compartir conmigo buenos y malos momentos.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I.....	3
ANTECEDENTES.....	3
1.1 La familia Bromeliaceae.....	3
1.2. El género Hechtia.....	3
1.3. Características descriptivas de las alianzas propuestas.....	4
1.4. Polen.....	6
1.5. Estudios palinológicos en las Angiospermas.....	10
1.6. Estudios palinológicos en la familia Bromeliaceae.....	12
1.7. Estudios palinológicos en el género Hechtia.....	13
HIPÓTESIS.....	15
OBJETIVO GENERAL.....	15
OBJETIVOS PARTICULARES.....	15
CAPÍTULO II.....	17
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	17
2.1 Materiales y métodos.....	17
2.1.1 Preparación de muestras para el estudio.....	18
2.1.2. Preparación de muestras para su observación en el microscopio óptico	18

2.1.3. Preparación de muestras para su observación en el microscopio electrónico de barrido.....	19
2.1.4. Análisis estadísticos.....	21
CAPITULO III.....	23
RESULTADOS.....	23
3.1. Caracterización morfológica del polen del género <i>Hechtia</i>	23
3.2. Análisis de datos cuantitativos de la morfología del grano de polen.....	26
3.2.1. Diámetro polar.....	26
3.2.2. Diámetro ecuatorial.....	26
3.2.3. Tamaño del sulco.....	29
3.2.4. Tamaño del retículo de la exina.....	29
3.2.5. Datos cuantitativos combinados.....	32
3.3. Análisis de datos cualitativos de la morfología del grano de polen....	34
3.3.1. Tipo de exina.....	34
3.3.2. Forma de polen.....	34
3.3.3. Tipo de sulco.....	37
3.3.4. Datos cualitativos combinados.....	37
3.4. Análisis de agrupamiento de datos cualitativos y cuantitativos de la morfología del grano de polen.....	38
3.5. Descripción morfológica del polen de las especies de <i>Hechtia</i>	43
3.5.1. <i>Hechtia aquamarina</i> I. Ramírez & C.F. Jiménez.....	43
3.5.2. <i>Hechtia argentea</i> Baker.....	45
3.5.3. <i>Hechtia caerulea</i> (Matuda) L.B. Sm.....	47
3.5.4. <i>Hechtia chichinautzensis</i> Mart.-Correa, Espejo & López-Ferr.	49
3.5.5. <i>Hechtia cordylinioides</i> Baker.....	51
3.5.6. <i>Hechtia dichroantha</i> Donn. Sm.	53
3.5.7. <i>Hechtia elliptica</i> L.B. Sm.	55
3.5.8. <i>Hechtia flexilifolia</i> I. Ramírez & Carnevali.....	57
3.5.9. <i>Hechtia galeottii</i> Mez.....	59
3.5.10. <i>Hechtia ghiesbreghtii</i> Lem.	61

3.5.11. <i>Hechtia glomerata</i> Zucc.	63
3.5.12. <i>Hechtia guatemalensis</i> Mez.....	65
3.5.13. <i>Hechtia iltisii</i> Burt-Utley & Utley.....	67
3.5.14. <i>Hechtia isthsmusiana</i> Burt-Utley.....	69
3.5.15. <i>Hechtia lanata</i> L.B. Sm.	71
3.5.16. <i>Hechtia lepidophylla</i> I. Ramírez.....	73
3.5.17. <i>Hechtia lundelliorum</i> L.B. Sm.	75
3.5.18. <i>Hechtia melanocarpa</i> L.B. Sm.	77
3.5.19. <i>Hechtia meziana</i> L.B. Sm.	79
3.5.20. <i>Hechtia michoacana</i> Burt-Utley, Utley & García-Mend.	81
3.5.21. <i>Hechtia montana</i> Brand.	83
3.5.22. <i>Hechtia myriantha</i> Mez.....	85
3.5.23. <i>Hechtia nivea</i> I. Ramírez & Carnevali.....	87
3.5.24. <i>Hechtia nuusaviorum</i> Espejo & López-Ferr.	89
3.5.25. <i>Hechtia oaxacana</i> Burt-Utley, Utley & García-Mend.....	91
3.5.26. <i>Hechtia perotensis</i> I. Ramírez & Martínez-Correa.....	93
3.5.27. <i>Hechtia podantha</i> Mez.....	95
3.5.28. <i>Hechtia pringlei</i> B.L. Rob. & Greenm.	97
3.5.29. <i>Hechtia pumila</i> Burt-Utley & Utley.....	99
3.5.30. <i>Hechtia purpusii</i> Brandegees.....	101
3.5.31. <i>Hechtia rosea</i> E. Morren ex Baker.....	103
3.5.32. <i>Hechtia rubicunda</i> López-Ferr. & Espejo.....	105
3.5.33. <i>Hechtia schottii</i> Baker.....	107
3.5.34. <i>Hechtia stenopetala</i> Klotzsch	109
3.5.35. <i>Hechtia sphaeroblata</i> B.L. Rob.	111
3.5.36. <i>Hechtia subalata</i> L.B. Sm.	113
3.5.37. <i>Hechtia texensis</i> S. Watson.....	115
3.5.38. <i>Hechtia tillandsioides</i> (André) L.B. Sm.	117
3.5.39. <i>Hechtia</i> sp. nov. Guerrero.....	119
3.5.40. <i>Hechtia</i> sp. nov. Chiapas.....	121

3.5.41. <i>Hechtia</i> sp. nov. Edo de México.....	123
3.5.42. <i>Hechtia</i> sp. nov. Oaxaca.....	125
CAPÍTULO IV.	127
DISCUSIÓN.....	127
4.1. Estudios morfológicos conocidos sobre la familia Bromeliaceae y el género <i>Hechtia</i>	127
4.2. Morfología polínica en el género <i>Hechtia</i>	127
4.3. Relación polen-polinizador en el género <i>Hechtia</i>	131
4.4. Importancia taxonómica de la morfología del polen en el género.....	133
CAPÍTULO V.....	135
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	135
BIBLIOGRAFIA.....	136

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.1. Estructura de la esporodermis del grano de polen. A) Capas principales de la esporodermis, B) Ultraestructura del grano de polen	7
Figura 1.2. Algunos tipos de apertura del polen.....	9
Figura 1.3 Árbol filogenético dibujado y traducido a partir de APG II.....	11
Figura 1.4. Flores estaminadas y granos de polen observados al microscopio electrónico de barrido (MEB) de diversas especies de Bromeliaceae: (A) <i>Hechtia subalata</i> L.B. Sm., (B) <i>Fosterella micrantha</i> (Lindl.) L.B. Sm., (C) <i>Hechtia</i> sp. (Guerrero), (D) <i>H. rosea</i> E. Morren ex Baker, (E) <i>H. oaxacana</i> Burt-Utley, Utley & García-Mend., (F) <i>Tillandsia dasyliriifolia</i> Baker (Imagen Nayeli G. Reyes-Nava).....	14
Figura 2.1. Materiales y equipos A. Sobres para muestras de polen, B. tubos eppendorf con polen para acetólisis, C. termociclador, D. Metalizador (DENTON VACCUM DESK II), E. Microscopio electrónico de barrido (JOEL modelo JSM-6360LV), (Fotografías: Esther Herrera).....	20
Figura 3.1. Dendograma de análisis de grupos con caracteres cuantitativos (diámetro polar).....	27
Figura 3.2. Dendograma de análisis de grupos con caracteres cuantitativos (diámetro ecuatorial).....	28
Figura 3.3. Dendograma de análisis de grupos de caracteres cuantitativos (tamaño del sulco).....	30
Figura 3.4. Dendograma de análisis de grupos de caracteres cuantitativos (tamaño del retículo de la exina).....	31
Figura 3.5. Dendograma de análisis de caracteres cuantitativos combinados.....	33
Figura 3.6. Dendograma de análisis de grupos de caracteres cualitativos (tipo de exina).....	35
Figura 3.7. Dendograma de análisis de grupos de caracteres cualitativos (forma de polen).....	36
Figura 3.8. Dendograma de análisis de grupos de caracteres cualitativos (tipo de sulco).....	40

Figura 3.9. Dendograma de analisis de grupos de caracteres cualitativos combinados.....	41
Figura 3.10. Dendograma de analisis de grupos de caracteres cualitativos y cuatitativos combinados.....	42
Figura 3.11. Hechtia aquamarina I. Ramírez & C.F. Jiménez: A. Flores estaminadas. B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....	44
Figura 3.12. Hechtia argentea Baker: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Claudia Hournung (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....	46
Figura 3.13. Hechtia caerulea (Matuda) L.B. Sm.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Katya Romero (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....	48
Figura 3.14. Hechtia chichinautzensis Mart.-Correa, Espejo & López-Ferr.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....	50
Figura 3.15. Hechtia cordylinioides Baker: A. flor estaminada, B. Grano de polen en microscopio de optico, C. Granos de polen en microscopio electronico de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Ivón Ramírez, (B) Esther Herrera, (C, D) Lilia Can.....	52
Figura 3.16. Hechtia dichroantha Donn. Sm.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Katya Romero (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....	54
Figura 3.17. Hechtia elliptica L.B. Sm.: A. Flor estaminada, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Ivón Ramírez, (B), Esther Herrera, (D,E) Lilia Can.....	56
Figura 3.18. Hechtia flexilifolia I. Ramírez & Carnevali: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio	

de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....58

Figura 3.19. *Hechtia galeottii* Mez. A. Granos de polen en microscopio óptico, B. Grano de polen en microscopio de barrido, C. Ornamentación de la exina del grano de polen, Fotografías: (A) Esther Herrera, (B,C) Lilia Can.....60

Figura 3.20. *Hechtia ghiesbreghtii* Lem.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).62

Figura 3.21. *Hechtia glomerata* Zucc.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....64

Figura 3.22. *Hechtia guatemalensis* Mez.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).66

Figura 3.23. *Hechtia iltisii* Burt-Utley & Utley: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).68

Figura 3.24. *Hechtia isthmusiana* Burt-Utley: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....70

Figura 3.25. *Hechtia lanata* L.B. Sm.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....72

Figura 3.26. *Hechtia lepidophylla* I. Ramírez: A. Granos de polen en microscopio óptico, B. Grano de polen en microscopio de barrido, C. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Esther Herrera, (B,C) Lilia Can.74

Figura 3.27. *Hechtia lundelliorum* L.B. Sm.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de

barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....76

Figura 3.28. *Hechtia melanocarpa* L.B. Sm.: A. Granos de polen en microscopio óptico, B. Grano de polen en microscopio de barrido, C. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Esther Herrera, (B,C) Lilia Can.....78

Figura 3.29. *Hechtia meziana* L.B. Sm.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....80

Figura 3.30. *Hechtia michoacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....82

Figura 3.31. *Hechtia montana* Brand.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....84

Figura 3.32. *Hechtia myriantha* Mez.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....86

Figura 3.33. *Hechtia nivea* I. Ramírez & Carnevali: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....88

Figura 3.34. *Hechtia nuusaviorum* Espejo & López-Ferr.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....90

Figura 3.35. *Hechtia oaxacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....92

Figura 3.36. *Hechtia perotensis* I. Ramírez & Martínez-Correa.: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen

en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....94

Figura 3.37. *Hechtia podantha* Mez: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....96

Figura 3.38. *Hechtia pringlei* B.L. Rob. & Greenm. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....98

Figura 3.39. *Hechtia pumila* Burt-Utley & Utley. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....100

Figura 3.40. *Hechtia purpusii* Brandege. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....102

Figura 3.41 *Hechtia rosea* E. Morren ex Baker. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....104

Figura 3.42. *Hechtia rubicunda* López-Ferr. & Espejo: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....106

Figura 3.43. *Hechtia schottii* Baker: A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....108

Figura 3. 44. *Hechtia stenopetala* Klotzsch A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....110

Figura 3.45. *Hechtia sphaeroblasta* B.L. Rob. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio

de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....112

Figura 3.46. *Hechtia subalata* L.B. Sm. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido. D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....114

Figura 3.47. *Hechtia texensis* S. Watson. . Granos de polen en microscopio óptico, B. Grano de polen en microscopio de barrido, C. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A,B) Lilia Can, (C), Esther Herrera.116

Figura 3.48. *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez(A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....118

Figura 3.49. *Hechtia* sp. nov. Guerrero. A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....120

Figura 3.50. *Hechtia* sp. nov. Chiapas A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez(A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....122

Figura 3.51. *Hechtia* sp. nov. Edo de México A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....124

Figura 3.52. *Hechtia* sp. nov. (Oaxaca) A. Flores estaminadas, B. Granos de polen en microscopio óptico, C. Grano de polen en microscopio de barrido, D. Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).....126

LISTADO DE CUADROS

Cuadro 2.1. Especies de Hechtia empleadas en la caracterización de polen y su ubicación dentro de las alianzas propuestas por Ramírez et al. (en prep.).....17

Cuadro 3.1 Comparación de caracteres cualitativos y cuantitativos de los granos de polen de Hechtia (Bromeliaceae) en estudio.....24

ABREVIATURAS

APG: Angiosperm Phylogeny Group

AHCO: Alianza *Hechtia cordylinioides*

AHGL: Alianza *Hechtia glomerata*

AHGT: Alianza *Hechtia guatemalensis*

AHMZ: Alianza *Hechtia meziana*

AHPO: Alianza *Hechtia podantha*

AHPR: Alianza *Hechtia pringlei*

AHST: Alianza *Hechtia stenopetala*

AHTX: Alianza *Hechtia texensis*

AHTL: Alianza *Hechtia tillandsioides*

MEB: Microscopio Electrónico de Barrido

MOP: Microscopio Óptico

NA: Ninguna alianza

RESUMEN

La morfología del polen puede ser una herramienta útil para la identificación y delimitación de especies. Ramírez *et al.* (en prep.), proponen la presencia de nueve alianzas para el género *Hechtia*, las cuales están definidas por una combinación de caracteres vegetativos, florales y biogeográficos. Si estos grupos son naturales y la morfología del polen (tamaño, forma y ornamentaciones) reflejan la historia evolutiva del grupo, entonces cada alianza también estará definida por características particulares del polen. Sin embargo, la complejidad taxonómica del género, así como su condición dioica, aunado a la variación del tamaño de las plantas, ha limitado el estudio del género, en particular, la delimitación de las especies. Por tal motivo, el objetivo del presente trabajo fue caracterizar la morfología externa del polen en el género y evaluar su valor taxonómico y filogenético. La caracterización de la morfología del polen se realizó mediante el estudio de imágenes generadas por microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido, se analizaron 42 de las 85 especies del género, y los resultados se analizaron con una prueba de agrupamiento, usando tantos datos cualitativos como cuantitativos, para determinar si las especies se agrupaban de acuerdo a las alianzas propuestas. Los resultados obtenidos no apoyan la agrupación de las alianzas propuestas; los datos cualitativos (tipo de exina, forma del polen, tipo de sulco) agrupan a las especies de acuerdo al tipo de exina (reticulada y heterobrocada), así como la forma de grano de polen (isopolar o heteropolar). El análisis con datos cuantitativos (diámetro polar, diámetro ecuatorial, tamaño del sulco y tamaño del retículo), arroja una formación de grupos de acuerdo al tamaño del grano de polen solamente. Aunque los caracteres analizados no apoyan las alianzas propuestas, el estudio demostró la importancia taxonómica al proporcionar diferencias en los granos de polen (ornamentación de la exina y forma del sulco) entre dos especies floralmente muy similares, vegetativamente diferentes, con áreas de distribución geográfica diferentes (*H. rosea* y *H. meztiana*). Este estudio es el primero que compara la morfología del polen entre las especies del género *Hechtia*, cuyos resultados pueden tener importancia en el contexto evolutivo, taxonómico y ecológico.

ABSTRACT

Pollen morphology can be a useful tool for identifying and delimiting species. Ramírez *et al.* (in prep.), suggest the presence of nine alliances within the genus *Hechtia*, which are defined by a combination of vegetative, floral, and biogeographic characters. If these alliances are natural groups and pollen morphology (size, shape, and exine ornamentation) reflect the evolutionary history of the group, then each alliance might also be defined by particular pollen features. The taxonomic complexity of the genus and its dioecious condition, coupled with the variation in plant size, have limited the study of the genus, in particular, species delimitation. Therefore, the objective of this study was to characterize the external morphology of pollen in the genus *Hechtia* and evaluate its taxonomic and phylogenetic value. The characterization of pollen morphology was performed by studying images generated by optical microscopy and scanning electron microscopy, analyzing 42 out of the 65 species of the genus. Data were analyzed with a clustering method, using both qualitative and quantitative characters, to determine if species grouped according to the proposed alliances. Results do not support the proposed alignment of taxa in vegetative morphology based-alliances; instead qualitative data (type of exine and sulcus features) grouped species according to the type of exine (reticulate and heterobrochate) as well as the shape of pollen grain (isopolar or heteropolar). Quantitative data analysis (polar diameter, equatorial diameter, sulco size and reticulum size) yield a grouping of species according to the size of the pollen grain only. Although the characters analyzed do not support the proposed alliances, the study shows taxonomic importance by providing differences in pollen grains (exine ornamentation and sulcus shape) between two vegetatively and biogeographically different but similarly floral species (*Hechtia rosea* and *H. meiziana*). This study is the first to compare the pollen morphology among species of the genus *Hechtia*, and thus, the results may be important in the evolutionary, taxonomic, and ecological context.

INTRODUCCIÓN

Bromeliaceae es la familia con mayor número de especies (58 géneros y ca. 3, 352 especies) endémicas del Neotrópico (Luther, 2012). Está constituida por plantas herbáceas, arrosetadas, epífitas, terrestres o rupícolas, con una alta diversidad ecológica, de hábitos méxicos, semiméxicos o xéricos, en diferentes tipos de vegetación y relieve de América (Martínez, 2008). La familia es nativa de regiones tropicales y subtropicales del Neotrópico, extendiéndose desde el estado de Virginia en los Estados Unidos de América, hasta el norte de la Patagonia en Sudamérica (Smith y Till, 1998), con una especie en el oeste de África.

El género *Hechtia* Klotzsch comprende cerca de 65 especies (Ramírez *et al.*, 2014), agrupa plantas herbáceas, litófitas y terrestres, arrosetadas, presenta inflorescencias en racimos o panículas, en posición terminal o lateral, flores con pétalos blancos, amarillos, rosados, verdes o lilas. Su distribución abarca desde el sur de Estados Unidos y norte de México hasta el norte de Nicaragua, la mayor parte de las especies se encuentran en los estados de Oaxaca, Guerrero, Jalisco y Puebla (Ramírez *et al.*, 2004).

La mayoría de los estudios para *Hechtia* son trabajos florísticos a nivel de complejos de especies, sobre la biología reproductiva, anatómicos y patrones de crecimiento, sin embargo, la complejidad taxonómica del género es bien conocida, en principio por su condición dioica que implica el conocimiento de los dos morfos para delimitar las especies; en algunos complejos (*H. glomerata*, por ejemplo) cuyas plantas presentan el tipo de crecimiento pseudomonopodial (Ramírez *et al.*, 2014), la variación en tamaño de la planta es extremadamente grande. Cualquier contribución en la búsqueda de nuevos caracteres que ayuden en la delimitación de especies, será una gran contribución.

El estudio y análisis de caracteres relacionados con el polen es promisorio, basado en un análisis preliminar realizado por Reyes-Navas (en prep.), quien identificó diferencias en la morfología polínica entre especies de Bromeliaceae con características florales contrastantes, particularmente dentro el género *Hechtia*. Si este es el caso para el género, los resultados de los estudios de la morfología del polen, podrían ser fundamentales para diferenciar y relacionar las especies, ya que la forma y la ornamentación de la exina son características que están determinadas genéticamente y por tanto, altamente conservadas a nivel evolutivo.

Ramírez (en prep.), propone la presencia de nueve alianzas para el género *Hechtia*, las cuales están definidas por una combinación de caracteres vegetativos, florales y biogeográficos. Si estos grupos son naturales y la morfología del polen (tamaño, forma y ornamentaciones) reflejan la historia evolutiva del grupo, entonces cada alianza también estará definida por características particulares del polen. Por tal motivo, el objetivo del presente trabajo es caracterizar la morfología polínica de las especies del género *Hechtia*, y evaluar su valor como carácter taxonómico y filogenético, además de proporcionar información en el estudio del campo de la palinología de la familia Bromeliaceae.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1. La familia Bromeliaceae

La familia Bromeliaceae presenta 58 géneros y aproximadamente 3,352 especies (Luther, 2012). Son plantas herbáceas, terrestres o litófitas (crecen sobre piedras) o como epífitas que se desarrollan sobre árboles.

Bromeliaceae es un grupo Neotropical con una sola especie presente en África (*Pitcarnia feliciana* (A. Chev. Harms y Mildbraed), lo que se atribuye a un evento de dispersión a larga distancia) (Givnish *et al.*, 2007). Se sugiere que la familia pudo haber surgido en el Norte de Suramérica en elevaciones bajas en el Escudo Guayanés y posteriormente la adquisición de adaptaciones como la fotosíntesis tipo CAM, hábito de tanques y tricomas foliares absorbentes, pudieron favorecer la dispersión más allá de su lugar de origen (Givnish *et al.*, 2004).

Bromeliaceae fue reconocida según el sistema de clasificación APG (Angiosperm Phylogeny Group, 2003) como parte del Orden Poales y dividida en tres subfamilias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae, y Bromelioideae (Smith y Downs, 1974, 1977, 1979); sin embargo, esta clasificación ha sufrido cambios en los últimos años. A partir de estudios realizados con métodos cladísticos, empleando como evidencia caracteres moleculares y morfológicos, la hipótesis de clasificación tradicional no resulta compatible con los resultados de los análisis filogenéticos. En el 2007, Givnish y colaboradores propusieron una nueva clasificación con base en análisis filogenéticos, la cual considera ocho subfamilias: Tillandsioideae, Bromelioideae, Brocchinioideae, Lindmanioideae, Hechtioideae, Puyoideae, Navioideae y Pitcairnioideae (Givnish *et al.*, 2007, 2011; APG III, 2009); *Hechtia* es el único miembro de la subfamilia Hechtioideae.

1.2. El género Hechtia

Hechtia comprende cerca de 65 especies (Ramírez *et al.*, 2014), agrupa plantas herbáceas, arrosetadas, comúnmente litófitas o terrestres, con hojas suculentas y fuertemente armadas, o raramente con márgenes aserrados. Las inflorescencias son panículas 1-3 divididas, de hasta 2-3 m de alto que pueden ser terminales o laterales, con escapos evidentes, flores con pétalos blancos, amarillos, rosados, verdes o lilas y el estigma es sésil. Las flores son morfológica y funcionalmente unisexuales y las especies

dioicas, con excepción de una especie polígamo-monoica *H. gayorum* L. W. Lenz (Espejo *et al.*, 2005). La mayoría de las especies habita en regiones áridas y semiáridas, en hábitats secos con escasez de agua, aunque también se presentan en la selva baja caducifolia y bosques perturbados de pino o encino (Jiménez, 2011).

Este género ha sido poco estudiado, debido a que son plantas de gran tamaño con marges espinosos y dioicas, por lo que es difícil tener colecciones completas y representativas de las especies que lo conforman, sin embargo, en las últimas décadas la exploración botánica en el país ha permitido contar con ejemplares más completos y de mejor calidad, aunque todavía existen taxones no descritos o conocidos solamente del tipo (Espejo *et al.*, 2007; Espejo *et al.*, 2008).

La mayoría de los estudios para el género *Hechtia* son trabajos florísticos. Desde la publicación de Flora Neotrópica (Smith y Downs, 1974), ha habido pocas contribuciones para el género, la mayoría han sido estudios florísticos, en Mesoamérica (Utley y Burt-Utley 1994), Flora NovoGaliciana (Mc Vaugh 1989) y la flora de la Península de Yucatán, así como en los estados de Veracruz, Oaxaca (Ramírez *et al.*, 2000, 2004; Pulido-Esparza *et al.*, 2004; Espejo *et al.*, 2004; Espejo *et al.*, 2005) otros estudios describen nuevas especies como *Hechtia pretiosa*, *H. zamudioi* y *H. aquamarina* (Espejo *et al.*, 2007 y 2008; Ramírez, 2008; López Ferrari *et al.*, 2009; Ramírez y Jiménez, 2012 a, 2012 b), el estudio de complejos de especies dentro del género como *H. podantha* (Martínez 2008) y *H. glomerata* (Jiménez, 2011). La biología reproductiva de *Hechtia schottii* una Bromeliaceae dioica en México (Ramírez, 2008; Chuc, 2002), y anatómicos (Varadarajan y Gilmartin, 1987), otros hablan acerca de la morfología polínica de la familia donde incluyen unas pocas especies de género (Harbritter, 1992).

1.3. Características descriptivas de las alianzas propuestas

En un contexto general, y basada en características morfológicas, biogeográficas, datos moleculares y anatómicos, Ramírez *et al.* (en prep.) proponen que el género *Hechtia* puede ser dividido en al menos nueve grandes grupos (alianzas) entendidas aquí como agrupaciones hipotéticas (hipótesis de relaciones falsificables en análisis filogenético) basadas *a priori* en los datos antes mencionados. Estas alianzas son: *Hechtia cordylinioides* (AHCO), *H. glomerata* (AHGL), *H. guatemalensis* (AHGT), *H. meiziana* (AHMZ), *H. podantha* (AHPO), *H. pringlei* (AHPR), *H. stenopetala* (AHST), *H. texensis*

(AHTX) y *H. tillandsioides* (AHTL). A continuación, se transcribe la descripción de las alianzas tal como propuestas por Ramírez *et al.* (en prep.):

Alianza *Hechtia cordylinioides* (AHCO): Esta alianza está compuesta por plantas con inflorescencias centrales pero de una roseta joven en posición lateral o basal con respecto a una roseta de mayor tamaño, inflorescencias de ca. de 50-100 cm largo, pocas o muchas ramas, flores con pétalos blancos, algunas veces con tonos rojizos; muy similares todas las flores estaminadas y las pistiladas, algunas tienen néctar amarillo, otras blanco, algunas tienen anteras negras, otras verdes. Las especies que la constituyen se han registrado solo para Oaxaca y Puebla, mayormente en la Reserva de la Biósfera Tehuacán Cuicatlán, en matorrales xerófilos, muy secos, en elevaciones de (450) 1000-2100 msnm.

Alianza *Hechtia glomerata* (AHGL): Este alianza está caracterizada por la presencia de plantas con inflorescencia lateral, en ambos sexos con numerosas flores en panículas 1-3 divididas, con ramas alargadas o formando glomérulos y entonces cada glomérulo con 20-30 flores, cubiertas por un indumento blanco y flores con pétalos blancos. Especies en este grupo se distribuyen en la Planicie Costera del Golfo de México y en la costa Caribe de Honduras, en selvas secas, entre los 0-1800 m de elevación.

Alianza *Hechtia guatemalensis* (AHGT): Esta alianza se caracteriza por la presencia de plantas con inflorescencia central, con numerosas flores (>1000 por inflorescencia), ca. 1 m largas, flores con pétalos blancos, creciendo en selvas secas o bosques de pino o encino, en Guatemala y probablemente Honduras, El Salvador y Nicaragua, en la vertiente del Pacífico, ca. 1000 m de elevación.

Alianza *Hechtia meziana* (AHMZ): Esta alianza está caracterizada por plantas con inflorescencia central pero éstas emergen de una roseta lateral apenas en formación y da la apariencia de brácteas numerosas, las flores son rojas (o al menos los sépalos), usualmente toda la inflorescencia tiene una cubierta cerosa. Habitan en la región de la Costa Pacífica de México, desde Jalisco hasta Chiapas, con *H. dicroantha* de Guatemala (Baja Verapaz), en elevaciones entre 120-750 m, es matorrales xerófilos o selvas bajas secas.

Alianza *Hechtia podantha* (AHPO): Este alianza está caracterizada por plantas con inflorescencia central que emerge de una roseta madura, bien desarrollada, inflorescencia con miles de flores, con las ramas conspicuas, subtendidas por brácteas largas, las

inflorescencia con o sin indumento, flores con pétalos amarillentos o verdes, Especies en este grupo se distribuyen en el Altiplano de México, en los estados de Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Hidalgo, México, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz, mayormente en matorrales xerófilos, entre los 1360-2650 m de elevación.

Alianza *Hechtia pringlei* (AHPR): Este alianza está caracterizada por plantas con inflorescencia central que emerge de una roseta lateral joven, aparentando brácteas, inflorescencia miles de flores, con las ramas ascendentes, largas, cilíndricas, compactas, densamente floríferas, flores de colores amarillentos, blancuzcos, poco conspicuas, subtendidas por brácteas florales largas. Se encuentran solo en Oaxaca, en matorrales xerófilos, entre los 1500-1900 m de elevación.

Alianza *Hechtia stenopetala* (AHST): Esta alianza está caracterizada por plantas con inflorescencia central pero éstas emergen de una roseta apenas en formación, con apariencia de brácteas numerosas, flores blancas o amarillentas; crecen en áreas que pertenecen a la Reserva de Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, pero llegan hasta Chihuahua (Barranca del Cobre, *H. edulis*), Querétaro e Hidalgo (*H. lepidophylla*), Guerrero (*H. carlsoniae*, *H. pumila*) y Veracruz (*H. stenopetala*), mayormente en matorrales xerófilos, entre (600)1000-1650 (-2500) m de altitud.

Alianza *Hechtia texensis* (AHTX): Esta alianza está caracterizada por plantas con inflorescencia central pero éstas emergen de una roseta apenas en formación, con apariencia de brácteas numerosas, flores blancas o amarillentas, crecen en la parte norte del Altiplano Mexicano (estados de Coahuila, Nuevo León, Zacatecas), hasta el Desierto Chihuahuense en Texas, EEUU, entre los 950-1800 m de elevación, en matorral xerófilo.

Alianza *Hechtia tillandsioides* (AHTL): Esta alianza contiene especies con inflorescencia central, con cientos de flores, flores pediceladas, pedicelo grácil, pétalos blancos, cerúleos o lilas, pétalos y sépalos delgados, papiráceos. Se han registrado para los estados de Querétaro, San Luis Potosí, Hidalgo y Edo. México, en matorrales xerófilos o selva baja caducifolia, entre los 600-1250 msnm.

1.4. Polen

Los granos de polen son estructuras sexuales masculinas presentes en los Gimnospermas y las Angiospermas, las cuales se originan en la parte interna de los estambres y cuando éstas alcanzan su estado de madurez, son liberadas (Belmonte *et al.*, 2002). El grano de polen es el microgametofito masculino de las plantas, conformado

por un conjunto de células haploides masculinas que intervienen en la reproducción de todas las plantas con flores (Burjachs *et al.*, 2006). Biológicamente, la principal función del polen es la de fecundar una ovocélula.

La pared del grano de polen o la esporodermis, está formada por varios estratos que difieren por sus caracteres químicos, morfológicos y ontogénicos. Consta fundamentalmente de dos capas muy diferenciadas, una interna que está en contacto con el protoplasma celular denominada intina y otra externa, rodeando a todo el conjunto llamada exina. La exina es la capa más externa y más resistente de la pared del grano de polen, su componente químico fundamental es la esporopolenina, que se forma por la polimerización de carotenos y ésteres de carotenos oxidados en proporciones variables (Fonnegra, 1989). Sin embargo, la exina es una capa que presenta una cierta elasticidad y plasticidad, permitiendo al grano de polen prevalecer en las condiciones ambientales.

En la exina, hay también un componente tipo polisacárido y otro lipídico, así como proteínas, (fundamentalmente glucoproteínas). La exina es muy resistente ya que soporta la acción de los ácidos y las bases concentrados, así como el calentamiento a 300°C (Zetzsche, 1929). Debido a esto, el grano de polen permanece en buen estado a pesar de realizar varias técnicas para su estudio, como la técnica de acetólisis y esto, puede aportar excelentes datos para la identificación de especies. La intina es la capa más interna de la pared del grano de polen (Fig. 1), sus componentes principales son celulosa, pectinas y glucoproteínas, ésta forma una capa continua, no interrumpida alrededor de todo el grano de polen, generalmente la exina está ausente en las aperturas germinativas más complejas, pero la intina es la capa que las recubre exteriormente (Fonnegra, 1989).

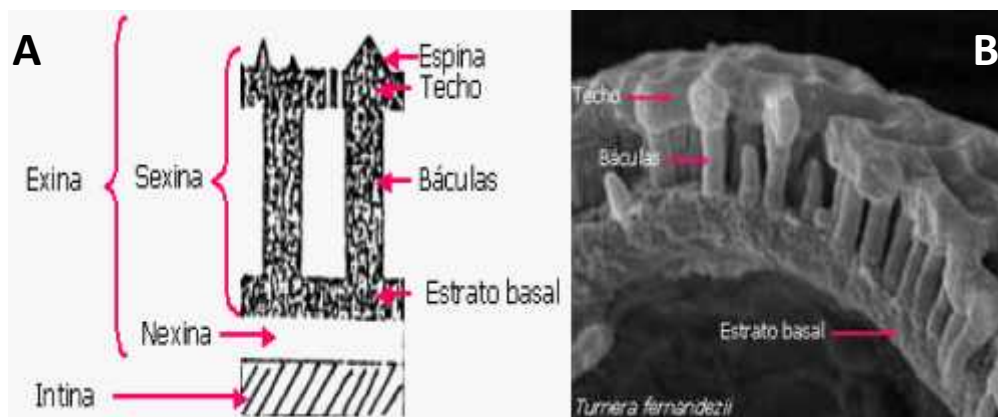


Figura 1.1 Estructura de la esporodermis del grano de polen. A) Capas principales de la esporodermis, B) Ultraestructura del grano de polen (tomado de Fahn, 1982).

Los granos de polen se caracterizan por su tamaño y su forma. Sin embargo, existen otras características que los describen, como son la escultura (ornamentación) de su exina y el estudio de su ultraestructura (tectum, columelas, sexina nexina, intina), las aperturas, el número y la disposición de los poros en la superficie (Belmonte y Roure, 2002), características todas que nos permiten diferenciar y reconocer los granos de polen en algunos grupos (Martínez-Hernández *et al.*, 1993).

Los granos de polen pueden ser liberados por las anteras individualmente o en grupos de diferentes número, formas y características; dos, cuatro, o muchos. En las familias Apocynaceae y Orchidaceae son bien conocidos los polinarios los cuales son la aglomeración de los granos de polen (masula) en una estructura formada por el retináculo y la caudícula que permite el transporte del polen por el polinizador (Ramírez *et al.*, 2007). En caso de la familia Bromeliaceae, los granos de polen son generalmente solitarios o unidos en tétradas (Judd *et al.*, 2007).

Los granos de polen se describen también, de acuerdo con la forma de su apertura (Fig. 2): colpados, que tienen una o más aberturas largas y estriadas; porados con una apertura más o menos redonda, sulcados con una apertura latitudinal en el polo distal o proximal, colporado: apertura compuesta consistiendo de un colpo (externo) y un poro (interno). La identidad, la densidad, y la frecuencia de los granos de polen en un nivel estratigráfico, puede dar información sobre las especies vegetales presentes en ese momento y lugar, en estudios paleontológicos, se utilizan para determinar la comunidad de plantas, estructurar y evaluar por extrapolación en el tiempo cambios en el clima (Simpson, 2003).

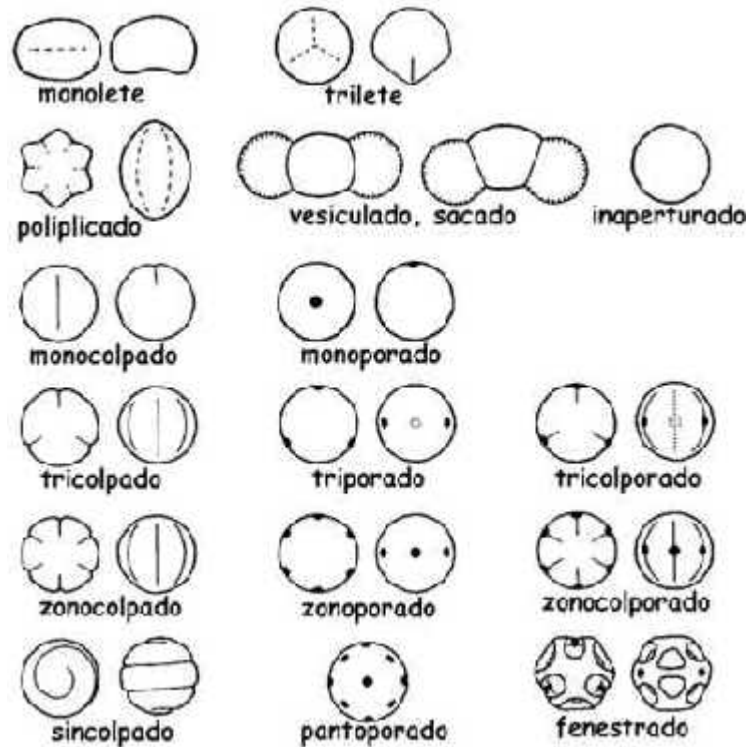


Figura 1.2. Algunos tipos de apertura del polen. (Tomado de Faegri y Iversen, 1964).

La evolución del polen ha sido progresiva desde las esporas del Devónico hasta el prepolen del Carbonífero y luego hasta el polen del Mesozoico (Morre 1978), siendo evidente los siguientes cambios: la reducción del gametófito masculino y aumento de su retención dentro de la esporodermis (exina e intina), el cambio del lugar de germinación de la micróspora desde la posición proximal hasta la posición distal, la producción de sacos aeríferos en *Coniferales* que facilitan su transporte por el viento, la formación de sulco en *Cycadales* y la variación de aperturas, poros, tamaño y forma (Saenz, 1978), notándose una evolución marcada en el grano de polen para algunos grupos de plantas.

El aumento del número de apertura en los granos de polen de Angiospermas ofrece un potencial ventaja selectiva porque aumenta el número de sitios de germinación posibles, facilitando de este modo el contacto entre al menos una apertura y la superficie del estigma, en las angiospermas el aumentar el número de aperturas en el polen, sugiere que las aperturas de polen están bajo fuerte presión de selección, estas diferencias se demuestran entre los grupos basales y las Eudicotiledóneas, éstas últimas poseen especies con polen tricolpado, mientras que las especies con polen monosulcado están representadas una serie de linajes basales, incluyendo Piperales y monocotiledóneas

(Furness y Rudall, 2004). Por lo tanto, la optimización de este sistema de aperturas en las recientes filogenias de las Angiospermas, indica una transición evolutiva en el clado Eudicotiledóneas pasando de una abertura a tres (Furness y Rudall, 2004).

1.5. Estudios palinológicos en las Angiospermas

La historia de la palinología está relacionada con la embriología, citología y biología de la polinización. La comprensión de la estructura y la función del grano de polen claramente han dependido en cierta medida de los avances en microscopía, especialmente en los primeros años (siglo XVII).

Las primeras investigaciones sobre los granos de polen fueron a partir del estudio de la forma y estructura del grano de polen, en el siglo XVII, Marcello Malpighi observó e informó de los granos de polen, utilizando microscopios desarrollados en 1665 por Robert Hooke, pero su función en la reproducción era desconocida. A partir de estos inicios, el estudio serio de los granos de polen fue avanzando a través del paso de los años. En el siglo XIX, Juan Evangelista Purkinje publicó los resultados de muchas observaciones sobre las diferentes formas de los granos de polen e hizo un intento de desarrollar un sistema de terminología para describir los detalles del polen (Stuessy, 2009).

Durante todo el siglo XIX, se realizaron estudios que profundizan en el conocimiento de la estructura de los granos de polen, su importancia, su desarrollo y su morfología, favorecidos por el perfeccionamiento del microscopio. Puede decirse que el punto culminante de este periodo, fueron los estudios de Fischer (1890) publicados en su obra «*Beiträge*» en la que examina críticamente 2.200 especies pertenecientes a 158 familias distintas. Afirmó que los granos de polen que se interpretaban como compuestos o pluricelulares, eran simplemente células que crecían juntas después de la meiosis. Estableció una clasificación haciendo una primera separación en dos grupos, atendiendo a la presencia o ausencia de exina. La observación detallada de los granos compuestos, le lleva a establecer lo que podemos llamar ley de Fischer que relaciona los caracteres de los granos con su colocación espacial en la tétrada. Del estudio detallado que hizo de los granos de polen, llegó a conclusiones interesantes: (1) Los pólenes de especies próximas son semejantes. (2) El polen en las Gimnospermas y Monocotiledóneas, tiene una estructura simple, mientras que en las dicotiledóneas, la estructura es compleja culminando en las Asteraceae, con la exina llena de espinas. (3) Las plantas entomófilas presentan granos de polen con aceite y espinas, mientras las anemófilas tienen granos de

polen de exina fina y lisa. Con estas conclusiones, Fischer muestra el valor filogenético de los granos de polen (APG II, 2003).

El estudio de palinología se ha multiplicado enormemente. Se publicaron libros importantes como el Wodehouse's *Pollen grains* en 1935, posteriormente se publicó el libro de Erdtman's *Pollen Morphology and Plant Taxonomy* en 1952 que era un manual completo de la historia, la técnica y las características conocidas de los granos de polen dentro de los gimnospermas y angiospermas.

En los estudios de la clasificación de las especies, la morfología del polen ha sido utilizada como un estudio complementario. A pesar que la clasificación taxonómica se asienta en evidencias moleculares, sus grupos constituyentes (clados), son en muchos de los casos consistentes con pruebas no moleculares, como por ejemplo, la morfología del polen que sustenta la separación entre las Eudicotiledóneas y el resto de las Dicotiledóneas (APG II, 2003).

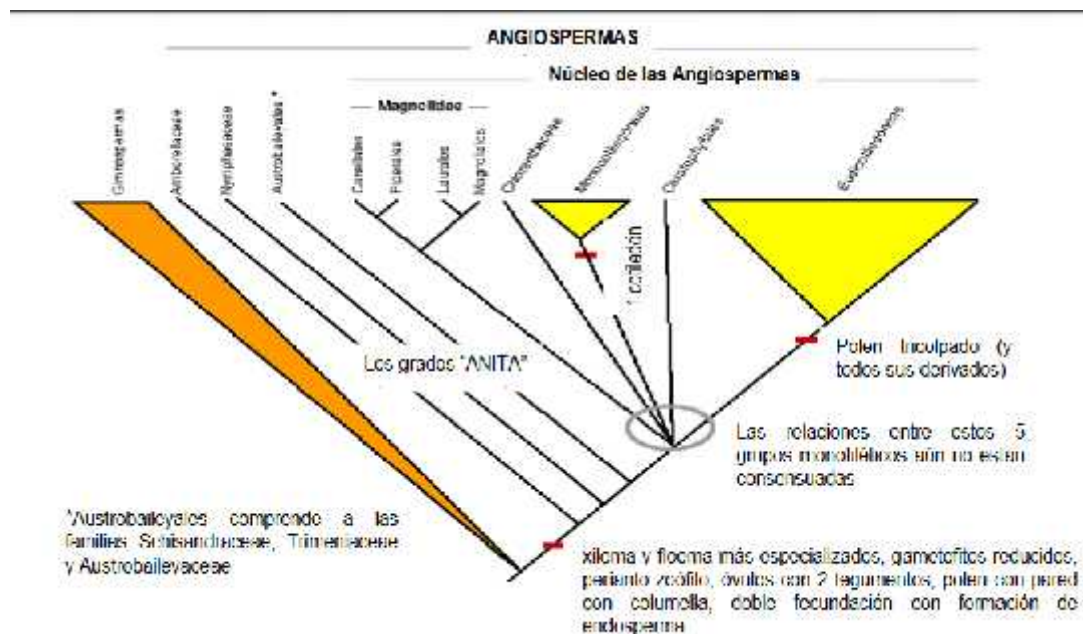


Figura 1.3. Árbol filogenético dibujado y traducido a partir de APG II (2003), con modificaciones de Qiu *et al.*, (2005).

Un grupo numeroso de especies tradicionalmente ubicadas en Dicotiledóneas, constituyen el clado de las verdaderas Dicotiledóneas (Eudicotiledóneas), soportado por sinapomorfias que incluyen polen tricolpado (o modificaciones de este tipo básico) y secuencias de ADN de cloroplasto (Fig. 3). Las restantes familias de antiguas

Dicotiledóneas con polen monoaperturado han sido consideradas como un complejo parafilético de familias primitivas (familias basales, clado Magnoliidae). En los gimnospermas, los granos de polen presentan una apertura distal, son vesiculados y poseen unos apéndices en forma de sacos que están relacionados con la dispersión por el viento (APG II, 2003).

1.6. Estudios palinológicos en la familia Bromeliaceae

La morfología del polen se utilizó en la sistemática de la familia Bromeliaceae por Mez (1891-1894, 1896, 1934-1935), quien se basó en el patrón de aperturas de granos de polen, caracterizando las tres subfamilias de Bromeliaceae de la siguiente manera: Bromelioideae presenta polen euripolínico, donde los granos de polen varían significativamente en la apertura y en la estratificación tamaño y forma de la exina; mientras que en las subfamilias Pitcairnioideae y Tillandsioideae, la morfología del polen es poco variable, por ello las denominó estenopolinicas.

Erdtman y Praglowski (1974), estudiaron 125 especies pertenecientes a 40 géneros y tres subfamilias de Bromeliaceae, utilizando granos de polen acetolizados y observados en microscopio de luz. Mencionan que los granos de polen son generalmente singulares o unidos en tétradas, la exina es subtectada, usualmente reticulada, o rara vez, con la sexina más gruesa que la nexina. Con base en estos caracteres morfológicos, Erdtman y Praglowski (1974) dividen la familia en dos grupos: el primero con granos de polen 1-sulcados, y el otro con los granos sulcoporados. Dentro del primer grupo incluye 27 géneros pertenecientes a las tres subfamilias de Bromeliaceae: *Aechmea* Ruiz & Pav., *Araeococcus* Brongn., *Billbergia* J.C. Wendl., *Brocchinia* Schult.f., *Bromelia* L., *Connellia* N.E.Br., *Cottendorfia* Schult.f., *Cryptanthus* Otto & A.Dietr., *Deuterocohinia* Mez, *Dyckia* Schult.f., *Encholirium* Mart. ex Schult.f., *Fascicularia* Mez, *Fernseea* Baker, *Fosterella* L.B. Sm., *Glomeropitcarnia* Mez, *Greigia* Regel, *Guzmania* Ruiz & Pav., *Hechtia* Klotzsch, *Navia* Schult.f., *Neoglaziovia* Mez, *Ochagavia* Phil., *Orthophytum* Beer, *Pitcairnia* L' Her., *Puya* Molina, *Tillandsia* L. y *Vriesea* Lindl., mientras que en el segundo grupo incluye a once géneros de la subfamilia Bromeloideae: *Acanthostachys* Link, Klotzsch & Otto, *Aechmea* Ruiz & Pav., *Ananas* Mill., *Androlepis* Brongn ex Houlet, *Canistrum* E. Morren, *Hohenbergia* Schult. f., *Neoregelia* L.B. Sm., *Nidularium* Lem., *Quesnelia* Gaudich y *Ronnbergia* E. Morren & André. Estos estudios concluyeron que las especies de la familia Bromeliaceae presentan polen con características similares y también algunas diferencias

en relación a su morfología polínica, aunque aún faltan más estudios para analizar la morfología del polen en esta familia.

1.7. Estudios palinológicos en el género *Hechtia*

Para el género *Hechtia*, otro estudio que se realizó comparando el polen del género con otros géneros de la familia, el estudio preliminar de Reyes-Navas, (en prep) se basó en la morfología del polen, incluye 21 taxones, 19 de los cuales son del género *Hechtia*: *H. rosea* E. Morren ex Baker, *H. oaxacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend., *H. subalata* L.B. Sm., *H. guatemalensis* Mez, *H. isthmusiana* Burt-Utley, *H. rubricunda* López-Ferr. & Espejo, *H. nivea* I. Ramírez & Carnevali, *H. meiziana* L.B. Sm., *H. lundelliorum* L.B. Sm., *H. dicroantha* Donn. Sm., *H. chichinautzensis* Mart.-Correa, Espejo & López-Ferr., *H. tillandsioides* (André) L.B. Sm., *H. purpusii* Brand., *H. michoacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend., *H. podantha* Mez y especies filogenéticamente menos cercanas como *Fosterella micrantha* (Lindl.) L.B. Sm. (Pitcairnioideae) y *Tillandsia dasyliiriifolia* Baker (Tillandsioideae). Este estudio preliminar, sugiere diferencias morfológicas del polen entre géneros y entre especies de *Hechtia*, particularmente dentro de las especies estudiadas, se observó polen rugulado-reticulado para la mayoría de las especies excepto para *Hechtia rosea* que presenta exina lisa, además de diferencias de tamaño de los granos de polen. (Fig. 4). Este estudio sugiere diferencias en la morfología del polen entre especies con diferentes síndromes de polinización o al menos, con diferencias en morfología y color floral, posiblemente con información de valor taxonómico (Reyes-Navas en prep.).

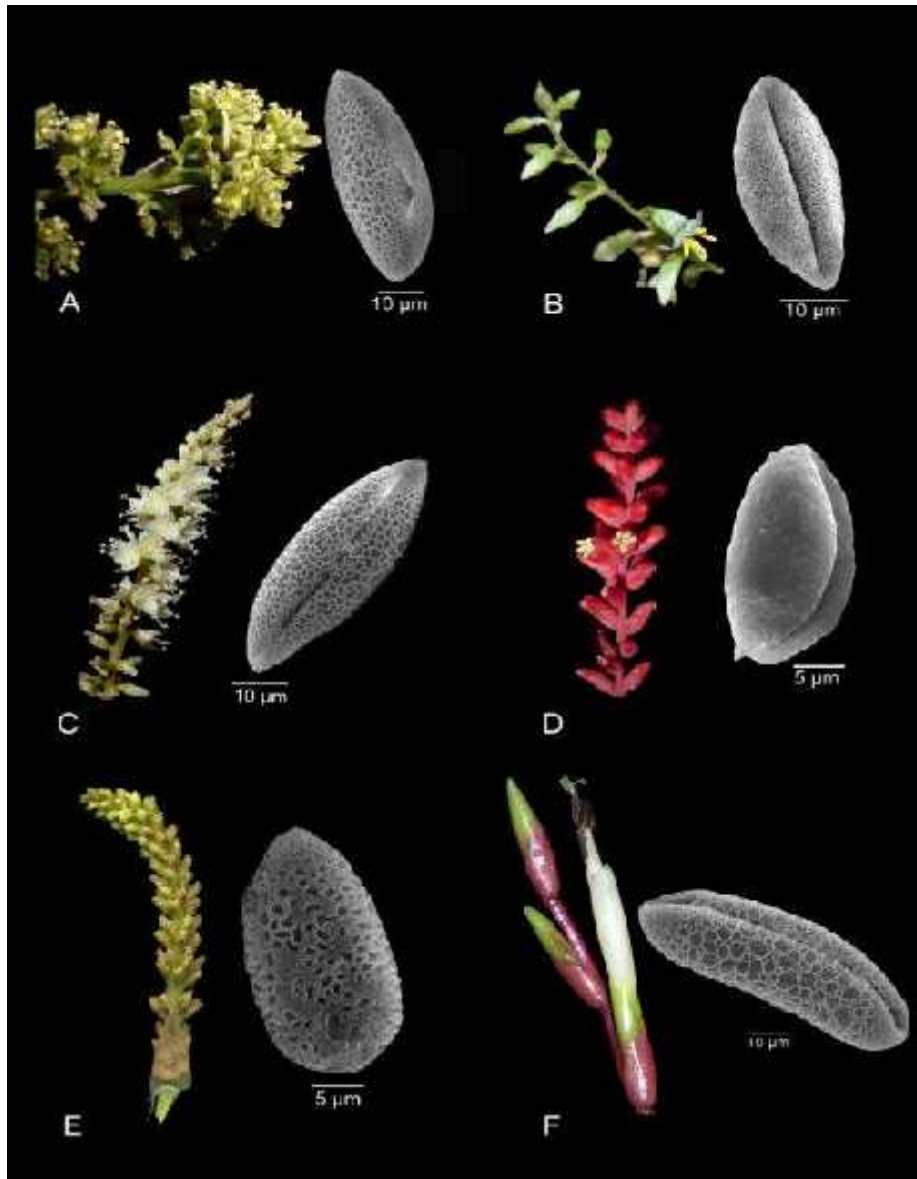


Figure 1.4. Flores estaminadas y granos de polen (observados al MEB) de diversas especies de Bromeliaceae: (A) *Hechtia subalata* L.B. Sm., (B) *Fosterella micrantha* (Lindl.) L.B. Sm., (C) *Hechtia* sp. (Guerrero), (D) *H. rosea* E. Morren ex Baker, (E) *H. oaxacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend., (F) *Tillandsia dasyliiriifolia* Baker (Imagen Nayeli G. Reyes-Nava).

HIPÓTESIS

Ramírez (en prep.) propone la presencia de nueve alianzas para el género *Hechtia*, las cuales están definidas por una combinación de caracteres vegetativos, florales y biogeográficos. Si estos grupos son naturales y la morfología del polen (tamaño, forma y ornamentaciones) correlaciona con la historia evolutiva del grupo, entonces cada alianza también estará definida por características particulares del polen

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la morfología externa del polen en el género *Hechtia* y evaluar su valor taxonómico y filogenético.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Describir la morfología externa del polen mediante el estudio de imágenes generadas por microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido.

Evaluar si la morfología externa, el tamaño y estructura del polen tienen valor taxonómico.

Evaluar si la morfología externa, el tamaño y estructura del polen apoya la de las nueve alianzas propuestas por Ramírez *et al.* (en prep).

CAPÍTULO II.

EXTRATEGIA EXPERIMENTAL

2.1. Materiales y métodos

Las muestras de polen se tomaron de ejemplares herborizados disponibles en el herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Se incluyeron 42 especies de las 65 reconocidas del género *Hechtia*, la selección fue basada en la disponibilidad del material de herbario y muestras frescas de plantas en cultivo en el jardín botánico del CICY, tomando tres flores por especie, representando todas las nueve alianzas propuestas por Ramírez *et al.* (en prep).

Cuadro 2.1. Especies de *Hechtia* empleadas en la caracterización de polen y su ubicación dentro de las alianzas propuestas por Ramírez *et al.* (en prep.)

Alianza (sensu Ramírez, en prep.)	Grupo interno
Hechtia stenopetala	<i>Hechtia stenopetala</i> Klotzsch
	<i>Hechtia aquamarina</i> I. Ramírez & C.F. Jiménez
	<i>Hechtia pumila</i> Burt-Utley & Utley
	<i>Hechtia nivea</i> I. Ramírez & Carnevali
	<i>Hechtia isthmusiana</i> Burt-Utley
	<i>Hechtia lepidophylla</i> I. Ramírez
	<i>Hechtia michoacana</i> Burt-Utley, Utley & García-Mend.
	<i>Hechtia sphaeroblasta</i> B.L. Rob.
	<i>Hechtia rubicunda</i> López-Ferr. & Espejo
	<i>Hechtia</i> sp. nov. Guerrero
<i>Hechtia</i> sp. nov. Edo. México	
Hechtia glomerata	<i>Hechtia schottii</i> Baker
	<i>Hechtia myriantha</i> Mez
	<i>Hechtia ghiesbreghtii</i> Lem.
	<i>Hechtia argentea</i> K. Koch
	<i>Hechtia glomerata</i> Zucc.
<i>Hechtia</i> sp. nov. Chiapas	
Hechtia podantha	<i>Hechtia perotensis</i> I. Ramírez & Martínez-Correa
	<i>Hechtia chichinautzensis</i> Espejo & López-Ferr.
	<i>Hechtia subalata</i> L. B. Sm.
	<i>Hechtia podantha</i> Mez

Hechtia tillandsioides	<i>Hechtia lundelliorum</i> L.B. Sm.
	<i>Hechtia purpusii</i> Brand.
	<i>Hechtia caerulea</i> (Matuda) L.B. Sm.
	<i>Hechtia tillandsioides</i> (André) L.B. Sm.
Hechtia meziana	<i>Hechtia dicranantha</i> Donn. Sm.
	<i>Hechtia meziana</i> L.B. Sm.
	<i>Hechtia rosea</i> E. Morren ex Baker
	<i>Hechtia iltisii</i> Burt-Utley & Utley
Hechtia cordylinioides	<i>Hechtia oaxacana</i> Burt-Utley, Utley & García-Mend.
	<i>Hechtia lanata</i> L.B. Sm.
	<i>Hechtia nuusaviorum</i> Espejo & López-Ferr.
	<i>Hechtia cordylinioides</i> Baker
Hechtia texensis	<i>Hechtia flexifolia</i> I. Ramírez & Carnevali
	<i>Hechtia elliptica</i> L.B. Sm.
	<i>Hechtia texensis</i> S. Watson
Hechtia pringlei	<i>Hechtia pringlei</i> B.L. Rob. & Greenm.
	<i>Hechtia galeotii</i> Mez
	<i>Hechtia</i> sp. nov. Oaxaca
Hechtia guatemalensis	<i>Hechtia guatemalensis</i> Mez
	<i>Hechtia melanocarpa</i> L. B. Sm.
Ninguna alianza (NA)	<i>Hechtia montana</i> Brand.

2.1.1. Preparación de muestras para el estudio

Se tomaron flores de las muestras secas de 42 especies del género *Hechtia*, tomando tres flores abiertas con presencia de polen en la antera por especie y se colocaron en pequeños sobres de papel libre de ácido, previamente marcados para su identificación.

2.1.2. Preparación de muestras para estudio en el Microscopio Óptico (MOP)

Los granos de polen fueron tratados con la técnica de acetólisis siguiendo la metodología propuesta por Erdtman (1969). Las anteras se colocaron en tubos eppendorf previamente marcados para su identificación en un ml de agua destilada, se tamizó la muestra para obtener los granos de polen, seguidamente se centrifugó a 3000 rpm por 3 min para mantener el polen en parte baja y se decantó para eliminar el líquido sobrenadante, posteriormente en la campana de extracción, se añadió 1 ml de solución de ácido acético

glacial y se procedió a mezclar los granos de polen con la solución, así como centrifugar a 3000 rpm por 5 min. A continuación y trabajando en la campana de extracción, se procedió a decantar para eliminar la sustancia anterior, y se le agregó una mezcla de ácido sulfúrico y anhídrido acético en proporción (9:1), y se colocó en baño maría a 90°C por 10 min, seguidamente se centrifugó a 3000 rpm por 5 minutos, se decantó en la campana para eliminar el líquido anterior, y por último se agregó 1ml de agua destilada y se centrifugó nuevamente a 3000 rpm por 5 minutos, repitiendo una vez más para eliminar el exceso de la mezcla anterior. Este método se utilizó para obtener granos de pólenes completos y libres de restos de materia orgánica de otros tejidos.

Posteriormente, se colocaron los granos de polen en un portaobjetos, dejando secar a temperatura ambiente, posteriormente se añadió una gota de resina (ultrakit), se colocó cuidadosamente el cubreobjetos para proteger las muestras y se dejó secar 24 hrs para su posterior estudio. Seguidamente se observaron en el microscopio óptico y se tomaron medidas (diámetro ecuatorial, diámetro polar y tamaño del sulco) de 30 granos de polen de 2 flores por especie; todos los datos se integraron a una base de datos en Excell.

2.1.3. Preparación de muestras para el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB)

Para la observación en el microscopio de barrido, se prepararon los tubos portamuestras con cinta doble adherente, las muestras de flores previamente seleccionadas se observarán en un microscopio estereoscopio para determinar la presencia de polen para colocarlo en el portamuestras.

Las muestras previamente montadas se colocaron en una máquina (DENTON VACCUM DESK II), para metalizarlas a alto vacío, cubriendo las muestras con una capa 15-35 µm de oro-paladio por un periodo de tiempo de 10 min, lo que permite mejor la conductividad de electrones y permitir la observación.

Las muestras se montaron en una placa especial para el Microscopio electrónico de barrido (MEB), estas se observaron en el MEB (JOEL modelo JSM-6360LV) para posteriormente, realizar tomas de los granos de polen completos en vista polar y ecuatorial, así como detalles del sulco y de la ornamentación de la exina, posteriormente se determinó la ornamentación de la exina, la forma del sulco, y del grano de polen, para su posterior análisis.

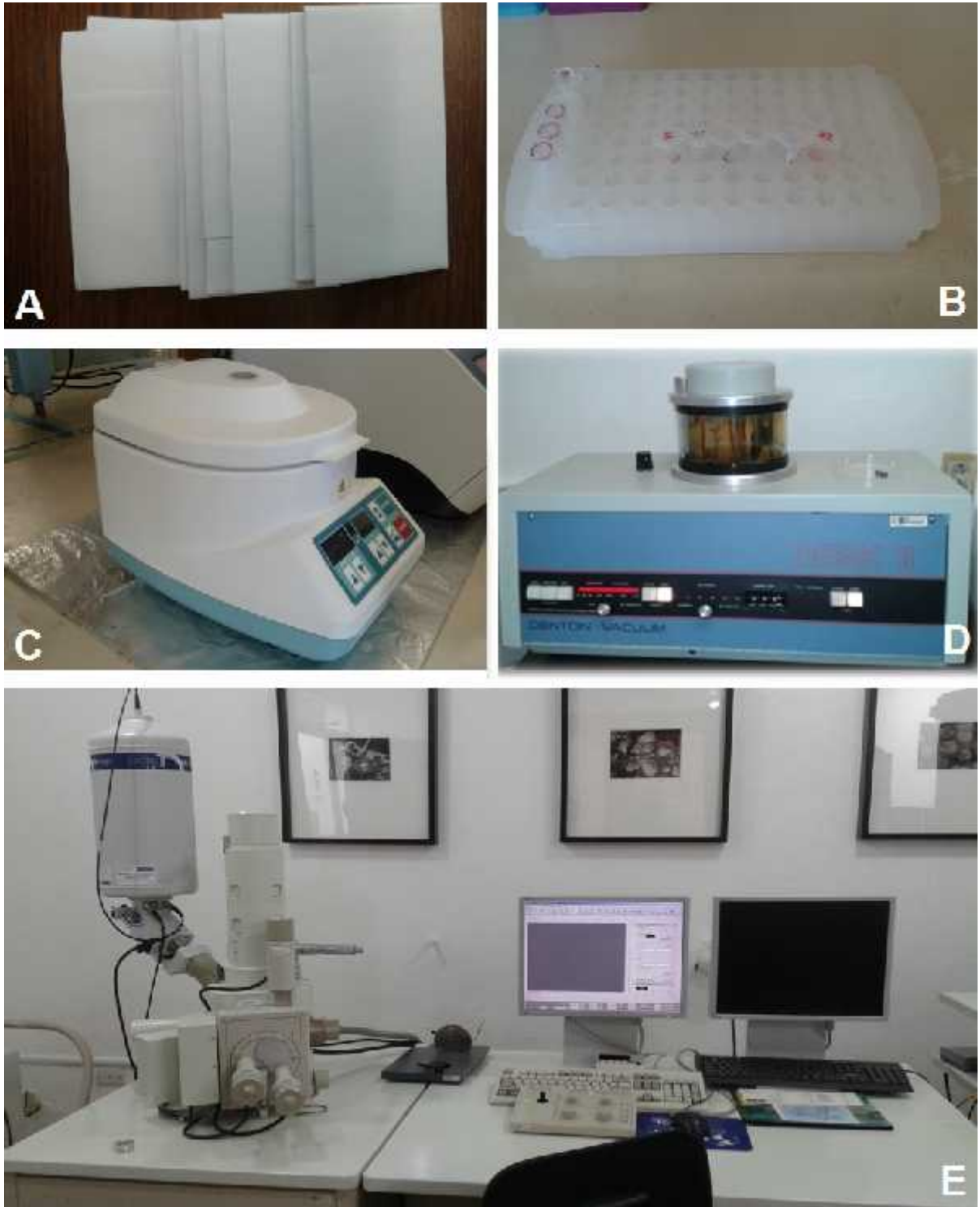


Figura 2.1. Materiales y Equipos: A. Sobres de papel para muestras de polen, B. Tubos Eppendorf con polen para acetolisis, C. Termociclador, D. Metalizador (DENTON VACCUM DESK II), E. Microscopio electrónico de barrido (JOEL modelo JSM-6360LV), (Fotografías: Esther Herrera).

2.1.4. Análisis estadísticos

Para analizar si los caracteres morfológicos del polen son compartidos por varias especies y así, estimar si pueden conformarse grupos, y si estos grupos son los mismos propuestos como alianzas por Ramírez *et al.* (en prep), se obtuvieron datos cuantitativos (eje polar, diámetro ecuatorial, tamaño del retículo y tamaño del sulco) y cualitativos (tipo de ornamentación de la exina, forma de sulco y forma del grano de polen) mismos que fueron sometidos a análisis estadísticos para el cálculo de la media y desviación estándar, para realizar posteriormente, un análisis de agrupamiento con el programa InfoStat, utilizando los datos cualitativos y cuantitativos por separado y también realizando un análisis de los datos combinados, para determinar si estos datos agrupan los granos de polen en las alianzas propuestas o presentan otro tipo de agrupación.

CAPITULO III.

RESULTADOS

3.1. Caracterización morfológica de polen del género *Hechtia*

Los resultados nos indican que el grano de polen para las especies estudiadas es ovoide, fusiforme y monosulcado. Se encontró variación en la forma y tamaño del grano de polen, así como en la ornamentación de la exina de las 42 especies del género *Hechtia* (Cuadro 3.1).

Los resultados indican que existe variación en la estructura de la exina, el 45.6 % (12/42) de los taxones presenta exina reticulada, el 51.16% (28/42), posee exina heterobrocada el 2% (*Hechtia rosea*) psilada y 2% (*Hechtia meziana*) faveolada. El 57.14% presentó sulco simple, el 40.17% sulco opercular y solo una especie (*Hechtia meziana*) con sulco disulcado.

En cuanto a las dimensiones del grano de polen, se pudo observar que hay una relativa variación en el tamaño, tanto del eje polar como del eje ecuatorial. *Hechtia pumila* presentó los granos de polen de mayor tamaño (53.09 μm), tanto en diámetro polar como ecuatorial, mientras que *Hechtia rubicunda*, presentó el menor tamaño en ambos diámetros. El tamaño del retículo es muy variable en las especies de este estudio, desde 0.91 a 5.28 μm .

El 79.06% (33/42) de las especies presenta polen de forma isopolar, es decir, ambas caras (polar y proximal) del grano de polen son iguales, mientras que el 20.93% (9/42) de las especies presenta polen heteropolar, cuyas caras polar y proximal son diferentes.

Cuadro 3.1. Comparación de caracteres cualitativos y cuantitativos de los granos de polen de *Hechtia* (Bromeliaceae) en este estudio.

Especie	Alianza	Tipo exina	Forma del grano de polen	Forma del sulco	Diámetro polar (µm)(DE)	Diámetro ecuatorial (µm)(DE)	Tamaño del sulco	Tamaño del retículo
<i>Hechtia aquamarina</i>	<i>H. stenopetala</i>	Heterobrocada	heteropolar	Simple	44.35±3.05	26.82±4.53	34.35± 4.31	2.37±0.41
<i>Hechtia isthmusiana</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	46.63±3.67	29.64±3.03	36.41± 5.54	1.83±0.46
<i>Hechtia michoacana</i>		Reticulada	Isopolar	Simple	34.51±3.40	21.77±6.43	26.58± 2.41	2.27±0.35
<i>Hechtia pumila</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	53.09±7.17	37.58±5.45	47.36±6.19	2.16± 0.35
<i>Hechtia stenopetala</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	35.40±3.71	25.21±2.51	30.33± 3.57	1.65± 0.37
<i>Hechtia lepidophylla</i>		Heterobrocada	Heteropolar	Opercular	36.76±2.69	21.31±2.48	30.90±2.17	1.27±0.29
<i>Hechtia nivea</i>		Heterobrocada	isopolar	Opercular	31.18±3.53	23.29±3.67	26.47±2.59	1.88±0.50
<i>Hechtia sphaeroblata</i>		Heterobrocada	Heteropolar	Simple	39.19±3.12	28.50±3.71	31.77± 4.40	2.73± 0.45
<i>Hechtia rubicunda</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	29.99±4.20	22.22±2.37	24.81±4.25	1.54±0.38
<i>Hechtia sp. Guerrero</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	31.49±3.65	16.77±2.09	23.53±3.56	1.05±0.47
<i>Hechtia sp. Ed. de México</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	42.54±3.84	25.36±2.71	35.23±3.84	1.67±0.24
<i>Hechtia argentea</i>	<i>H. glomerata</i>	Reticulada	Isopolar	Simple	51.11±4.84	32.75±3.71	43.30± 5.52	1.94±0.30
<i>Hechtia ghiesbreghtii</i>		Heterobrocada	Heteropolar	Simple	42.46±3.37	30.18±3.04	34.00± 3.03	0.94±0.43
<i>Hechtia glomerata</i>		Reticulada	Heteropolar	Opercular	47.50± 5.15	31.43±3	37.43 ±4.74	1.66±0.30
<i>Hechtia myriantha</i>		Heterobrocada	Heteropolar	Opercular	36.64±3.03	20.50±2.81	34.20± 2.24	2.44±0.52
<i>H. sp. chiapas</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	43.96±3.20	20.85±2.83	34.24±4.59	1.37±0.26
<i>Hechtia schottii</i>		Reticulada	Isopolar	Opercular	41.99±2.44	23.58±4.53	33.33±4.28	1.24±0.26
<i>Hechtia perotensis</i>		Reticulada	Isopolar	Opercular	39.74±3.83	28.24±2.66	36.49± 2.46	5.28±0.96
<i>Hechtia podantha</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	41.06±3.62	21.49±2.74	31.63±3.16	1.78±0.34
<i>Hechtia chichinautzensis</i>		Reticulada	Isopolar	Simple	31.12±3.93	21.17±2.35	25.93±3.43	0.61±0.35
<i>Hechtia subalata</i>		Reticulada	Isopolar	Simple	41.74±3.66	23.93±2.61	32.55±3.81	2.06±0.35
<i>Hechtia caerulea</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	36.66±2.14	22.94±3.26	31.47±2.82	1.00±0.25
<i>Hechtia purpusii</i>	<i>H. tillandsioides</i>	Heterobrocada	Isopolar	Simple	33.60±2.19	22.70±2.04	26.77 ±2.58	1.74±0.61
<i>Hechtia tillandsioides</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	32.96±3.14	22.68±2.02	28.66± 1.96	1.9 ±0.52
<i>Hechtia lundelliorum</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	38.03±2.52	23.13±2.46	29.78±2.52	1.28±0.34
<i>Hechtia rosea</i>	<i>H. meziana</i>	Psilada	Isopolar	Simple	37.51±1.87	22.65± 4.74	30.39±1.52	NA
<i>Hechtia meziana</i>		Faveolada	Heteropolar	Disulcado	41.80± 3.09	28.78 ±3.86	37.18 ±3.37	NA

Continuación cuadro 3.1

Especies	Alianza	Tipo de exina	Forma del grano de polen	Forma del sulco	Diámetro polar (μm)(DE)	Diámetro ecuatorial (μm)(DE)	Tamaño del sulco	Tamaño del retículo
<i>Hechtia dicroantha</i>		Heterobrocada	Heteropolar	Opercular	36.48± 1.51	25.14± 1.71	29.18±1.80	1.91±0.58
<i>Hechtia iltisii</i>		Reticulada	Isopolar	Opercular	48.23± 4.22	29.22± 4.06	39.06±5.33	0.91±0.23
<i>Hechtia cordylinioides</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	36.40±2.74	25.44±3.37	30.65± 4.65	3.0±0.47
<i>Hechtia nuusaviorum</i>		Reticulada	Isopolar	Simple	49.66±3.05	34.06±3.48	46.20± 3.49	1.56±0.28
<i>Hechtia lanata</i>	<i>H. cordylinioides</i>	Reticulada	Isopolar	Simple	36.19±2.81	15.84± 2.01	32.86± 2.58	4.57±0.98
<i>Hechtia oaxacana</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	36.91 ±2.49	22.15 ±2.80	29.90± 2.00	3.92±0.65
<i>Hechtia flexifolia</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	41.14 ±2.55	24.70± 2.56	31.19± 3.43	2.59±0.50
<i>Hechtia elliptica</i>	<i>H. texensis</i>	Reticulada	Isopolar	Opercular	40.86±3.29	26.79±2.90	38.25 ± 4.38	1.05±0.31
<i>Hechtia texensis</i>		Reticulada	Isopolar	Simple	49.20±6.44	28.72±3.18	43.63± 5.52	2.25±0.34
<i>Hechtia galeotii</i>		Heterobrocada	Isopolar	Opercular	36.31±3.35	22.71±3.75	33.63± 2.79	1.63±0.62
<i>Hechtia pringlei</i>	<i>H. pringlei</i>	Heterobrocada	Isopolar	Simple	40.35±3.02	23.68± 2.03	27.22± 3.44	3.4±0.55
<i>Hechtia sp. Oaxaca</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	48.76± 3.36	29.34 ±2.49	39.61± 3.11	2.4±0.38
<i>Hechtia guatemalensis</i>	<i>H. guatemalensis</i>	Heterobrocada	Heteropolar	Opercular	40.78±3.8	21.49± 3.06	32.75± 3.75	3.48±0.76
<i>Hechtia melanocarpa</i>		Heterobrocada	Isopolar	Simple	37.70± 2.38	22.60± 2.64	29.18± 2.35	1.63±0.21
<i>Hechtia montana</i>	NA	Heterobrocada	Isopolar	Simple	40.74 ±3.01	24.34 ±1.83	32.61 ± 2.48	1.03±0.32

3.2. Análisis de datos cuantitativos de la morfología del grano de polen

3.2.1. Diámetro polar

En la figura 3.1 se presenta el dendograma del resultado de los análisis de agrupamiento usando medidas de similitud euclidiana de los caracteres cuantitativos (diámetro polar), indicando con colores diferentes la pertenencia de cada especie a una de las nueve alianzas en el género *Hechtia*.

El análisis de agrupamiento usando el diámetro polar obtenidos del Microscopio electrónico de barrido (Figura 3.1), mostró que las especies estudiadas se agrupan en tres grupos definidos por un rango de tamaño, el grupo A1 de 39.19-46.63 μm conformado por *H. aquamarina*, *H. itmsusiana*, *H. sp.nov.* Chiapas, *H. ghiesbregthii*, *H. sphaeroblasta*, *H. perotensis*, *H. flexilifolia*, *H. pringlei*, *H. podantha*, *H. guatemalensis*, *H. subalata*, *H. rosea*, *H. montana*, *H. schottii*, *H. elliptica* y *H. sp. nov.* Edo. México con índice de similitud de 28%. El grupo A2 con un índice de similitud del 30% y con un rango de tamaño de 29.99-37.70 μm formado por *H. michoacana*, *H. purpusii*, *H. tillandsioides*, *H. chichinautzensis*, *H. nivea*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. rubicunda* (siendo ésta la más pequeña en tamaño con 29.99 μm), *H. stenopetala*, *H. cordylinioides*, *H. lepidophylla*, *H. caerulea*, *H. oaxacana*, *H. lanrat*, *H. myriantha*, *H. dicroantha*, *H. galeottii*, *H. lundelliorum*, *H. melanocarpa* y *H. meziana*; por ultimo el grupo A3 con un rango de tamaño de 47.70-53.09 μm , representando a los granos de polen más grande siendo el de mayor tamaño *H. pumila*, seguido de *H. argentea*, *H. nuusaviorum*, *H. texensis*, *H. sp. nov. Tapanatepec*, *H. iltisii* y *H. glomerata*, con índice de similitud de 37%.

3.2.2. Diámetro ecuatorial

En la figura 3.2 se presenta en dendograma usando el diámetro ecuatorial obtenidos del Microscopio de barrido el cual mostró la formación de tres grupos, el grupo A1 de 26.79-34.06 μm , con índice de similitud 24.8%, el grupo A2 presenta un rango de tamaño de 15.84-25.34 μm con índice de similitud de 28.7 y por ultimo el grupo A3 con una única especies la cual es *H. pumila* con un diámetro ecuatorial de 37.58 y un índice de similitud de 61%. Estos grupos formados por el diámetro ecuatorial son diferentes a los formados por el diámetro polar.

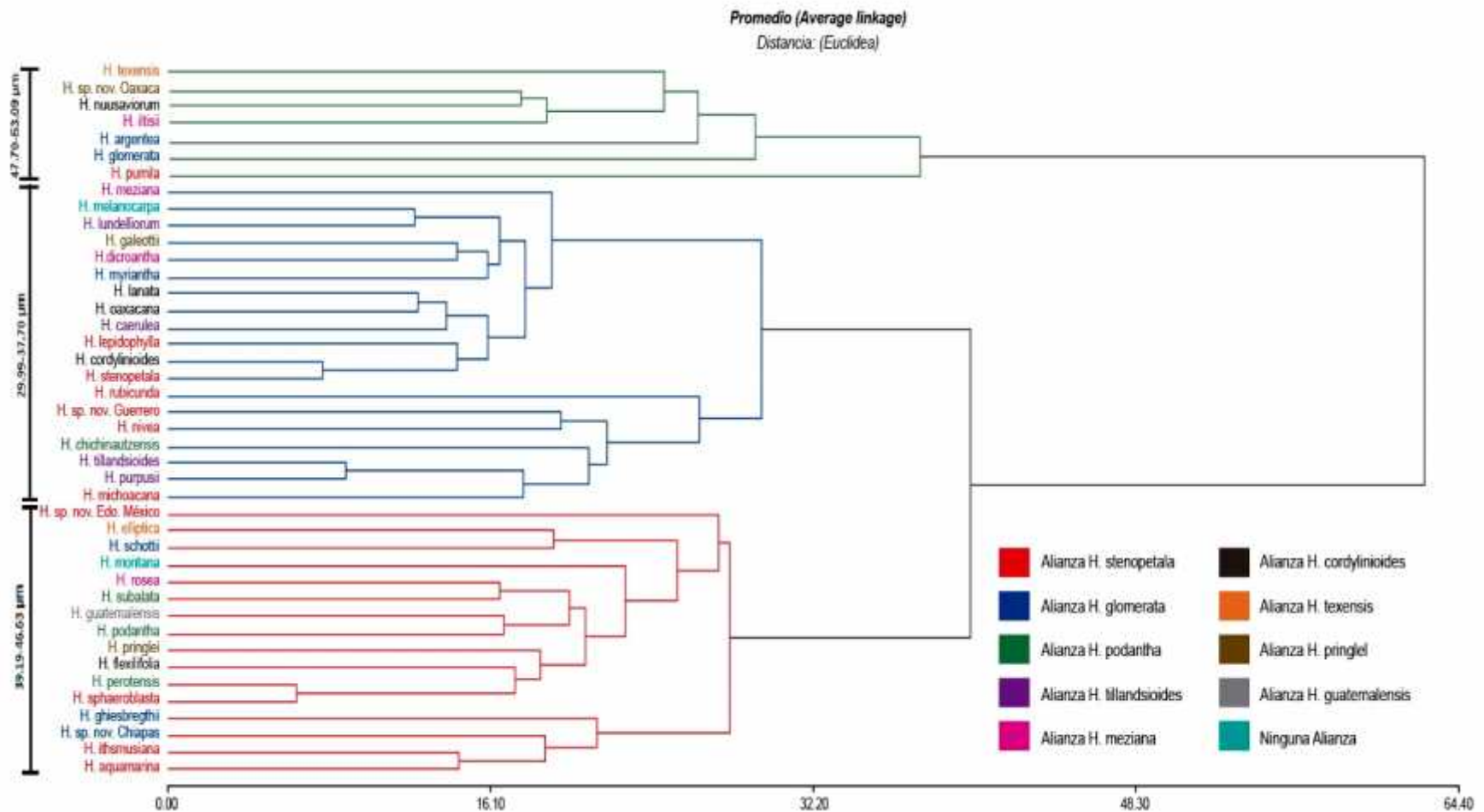


Figura 3.1. Dendrograma resultante de un análisis de similitud euclídea de las dimensiones del diámetro polar (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del gráfico.

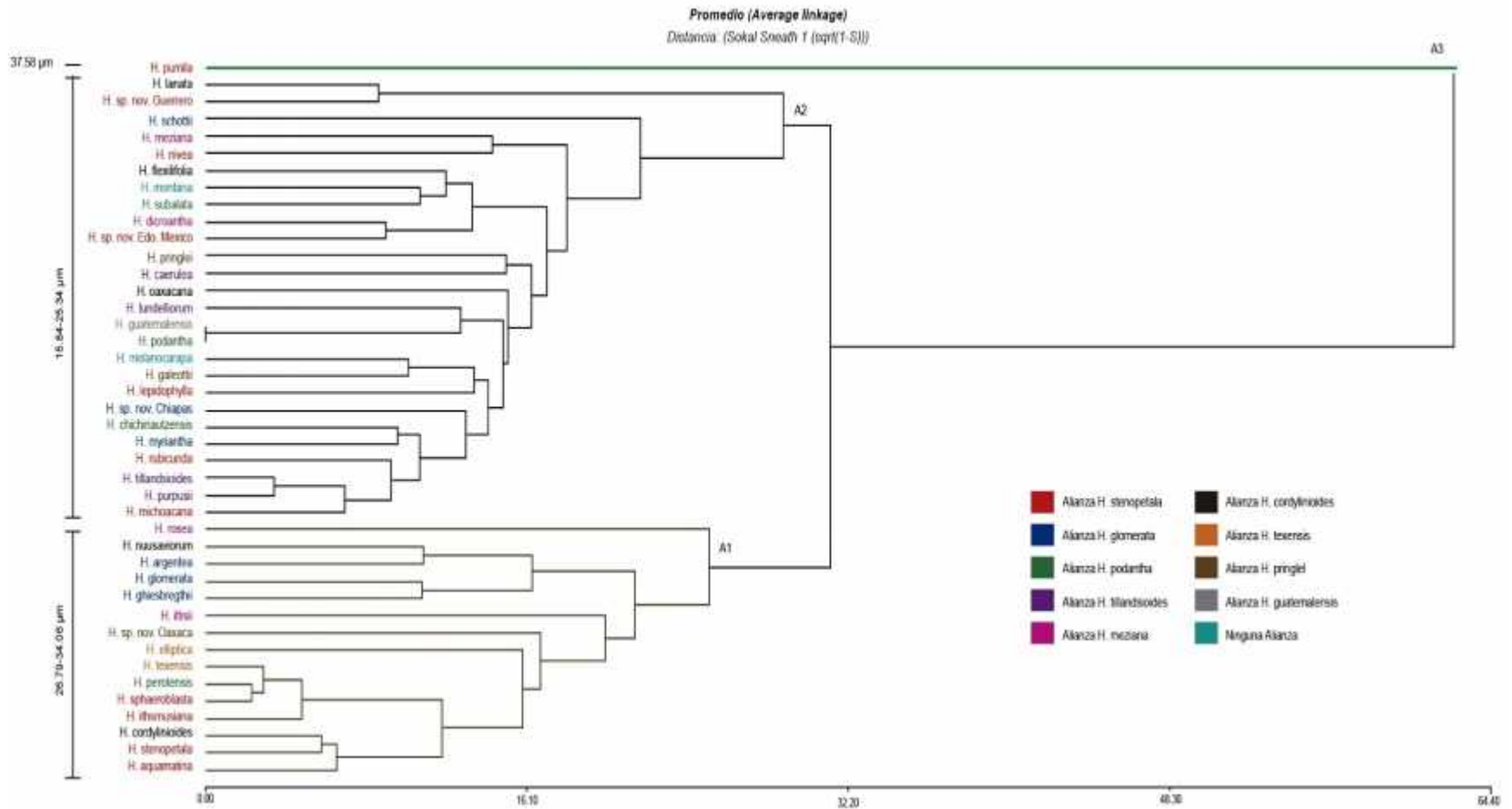


Figura 3.2. Dendrograma resultante de un análisis de similitud euclidiana de las dimensiones del diámetro ecuatorial (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del gráfico.

3.2.3. Tamaño del sulco

En la figura 3.3 se presenta en dendograma del análisis de agrupamiento usando el tamaño del sulco de grano de polen, mostrando tres grupos de acuerdo a un rango de tamaño el grupo A1 con índice de similitud de 28% formado por *H. aquamarina*, *H. isthmusiana*, *H. sp.nov.* Chiapas, *H. ghiesbregthii*, *H. sphaeroblasta*, *H. perotensis*, *H. flexilifolia*, *H. pringlei*, *H. podantha*, *H. guatemalensis*, *H. subalata*, *H. rosea*, *H. montana*, *H. schottii* y *H. sp. nov.* Edo. México, *H. michoacana*, *H. purpusii*, *H. tillandsioides*, *H. chichinautzensis*, *H. nivea*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. rubicunda*, *H. stenopetala*, *H. cordylinioides*, *H. lepidophylla*, *H. caerulea*, *H. oaxacana*, *H. lanata*, *H. myriantha*, *H. dicroantha*, *H. galeottii*, *H. lundelliorum*, *H. melanocarpa*, *H. meziana*, *H. argentea* y *H. glomerata*, con un rango de tamaño de 23.53-37.18 μm . El grupo A2 conformado por tres especies (*H. nuusaviorum*, *H. texensis* y *H. pumila*), con un rango de tamaño 43.06-47.36 μm y índice de similitud del 26%, siendo las especies con mayor tamaño de sulco. El grupo A3 con tres especies (*H. elliptica*, *H. sp. nov.* Oaxaca, *H. iltisii*) con 38.35-39.61 μm y un índice de similitud de 24%.

3.2.4. Tamaño del retículo de la exina

El analisis de agrupamiento usando el tamaño del retículo (figura 3.4) muestran la formación de tres grupos definidos por un rango de tamaño, el grupo A1 de 0.61-2.66 μm (índice de similitud 6.1%) formado por *H. aquamarina*, *H. isthmusiana*, *H. sp.nov.* Chiapas, *H. ghiesbregthii*, *H. sphaeroblasta*, *H. flexilifolia*, *H. podantha*, *H. subalata*, *H. montana*, *H. schottii*, y *H. sp. nov.* Edo. México. *H. michoacana*, *H. purpusii*, *H. tillandsioides*, *H. chichinautzensis*, *H. nivea*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. rubicunda*, *H. stenopetala*, *H. lepidophylla*, *H. caerulea*, *H. myriantha*, *H. dicroantha*, *H. galeottii*, *H. lundelliorum*, *H. melanocarpa*, *H. argentea*, *H. glomerata*, *H. nuusaviorum*, *H. texensis*, *H. pumila*, *H. elliptica*, *H. sp. nov.* Oaxaca y *H. iltisii*, unidas a *H. rosea* *H. meziana* que no presentan retículo y una exina psilada y faveolada. Seguidamente el grupo A2 con un índice de similitud de 4.06%, formado por dos especies *H. lanata* y *H. perotensis* con un tamaño de 4.38-5.07 μm respectivamente. Por ultimo el grupo A3 formado por *H. guatemalensis* *H. pringlei*, *H. cordylinioides*, *H. oaxacana* con un rango de tamaño de 3.02-3.82 μm , con un índice de similitud de 3%.

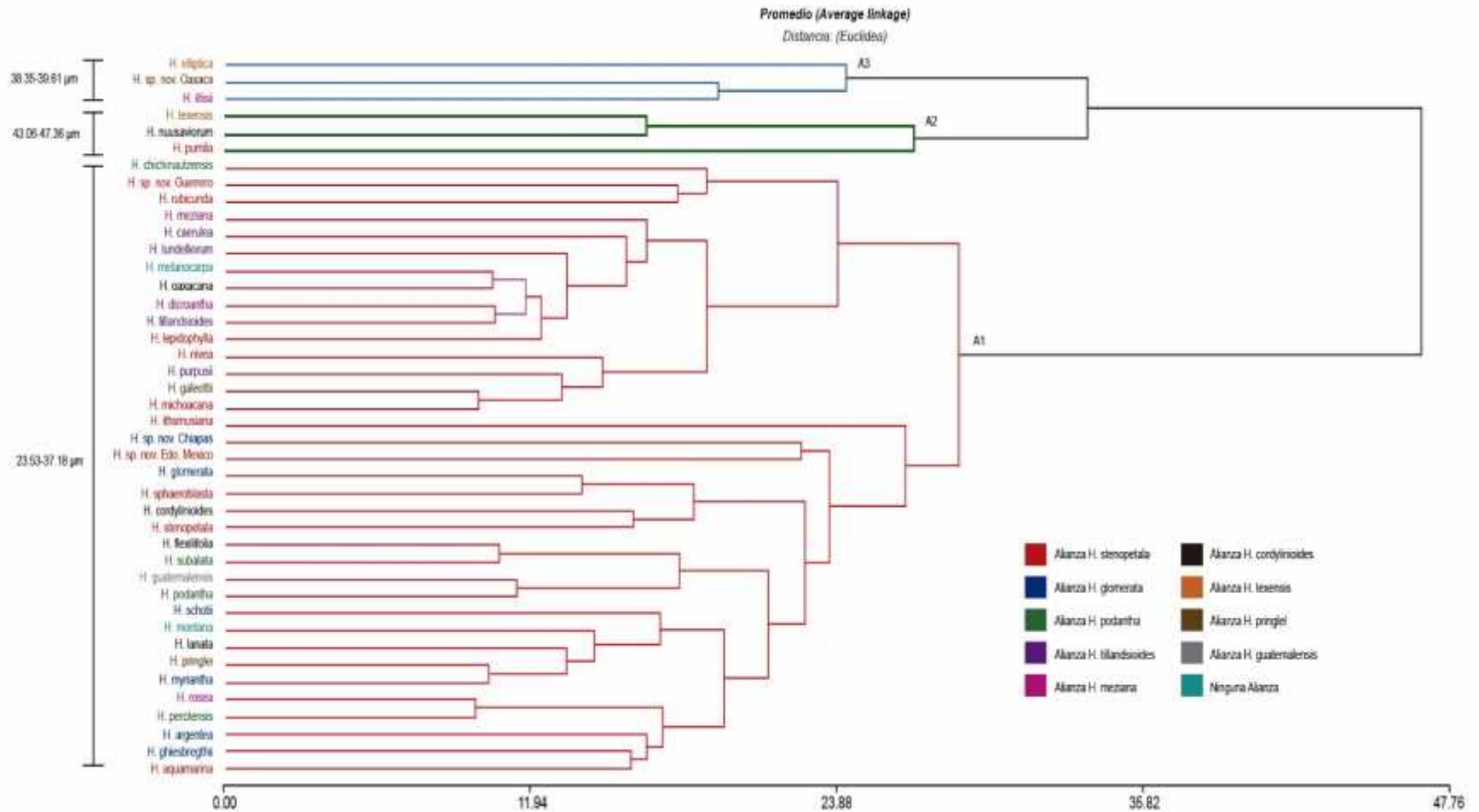


Figura 3.3. Dendrograma resultante de un análisis de similitud euclídeana de las dimensiones del tamaño del sulco (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del gráfico.

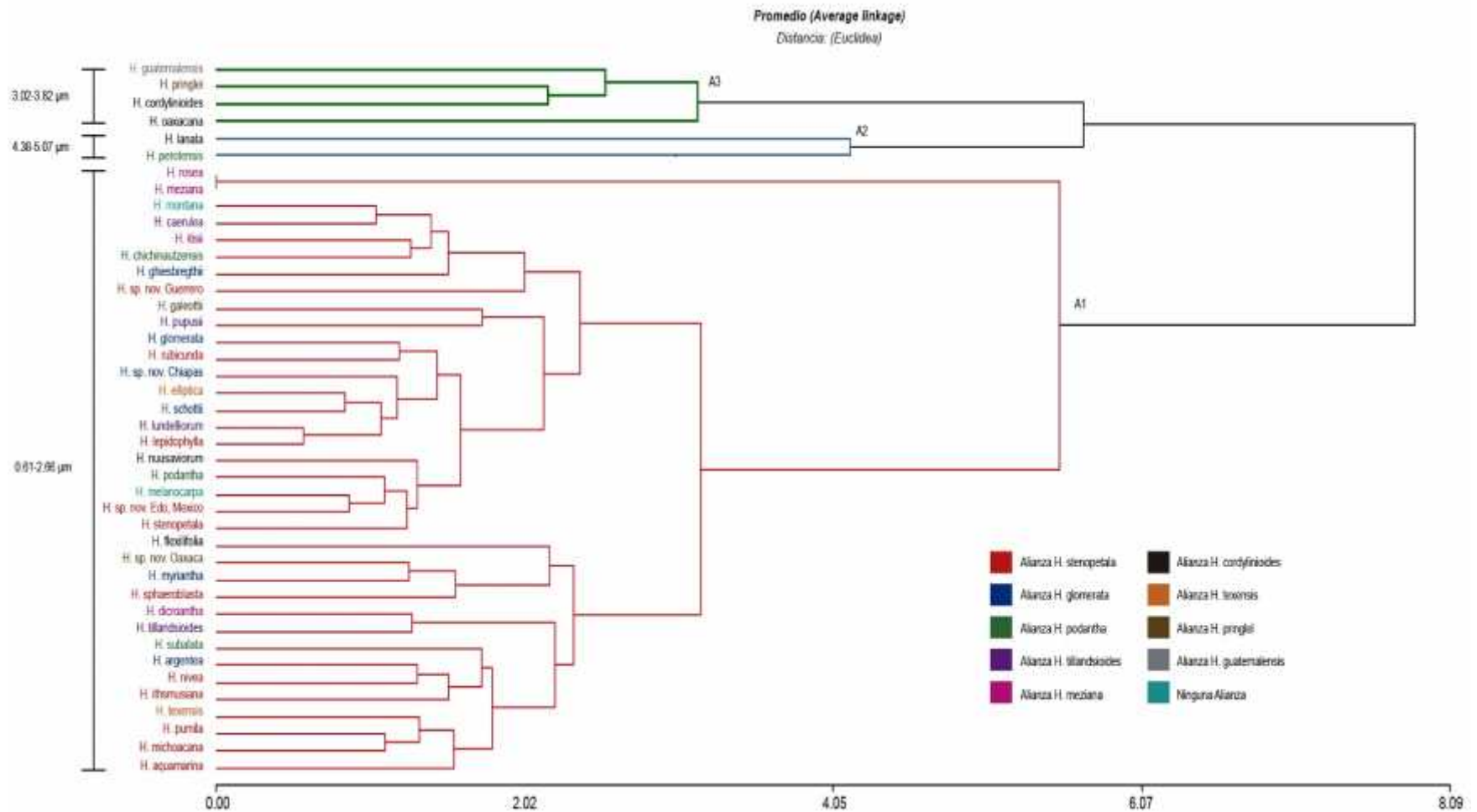


Figura 3.4. Dendrograma resultante de un análisis de similitud euclidea de las dimensiones del tamaño del retículo (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico.

3.2.5 Datos cuantitativos combinados

En la figura 3.5 se presenta el dendograma del análisis de agrupamiento usando medidas de similitud euclidiana de las mediciones de caracteres cuantitativos (diámetro polar, diámetro ecuatorial, tamaño del sulco y tamaño del retículo), con relación a las alianzas propuesta del polen del género *Hechtia*.

El análisis de grupos con caracteres cuantitativos obtenidos del MOP y el MEB (Figura 10), mostró que las especies estudiadas se agrupan en dos conjuntos principales (A1 y A2). El primer conjunto A1 con 34 especies, el segundo A2 por 8 especies, estos dos conjuntos presentan similitudes cercanas a 10.5% y 12% respectivamente, representado por el diámetro polar, ya que los tres caracteres restantes son muy homogéneos y no presentan ninguna agrupación.

El grupo A1 presenta un rango de tamaño de acuerdo al diámetro polar de 29.99-44.35 μm con un índice de similitud de 10.5% (*H. aquamarina*, *H. sp.nov.* Chiapas, *H. ghiesbregthii*, *H. sphaeroblasta*, *H. flexilifolia*, *H. podantha*, *H. subalata*, *H. montana*, *H. schottii*, y *H. sp. nov.* Edo. México. *H. michoacana*, *H. purpusii*, *H. tillandsioides*, *H. chichinautzensis*, *H. nivea*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. rubicunda*, *H. stenopetala*, *H. lepidophylla*, *H. caerulea*, *H. myriantha*, *H. dicranantha*, *H. galeottii*, *H. lundelliorum*, *H. melanocarpa*, *H. elliptica*, *H. rosea* y *H. meziana*). El grupo A2 se subdivide en dos (B1 y B2) donde B1 se agrupa a un rango de tamaño 46.63- 50.38 μm con un índice de similitud de 8% con seis especies (*H. isthmusiana*, *H. iltisii*, *H. sp. nov.* Oaxaca, *H. texensis*, *H. glomerata* y *H. argentea*), el segundo grupo B2 conformado por *H. pumila* y *H. nuusaviorum* con un tamaño de 51.11 y 53.09 μm respectivamente con un índice de similitud de 5%, siendo estos el grano de polen con mayor tamaño en diámetro polar.

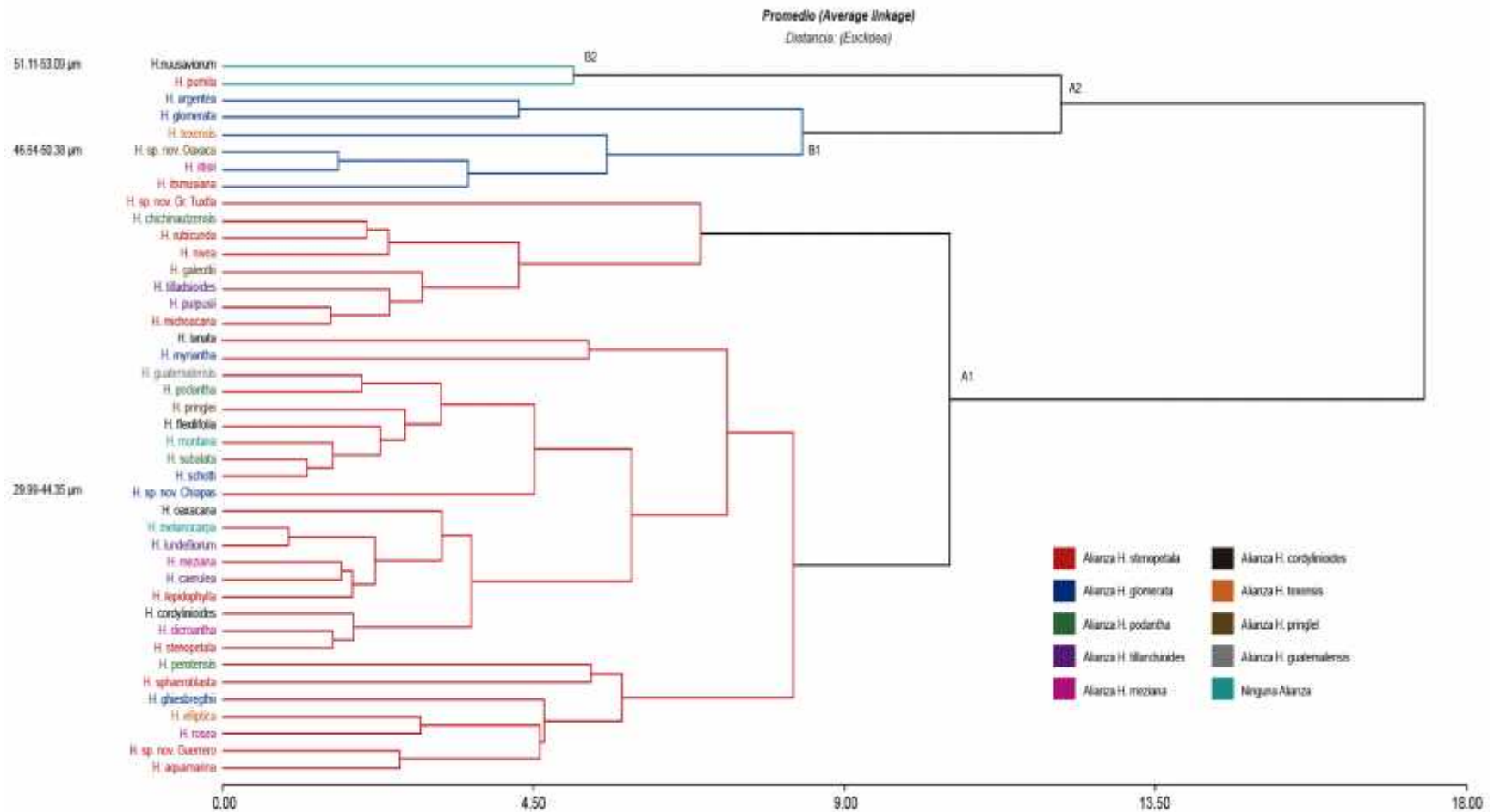


Figura 3.5. Dendrograma resultante de un análisis de similitud euclidea de los datos cuantitativos combinados (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico.

3.3. Análisis con datos cualitativos de la morfología del grano de polen

3.3.1. Tipo de exina

En la figura 3.6 se representa el dendograma de análisis de agrupamiento usando medidas de similitud de Sokal Sneath de los caracteres cualitativos (tipo de exina).

El análisis de agrupamiento usando caracteres cualitativos del tipo de exina obtenidos del MEP (Figura 11), mostró que las especies estudiadas se agrupan en dos grupos definidos como ya se ha mencionado antes: el tipo de exina heterobrocada (*H. aquamarina*, *H. isthmusiana*, *H. sp.nov.* Chiapas, *H. ghiesbregthii*, *H. sphaeroblasta*, *H. flexilifolia*, *H. pringlei*, *H. podantha*, *H. guatemalensis*, *H. montana*, *H. sp. nov.* Edo. México, *H. purpusii*, *H. tillandsioides*, *H. nivea*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. rubicunda*, *H. stenopetala*, *H. cordylinioides*, *H. lepidophylla*, *H. caerulea*, *H. oaxacana*, *H. dicroantha*, *H. galeottii*, *H. lundelliorum*, *H. melanocarpa*, *H. pumila*, *H. sp. nov.* Oaxaca y *H. iltisii*) y reticulada (*H. texensis*, *H. elliptica*, *H. nuusaviorum*, *H. lanata*, *H. subalata*, *H. chichinautzensis*, *H. perotensis*, *H. schottii*, *H. argentea*, *H. michoacana*, *H. glomerata* y *H. myriantha*) y el segundo grupo con dos especies que presentan exina psilada (*H. rosea*) y exina faveolada (*H. mezziana*).

3.3.2. Forma del polen

El análisis de agrupamiento usando la forma del polen nos muestra la formación de dos grupos definidos por la forma isopolar con la presencia de 33 especies (*H. isthmusiana*, *H. sp.nov.* Chiapas, *H. flexilifolia*, *H. pringlei*, *H. podantha*, *H. montana*, *H. sp. nov.* Edo. México, *H. purpusii*, *H. tillandsioides*, *H. nivea*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. rubicunda*, *H. stenopetala*, *H. cordylinioides*, *H. caerulea*, *H. oaxacana*, *H. dicroantha*, *H. galeottii*, *H. lundelliorum*, *H. melanocarpa*, *H. pumila*, *H. sp. nov.* Oaxaca, *H. iltisii*, *H. texensis*, *H. elliptica*, *H. nuusaviorum*, *H. lanata*, *H. subalata*, *H. chichinautzensis*, *H. perotensis*, *H. schottii*, *H. argentea*, *H. michoacana*) y la forma heteropolar con 9 especies (*H. guatemalensis*, *H. rosea*, *H. mezziana*, *H. glomerata*, *H. ghiesbregthii*, *H. myriantha*, *H. sphaeroblasta*, *H. lepidophylla* y *H. aquamarina*).

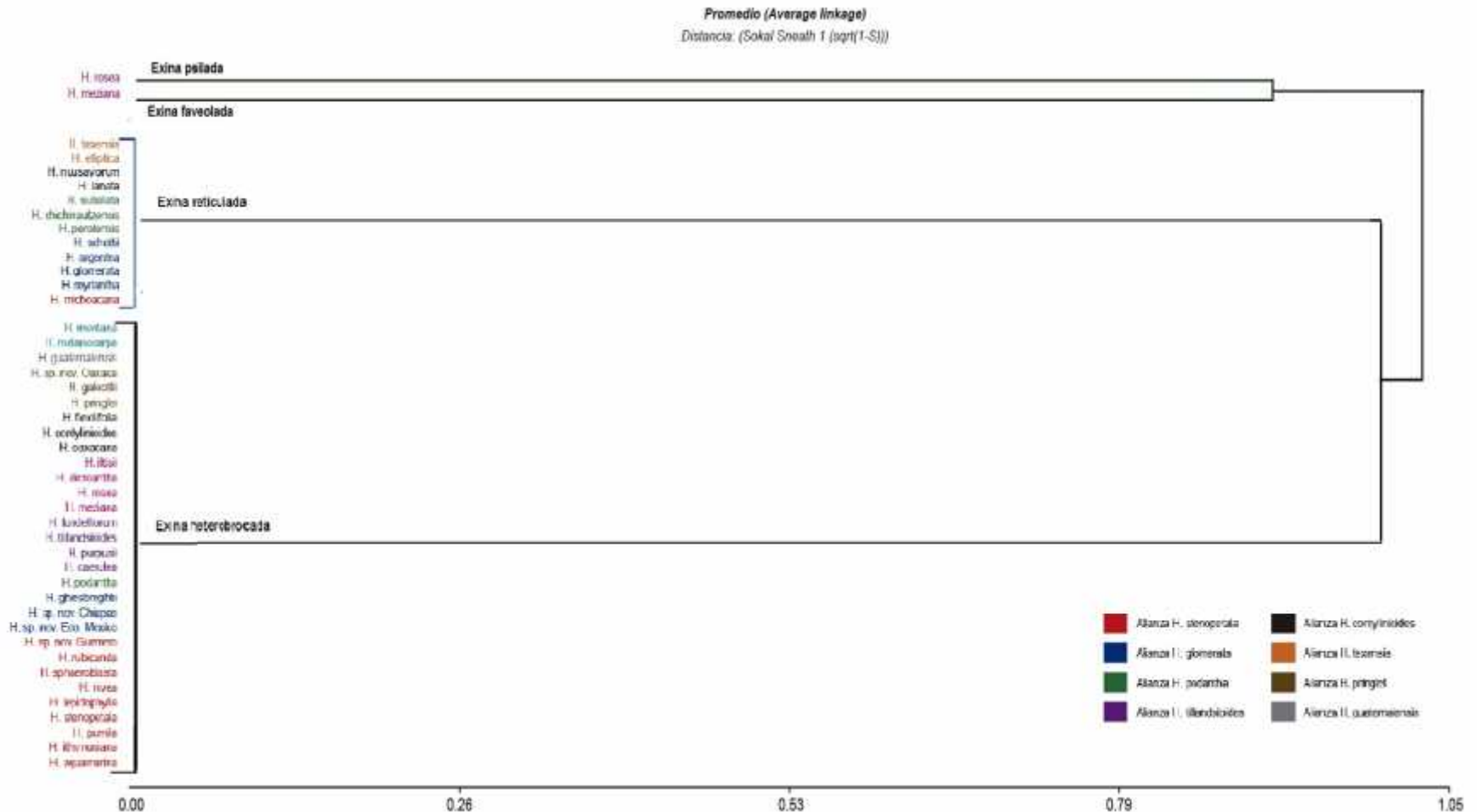


Figura 3.6. Dendrograma resultante de un análisis de similitud de Sokal del tipo de exina (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico.

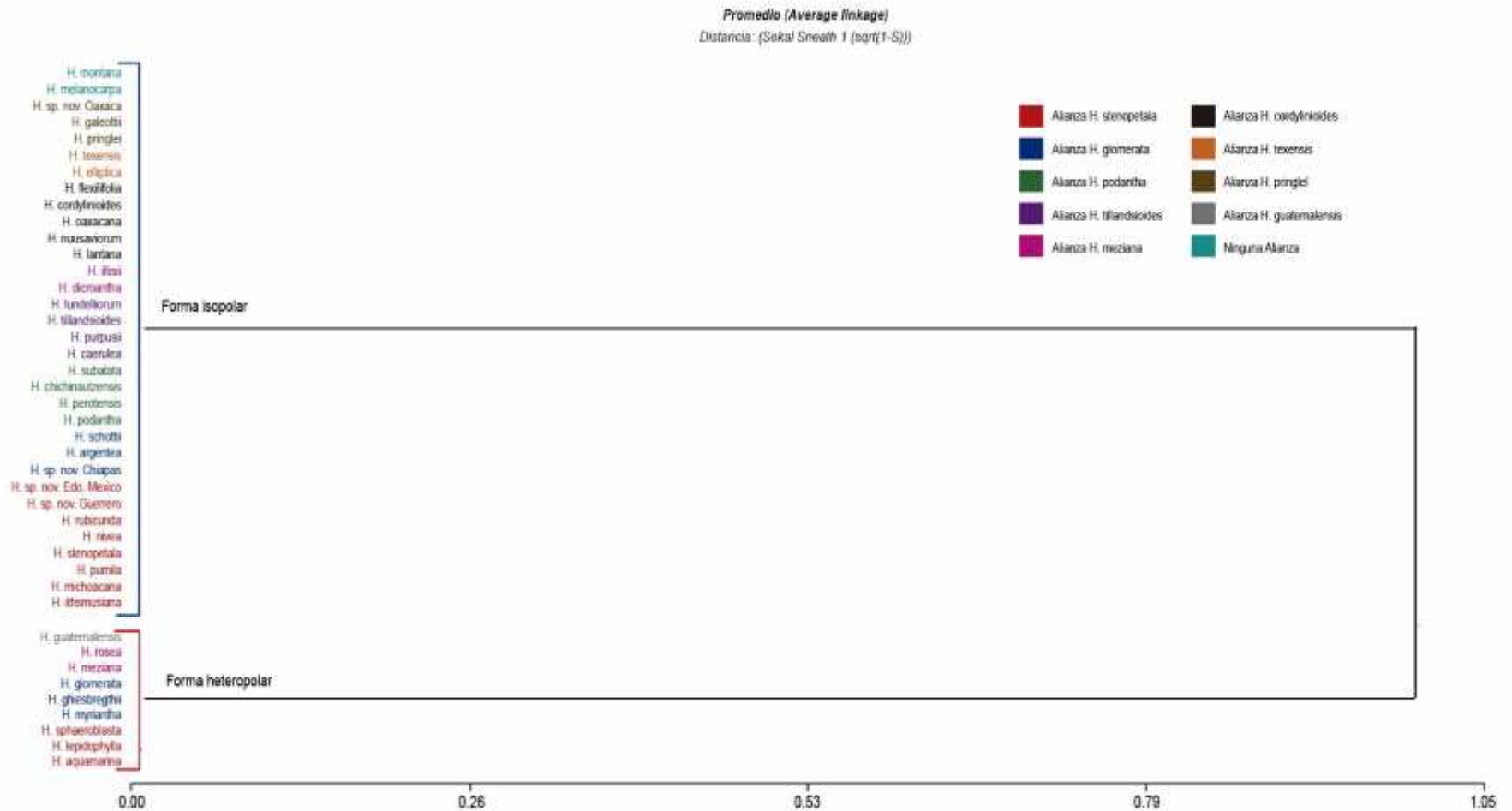


Figura 3.7. Dendrograma resultante de un análisis de similaridad de Sokal de la forma del grano de polen (observaciones en Microscopio Óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico.

3.3.3. Tipo de sulco

El análisis de agrupamiento (figura 3.8) basado en los caracteres cualitativos forman dos grupos definidos por el tipo de sulco, el primero definido por la forma simple donde podemos encontrar a *H. montana*, *H. melanocarpa*, *H. sp. nov.* Oaxaca, *H. pringlei*, *H. texensis*, *H. flexilifolia*, *H. nuusaviorum*, *H. lanta*, *H. rosea*, *H. tillandsioides*, *H. purpusii*, *H. caerulea*, *H. subalata*, *H. chichinautzensis*, *H. argentea*, *H. ghiesbregthii*, *H. sp. nov.* Chiapas, *H. sp. nov.* Edo de México, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. sphaeroblasta*, *H. stenopetala*, *H. michoacana*, *H. isthmusiana* y *H. aquamarina* y el segundo grupo dividido en dos, el primero subgrupo formado por especies con sulco opercular: *H. guatemalensis*, *H. galeottii*, *H. elliptica*, *H. cordylinioides*, *H. oaxacana*, *H. iltisii*, *H. dicroantha*, *H. lundelliorum*, *H. podantha*, *H. perotensis*, *H. schottii*, *H. glomerata*, *H. myriantha*, *H. rubicunda*, *H. nivea*, *H. lepidophylla* y *H. pumila* y el segundo subgrupo con una sola especie con sulco disulcado (*H. meiziana*).

3.3.4. Datos cualitativos combinados

En la figura 3.9 se presenta el dendograma del análisis de agrupamiento usando medidas de similitud de Sokal Sneath de las mediciones de caracteres cualitativos (ornamentación de la exina, forma del grano de polen, forma del sulco), con relación a las alianzas propuesta del polen del género *Hechtia*.

El análisis de grupos con caracteres cualitativos obtenidos del MOP y el MEB (Figura 6), mostró que las especies estudiadas se agrupan en dos conjuntos principales (A1 y A2). El primer conjunto A1 con 24 especies y el segundo A2 por 18 especies, estos dos conjuntos presentan similitudes cercanas a 5% y 6% respectivamente.

A1 se divide en dos (B1 y B2), la primera con una similitud del 4% formado por *H. rosea*, *H. ghiesbregthii*, *H. sphaeroblasta* y *H. aquamarina* cuya relación es que poseen un tipo de sulco simple. El grupo B2 se subdivide en dos subgrupos C1 y C2 con una similitud del 4% donde C1 está conformada por *H. montana*, *H. melanocarpa*, *H. sp.nov.* Oaxaca, *H. pringlei*, *H. flexilifolia*, *H. tillandsioides*, *H. purpusii*, *H. caerulea*, *H. sp. nov.* Chiapas, *H. sp. nov.* Edo. México, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. stenopetala* y *H. isthmusiana*, la cual está respaldada por la ornamentación de la exina heterobrocada, la forma isopolar del polen y el tipo de sulco simple; el subgrupo C2 está forma por *H. texensis*, *H. nuusaviorum*, *H. lanata*, *H. subalata*, *H. chichinautzensis*, *H. argétea* y *H. michoacana*. El grupo A2 se divide en dos (B1 y B2), el primero con una similitud del 5% se subdivide en dos

subgrupos C1 y C2 con una similitud de 4% donde C1 esta conformado por *H. cordylinioides*, *H. oaxacana*, *H. iltisii*, *H. dicroantha*, *H. lundelliorum*, *H. podantha*, *H. rubicunda*, *H. nivea* y *H. pumila*, la cual presenta la forma isopolar y la forma del sulco simple en todas las especies; el subgrupo C2 esta conformado por *H. guatemalensis*, *H. lepidophylla* y *H. galeottii* la forma del sulco opercular con la excepción de *H. meziana* que presenta la forma del sulco disulcado. El grupo B2 se subdivide a su vez en dos grupos donde C1 conformado por *H. myriantha* y *H. glomerata* con la ornamentación de la exina reticulada, son heteropolaes y presenta el tipo del sulco opercular y el subgrupo C2 conformado por *H. schottii*, *H. perotensis* y *H. elliptica* presentan la ornamentación de la exina reticulada, son isopolaes y el tipo del sulco es opercular.

3.4. Análisis de agrupamiento de datos cuantitativos y cualitativos de la morfología del grano de polen.

En la figura 3.10 se presenta el dendograma del análisis de agrupamiento usando medidas de similitud Sokal Sneath de las mediciones de caracteres cualitativos y cuantitativos (ornamentación de la exina, forma del grano de polen, forma del sulco, diámetro polar, diámetro ecuatorial, tamaño del sulco y tamaño del retículo) con relación a las alianzas propuestas en el género *Hechtia*.

El análisis de grupos con caracteres cuantitativos y cualitativos obtenidos del MOP y el MEB (Figura 3.10), mostró que las especies estudiadas se agrupan en dos grandes grupos principales, el primer grupo A1 con 21 especies y el segundo A2 con 21 especies, estos dos grupos presentan similitudes cercanas a 6% y 5% respectivamente.

El grupo A1 se divide en dos clases B1 y B2, el primero con índice de similitud de 0.42% se subdivide en C1 y C2, el grupo C1 está formado por *H. pumila*, *H. argentea*, *H. texensis* y *H. sp. nov.* Oaxaca, las cuales presentan forma isopolar y un rango de tamaño del diámetro polar de 48.75-53.09 μm , siendo estos los granos de polen más grandes, con excepción de *H. aquamarina* que presenta una forma heteropolar y un diámetro menor (44.35 μm). El subgrupo C2 el cual se divide en dos grupos D1 y D2, el primer grupo formado por *H. isthmusiana*, *H. sp. nov.* Edo. México, *H. ghiesbregthii*, *H. iltisii*, *H. nuusaviorum* y *H. elliptica*, las cuales se agrupan por la ornamentación de la exina heterobrocada con la excepción de *H. rosea* que presenta un exina psilada, el rango de tamaño esta inmerso en el antes descrito para el grupo anterior, por ultimo el grupo D2 formado por *H. sp. nov.* Chiapas y *H. schottii*, agrupados por la forma isopolar del grano

de polen, con un tamaño similar a los antes descritos. El grupo B2 con índice de similitud de 6% se subdivide en C1 y C2, el grupo C1 se divide en D1 con un índice de similitud de 7% conformado por *H. lanta* y *H. myriantha* con el tipo de exina reticulada una forma y tipo de sulco variable y el grupo D2 con una sola especie cuyas características representativas son la exina reticula, la forma isopolar y el sulco opercular; el grupo C2 dividido a su vez en D1 y D2, donde D1 está formado por *H. flexilifolia* y *H. subalata* con el tipo de exina reticulada y la forma del polen isopolar y un tamaño de 36.19 μm , el grupo D2 formado *H. guatemalensis* y *H. pringlei* con el tipo de exina heterobrocada.

El grupo A2 se divide en dos clases B1 y B2 con un índice de similitud de 0.49% y 0.37% respectivamente, el grupo B1 se subdivide en C1 y C2, el primero se divide en D1 conformado por *H. michoacana*, *H. tillandsioides* y *H. oaxacana* con una forma isopolar del grano de polen y D2 formada por *H. lepidophylla*, *H. nivea*, *H. rubicunda*, *H. sp. nov.* Guerrero, *H. chichinautzensis*, *H. caerulea*, *H. purpusii*, *H. llundeliorum*, *H. galleotii* y *H. melanocarpa* con la ornamentación de la exina heterobrocada y la forma isopolar con excepción de *H. meiziana* que presenta una exina faveolada y un tipo de sulco disulcado; el grupo C2 dividido en D1 formado por *H. stenopetala* y *H. dicroantha* y D2 con *H. sphaeroblasta* y *H. cordylinioides* todas con exina heterobrocada y forma y sulco variable, ambos grupos C1 y C2 presentan un rango de tamaño del diámetro polar de 29.99-38.46 μm ; el grupo B2 se divide en C1 formado solo por una especie (*H. glomerata*) que presenta una ornamentación de la exina reticulada, una forma heteropolar, sulco opercular y un tamaño de 47.50 μm y C2 formada por *H. podantha* y *H. montana* con exina heterobrocada y forma del polen isopolar y un tamaño de polen de 40.76 μm .

Teniendo en cuenta los caracteres cualitativos y cualitativos obtenidos en el MOP y MEB, se puede inferir que la agrupación de medias obtenidas en los análisis de similitud cuantitativos, nos sugiere que estos caracteres solo nos permiten observar un rango de tamaños, con respecto a los análisis cualitativos, el dendograma resultante fue bastante homogéneo, el cual no permite ninguna agrupación de acuerdo a las alianzas propuestas.

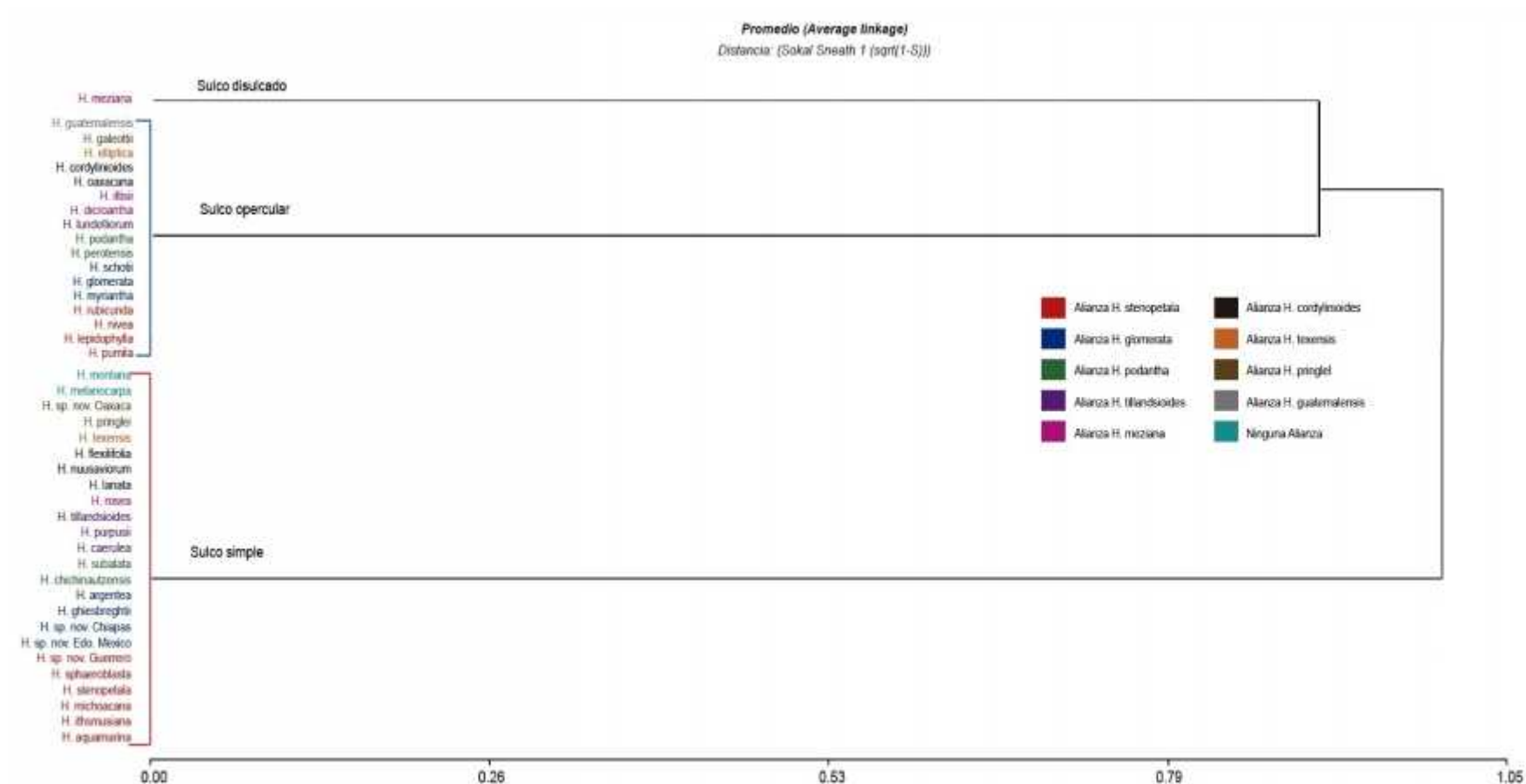


Figura 3.8. Dendrograma resultante de un análisis de similitud de Sokal del tipo de sulco (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico

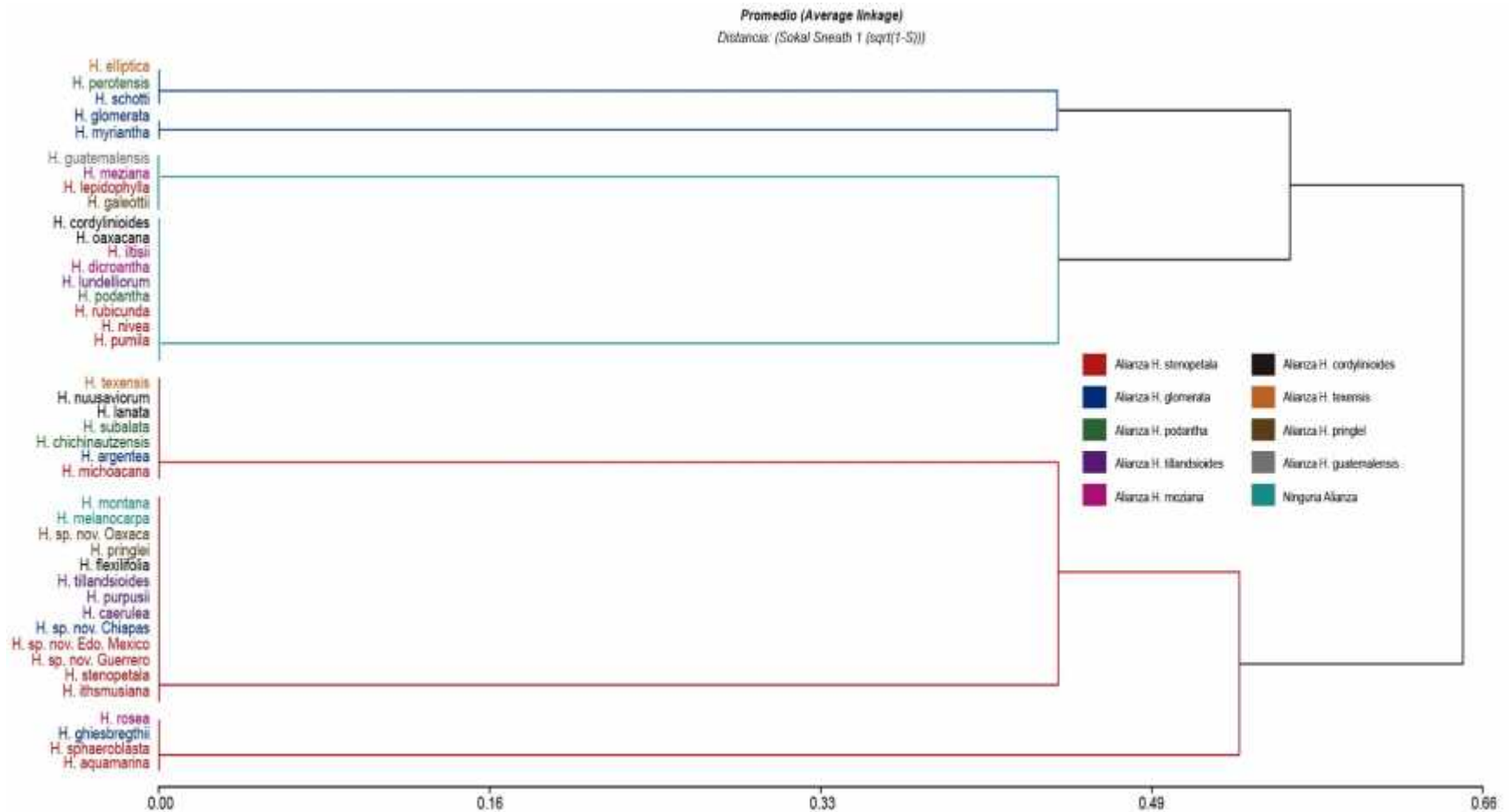


Figura 3.9. Dendrograma resultante de un análisis de similitud de Sokal de datos cualitativos combinados (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico.

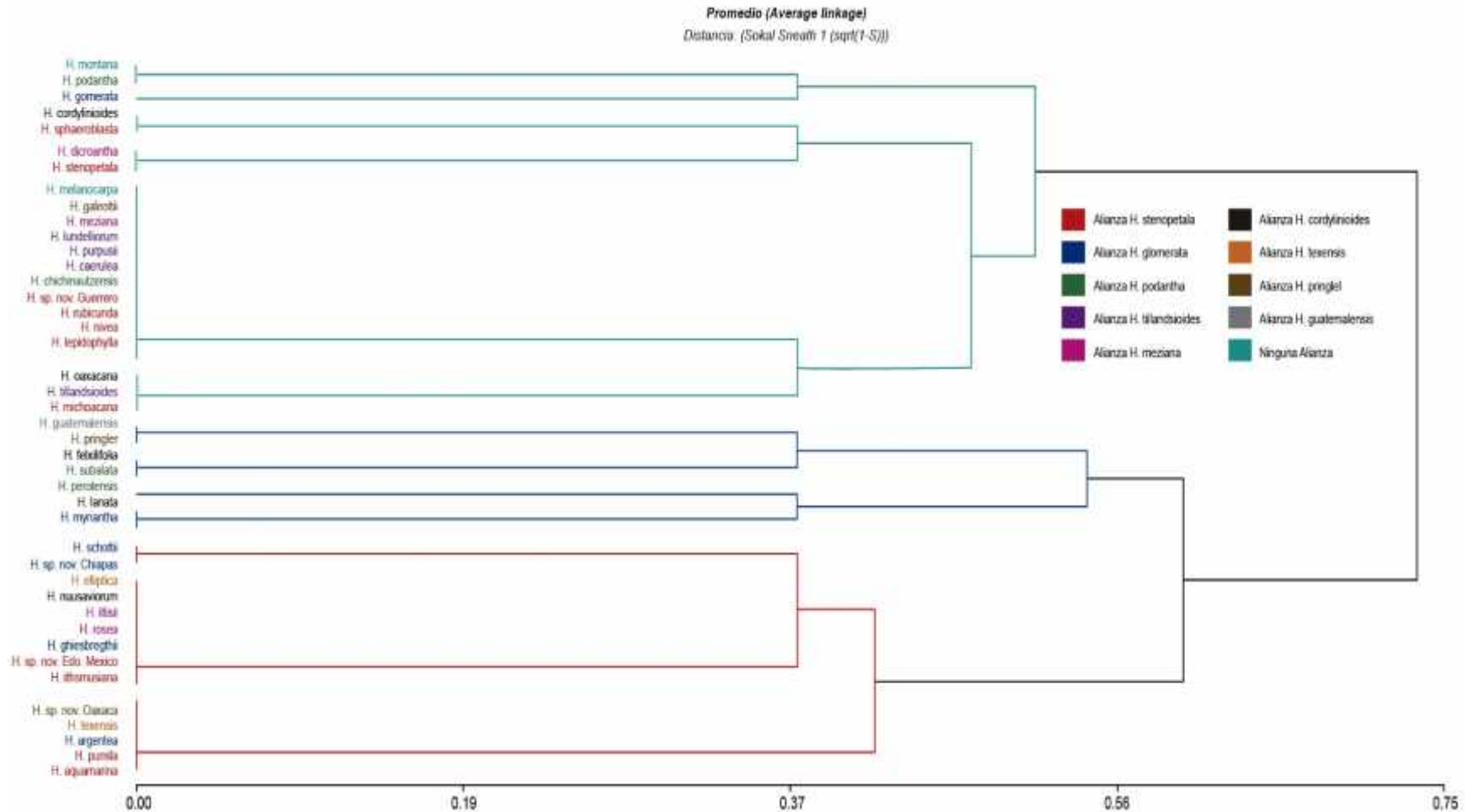


Figura 3.10 Dendrograma resultante de un análisis de similitud de Sokal de datos cuantitativos y cualitativos combinados (observaciones en Microscopio óptico y Microscopio Electrónico de Barrido). Los conglomerados resultantes se representan por los colores de las ramas del dendrograma mientras que las pertenencia de los diversos taxones a las alianzas de Ramirez *et al.*, (en prep) está señalada por colores de la fuente del nombre e indicados en la leyenda del grafico.

3.5. Descripciones morfológicas del polen de las especies de *Hechtia*

3.5.1. *Hechtia aquamarina* I. Ramírez & C.F. Jiménez, Phytotaxa 48: 33. 2012.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencia terminal, flores estaminadas de color blanco, estambres con filamentos blancos, anteras color amarillo pálido; flores pistiladas de color verde con estilo sésil.

Distribución y ecología— Es endémica del estado de Puebla, crece en los matorrales de laderas rocosas.

Altitud: 943-2160 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							x	x				
							x	x				

Morfología del polen

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 44.35 μm y ecuatorial de 26.82 μm , el tamaño del sulco es de 34.35 μm de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

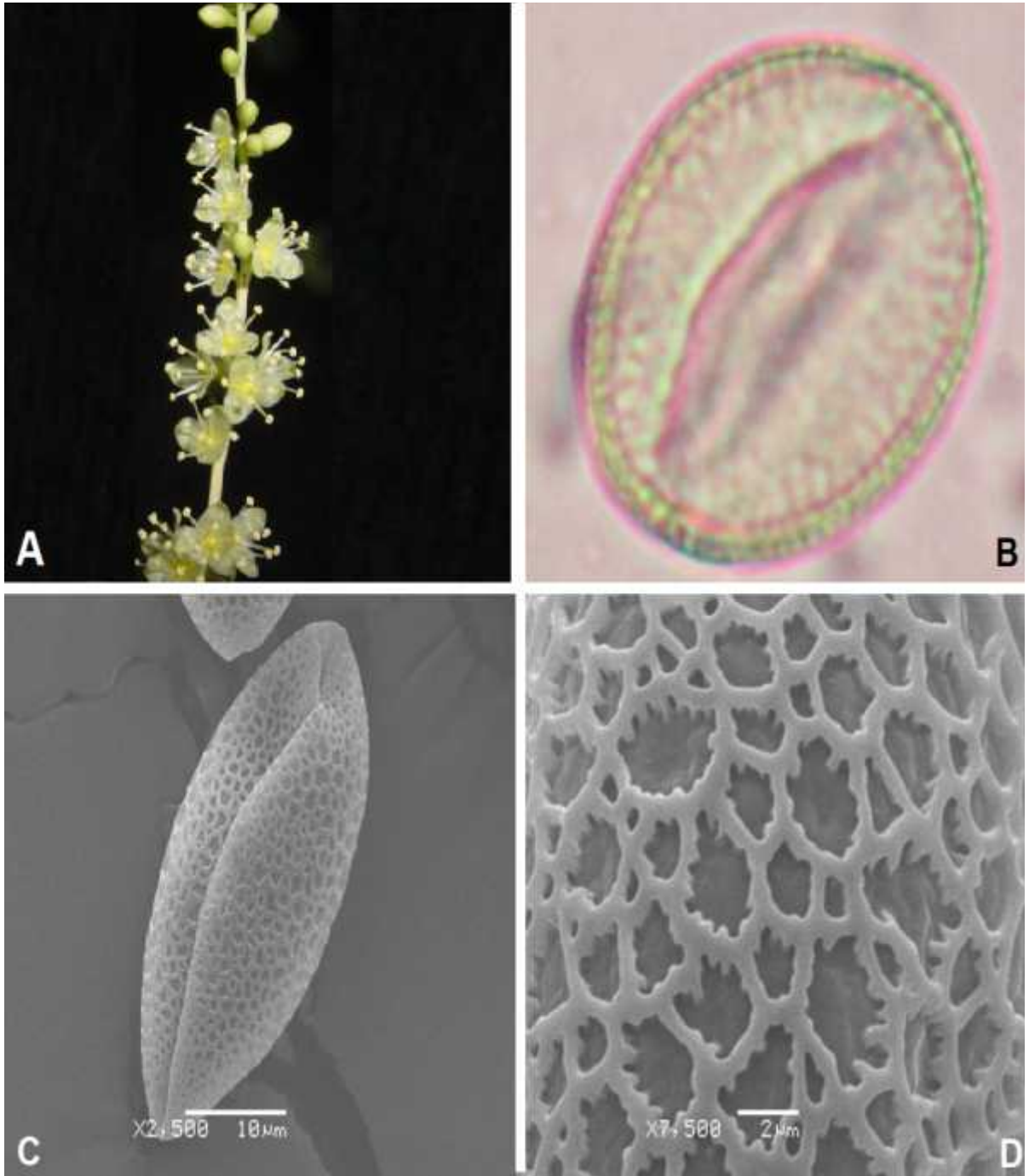


Figura 3.11. *Hechtia aquamarina* I. Ramírez & C.F. Jiménez: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.2. Hechtia argentea Baker, Biol. Cent-Ameri., Bot. 3(17): 317–318. 1884.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia glomerata*

Plantas con inflorescencia lateral, originándose en las axilas foliares, flores de color blanco, siempre agrupadas a aglomeradas, usualmente 12–20 flores por rama, de 5–6 mm de largo; las estaminadas 0.7 m de largo, estambres más corto que los pétalos y adnados a éstos en la base, 4–5 mm de largo.

Distribución y ecología— Es endémica del estado de Hidalgo, crece en los matorrales de laderas calizas y rocosas.

Altitud: 1565–1800 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
												x
				x								

Morfología del polen

MOP: grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 51.11 μm y diámetro ecuatorial de 32.75 μm , el tamaño del sulco es de 33.30 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulada, sulco simple.

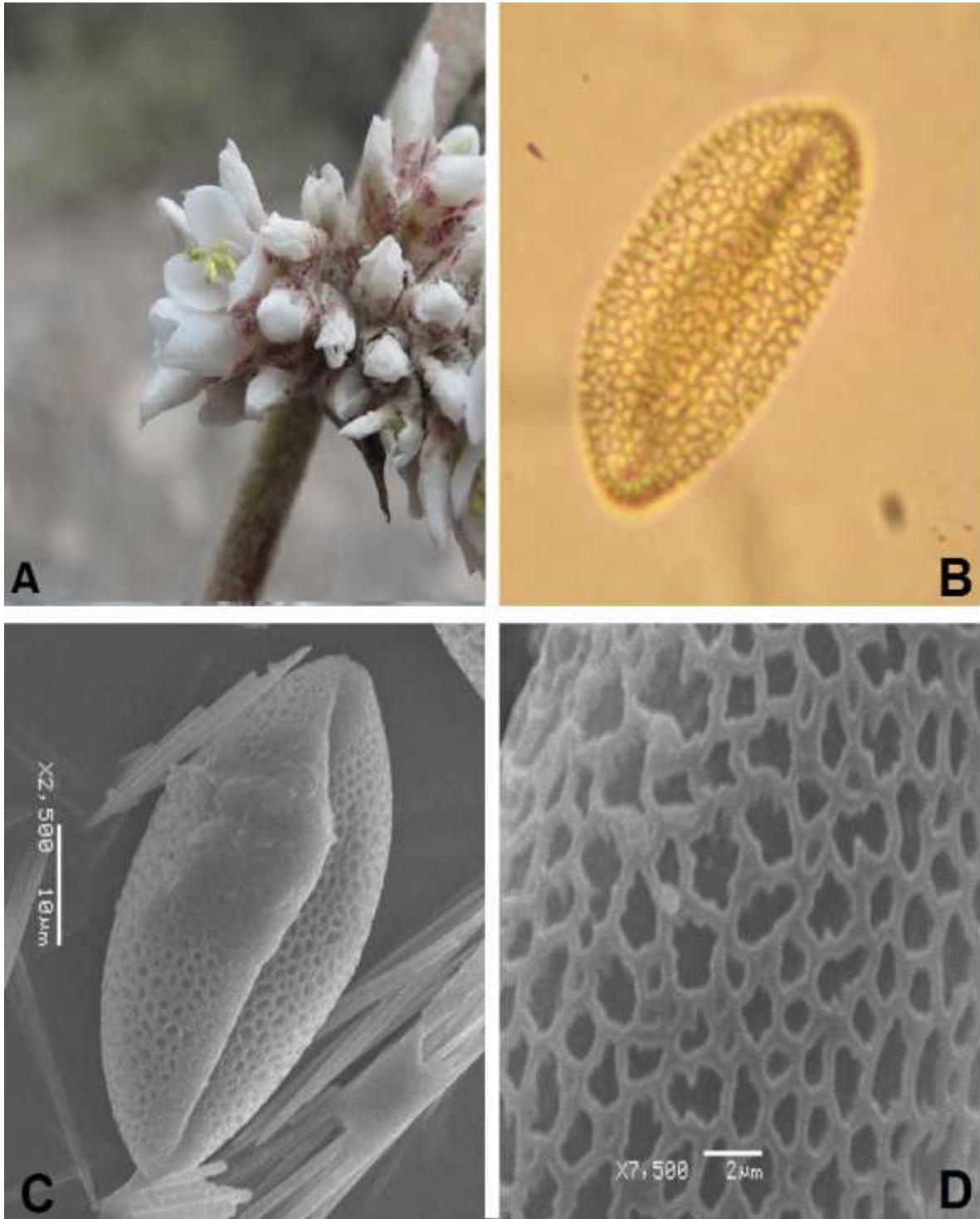


Figura 3.12. *Hechtia argentea* Baker: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, observense los rafidios, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: Claudia Hournung (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.3. *Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm., Phytologia 24: 446, t. 5, f. 5. 1972.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia tillandsioides*

Plantas con inflorescencia, difusa, ramificada; flores estaminadas blancas. Sépalos ovados, obtusos, 1 mm de largo. Pétalos estrechamente ovados, obtusos, 3 mm de largo, que superan los estambres. Flor pistilada con sépalos ovales, 1,5 mm de largo. Pétalos de 6-7 mm de largo, 4-5 mm de ancho.

Distribución y ecología—Endémica de los estados de México y Morelos, crece en matorrales micrófilos, rosetófilos y bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y subperennifolios.

Altitud: 1200-1400 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
			x	x	x							
				x	x	x						

Morfología del polen

MOP: Polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 36.66 μm y diámetro ecuatorial de 22.94 μm , el tamaño del sulco es de 31.47 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

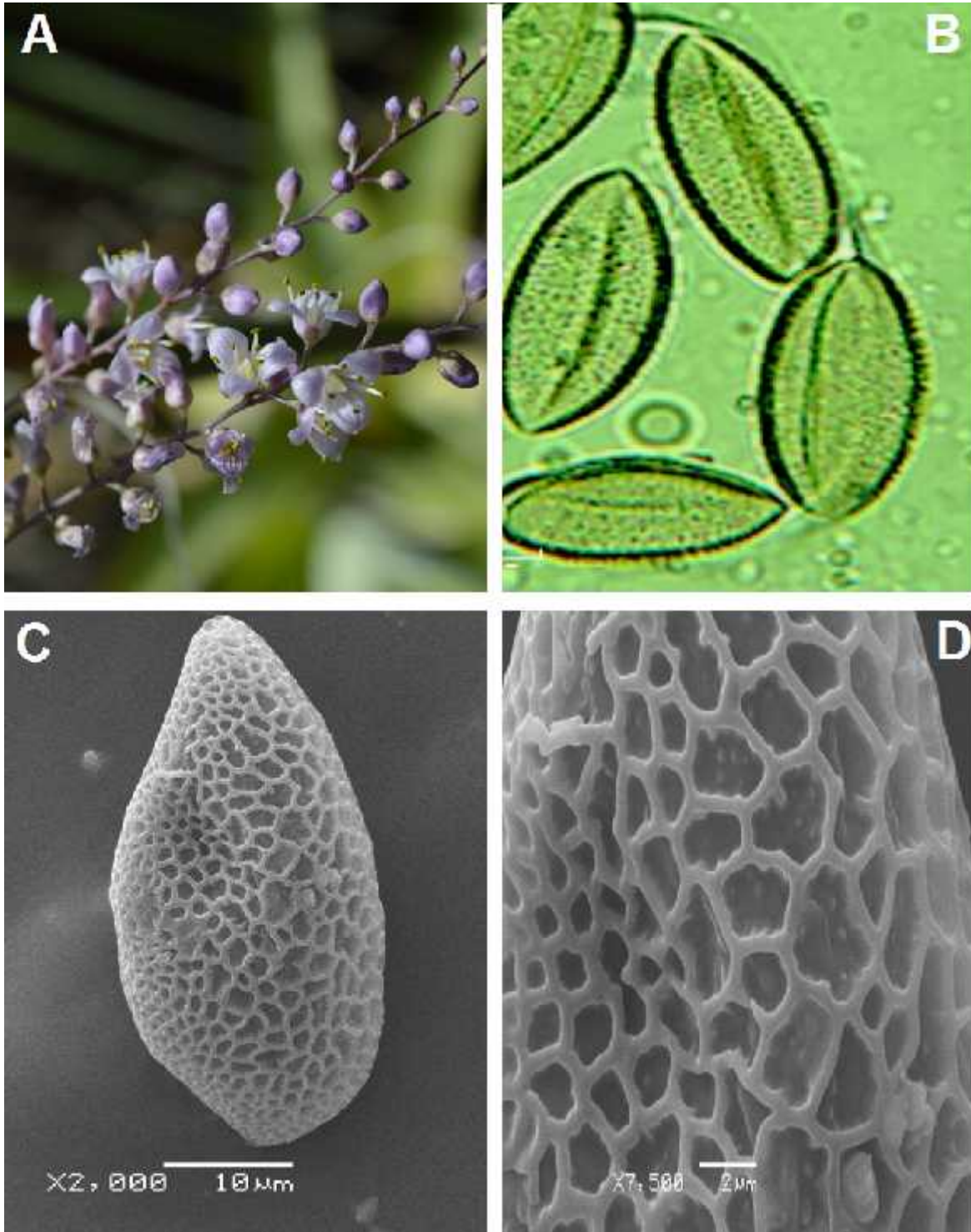


Figura 3.13. *Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Katya Romero (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.4. Hechtia chichinautzensis Mart.-Correa, Espejo & López-Ferr., Syst. Bot. 35: 746 2010.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia podantha*

Plantas con inflorescencia terminal, erecta, flores estaminadas de color verde, estambres con filamentos lineares de color verde 3.2-4.2mm de largo, anteras oblongas de color café o negro de 0.8-1,7mm de largo; flores pistiladas de color verde, ovario ovoide, 4-7mm de largo.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Morelos, México, crece expuesta al sol en grietas de basalto, en matorral xerofito.

Altitud: 2000- 2480 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
			x	x	x	x	x					
								x	x			

Morfología del polen

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 31.12 μm y diámetro ecuatorial de 21.17 μm , el tamaño del sulco es de 25.93 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado y sulco simple.

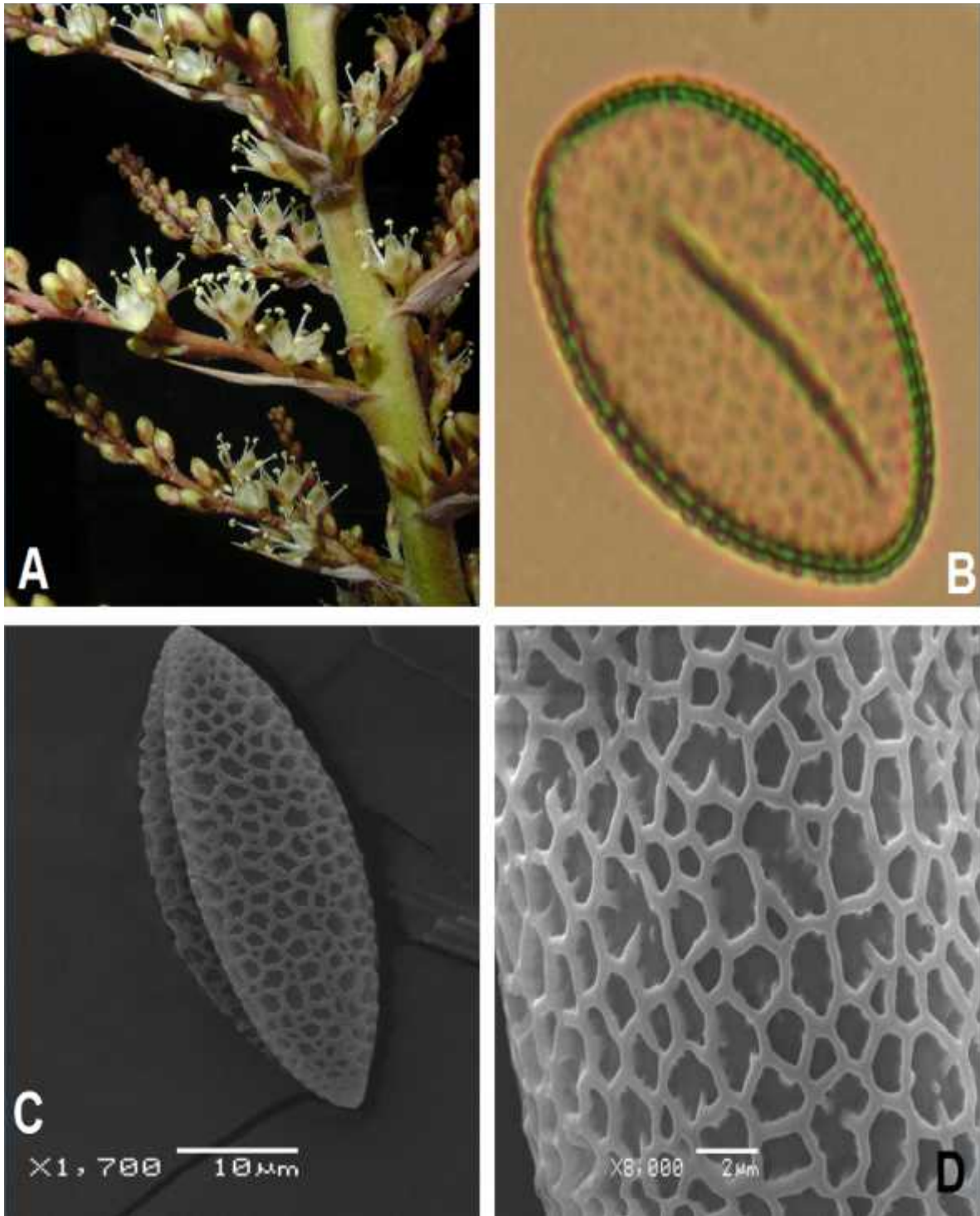


Figura 3.14. *Hechtia chichinautzensis* Mart.-Correa, Espejo & López-Ferr.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.5. Hechtia cordylinioides Baker, Botanical Magazine 107, t. 6554. 1881.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia cordylinioides*

Plantas con inflorescencia central con muchas flores, flores estaminadas de color blanco, estambres con filamentos blancos, anteras de color amarillo; flores estaminadas color blanco con estigma sésil.

Distribución y ecología—Es endémica del estado de México, crece expuesta al sol en grietas de basalto, en matorral xerofito.

Altitud: 2000-2600 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							x	x	x			
								x	x	x		

Morfología del polen

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 36.40 μm y diámetro ecuatorial de 25.44 μm , el tamaño del sulco es de 30.56 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado y sulco opercular.

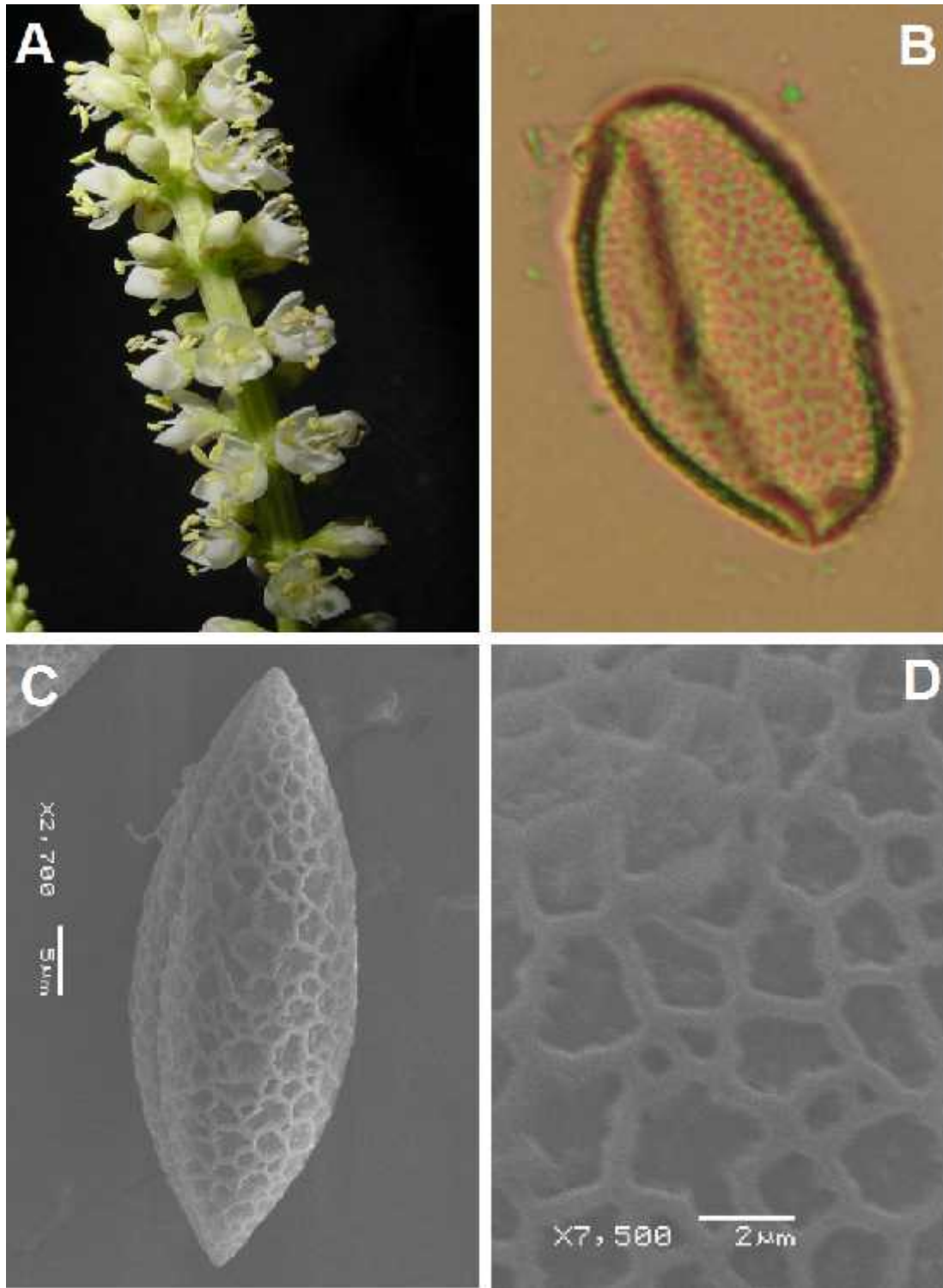


Figura 3.15. *Hechtia cordylinioides* Baker: **A.** flor estaminada, **B.** Grano de polen en microscopio de optico, **C.** Granos de polen en microscopio electronico de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Ivón Ramírez, (B) Esther Herrera, (C, D) Lilia Can.

3.5.6. Hechtia dichroantha Donn. Sm., Botanical Gazette 42(4): 299–300. 1906.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia meiziana*

Plantas con inflorescencia laxa, bipinada; flores estaminadas de color rojo, pediceladas, estambres con filamentos blanco, anteras de color amarillo, flores pistiladas de color rojo.

Distribución y ecología— Endémica de Guatemala y Honduras, habita en paredes rocosas y bancos de rocas.

Altitud: 600-1800 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					x	x	x					
						x	x	x				

Morfología del polen

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 36.40 μm y diámetro ecuatorial de 25.14 μm , el tamaño del sulco es de 29.18 μm de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocado y sulco opercular.

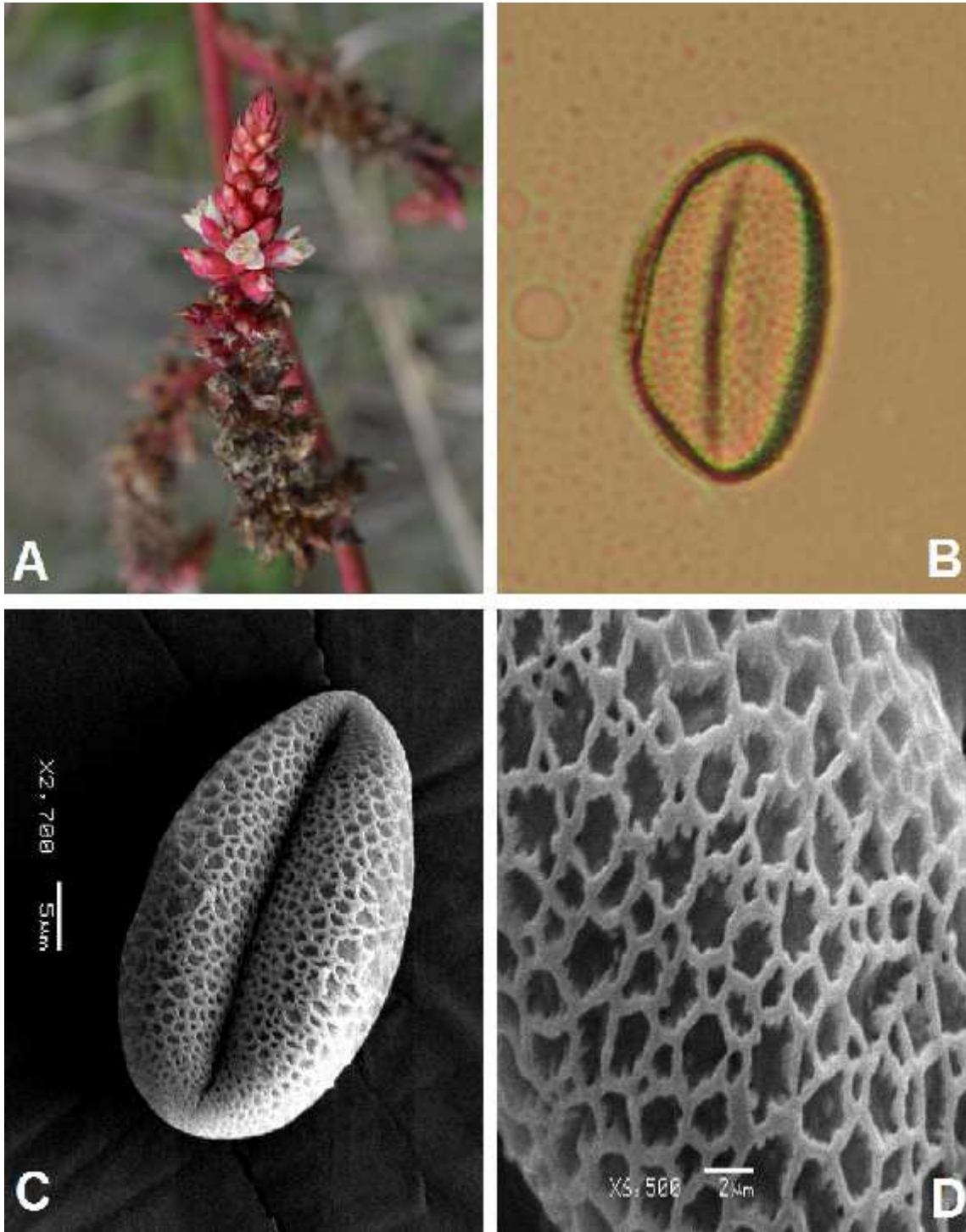


Figura 3.16. *Hechtia dichroantha* Donn. Sm: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Katya Romero (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.7. *Hechtia elliptica* L.B. Sm., Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 117: 20, t. 1, f. 61, 62. 1937.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia texensis*

Plantas con inflorescencia laxa bipinada, flores estaminadas erectas, subsésiles de color blanco, estambre con filamento blancos y anteras amarillas; flores pistiladas de color blanco.

Distribución y ecología—Endémica de los estados de Coahuila Tamaulipas, México, habita en laderas calizas, escarpadas y verticales.

Altitud: 1560 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
								x	x	x		
									x	x	x	

Morfología del polen

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar 40.86 μm y diámetro ecuatorial 26.79 μm , el tamaño del sulco es de 38.35 μm .

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado y sulco opercular.

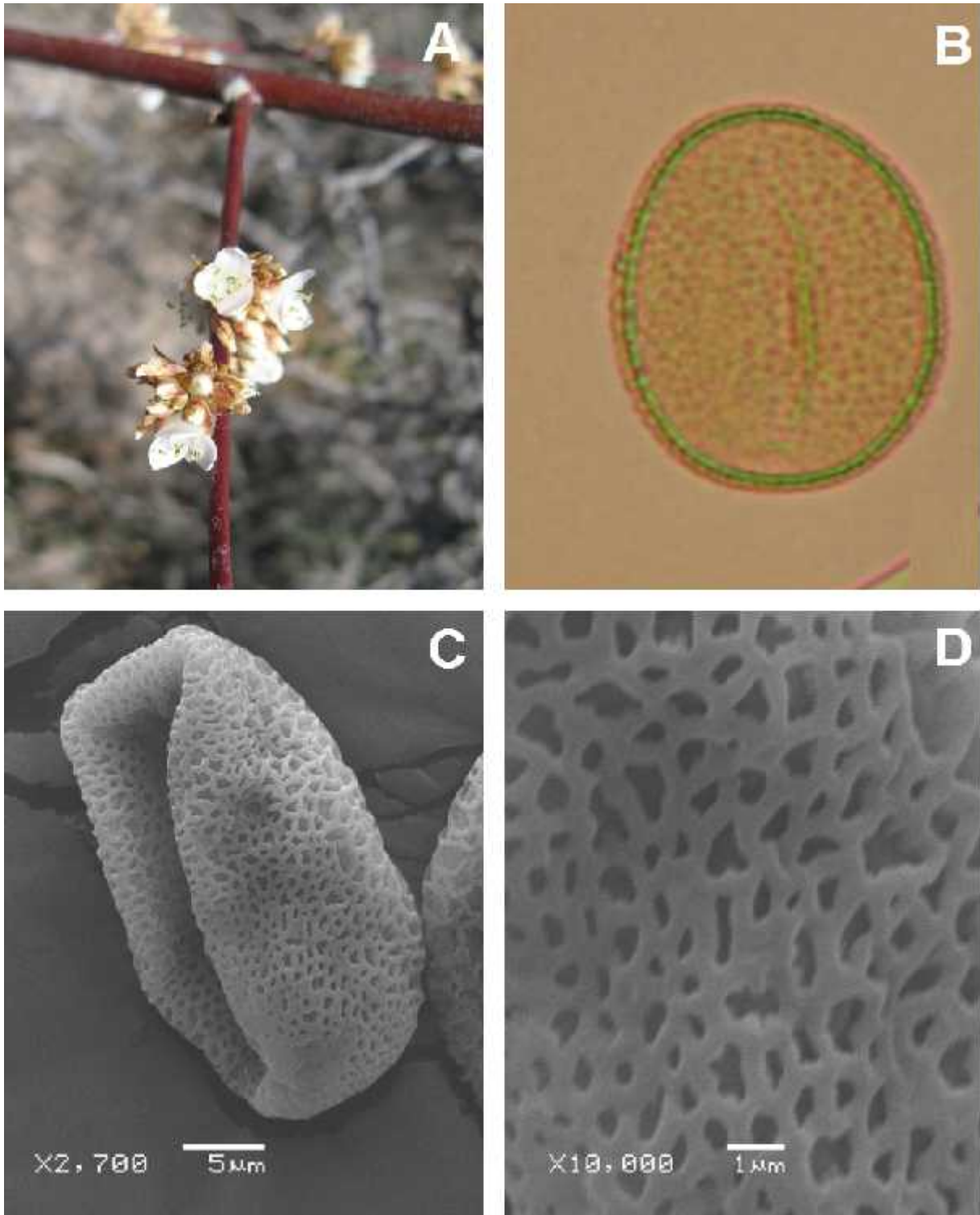


Figura 3.17. *Hechtia elliptica* L.B. Sm: **A.** Flor estaminada, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen, Fotografías: (A) Ivón Ramírez, (B), Esther Herrera, (D,E) Lilia Can.

3.5.8. Hechtia flexilifolia I. Ramírez & Carnevali, Phytotaxa 178(2): 116–118, f. 2A–E, 3. 2014.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia cordylinioides*

Plantas con inflorescencia central, erecta; las estaminadas en forma de panícula, elipsoide erecta o arqueada, flores pediceladas, verticilada de 4-5.7 mm de largo de color verde, 3 estambres de 1.7-3.1 mm de largo, anteras elíptica, 1-1.4 x 0.3-0.5 mm, dorsifijas; las pistiladas panícula, cilíndrica, erecta, 1.4-1.5 m de longitud, flores subsésil, verticiladas, densamente agrupadas de color blanco.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, habita en paredes rocosas, escarpadas y verticales.

Altitud: 1970 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
						x	x					
							x	x				

Morfología del polen

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 41.14 μm y diámetro ecuatorial de 24.70 μm , el tamaño del sulco es de 31.19 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado y sulco simple.

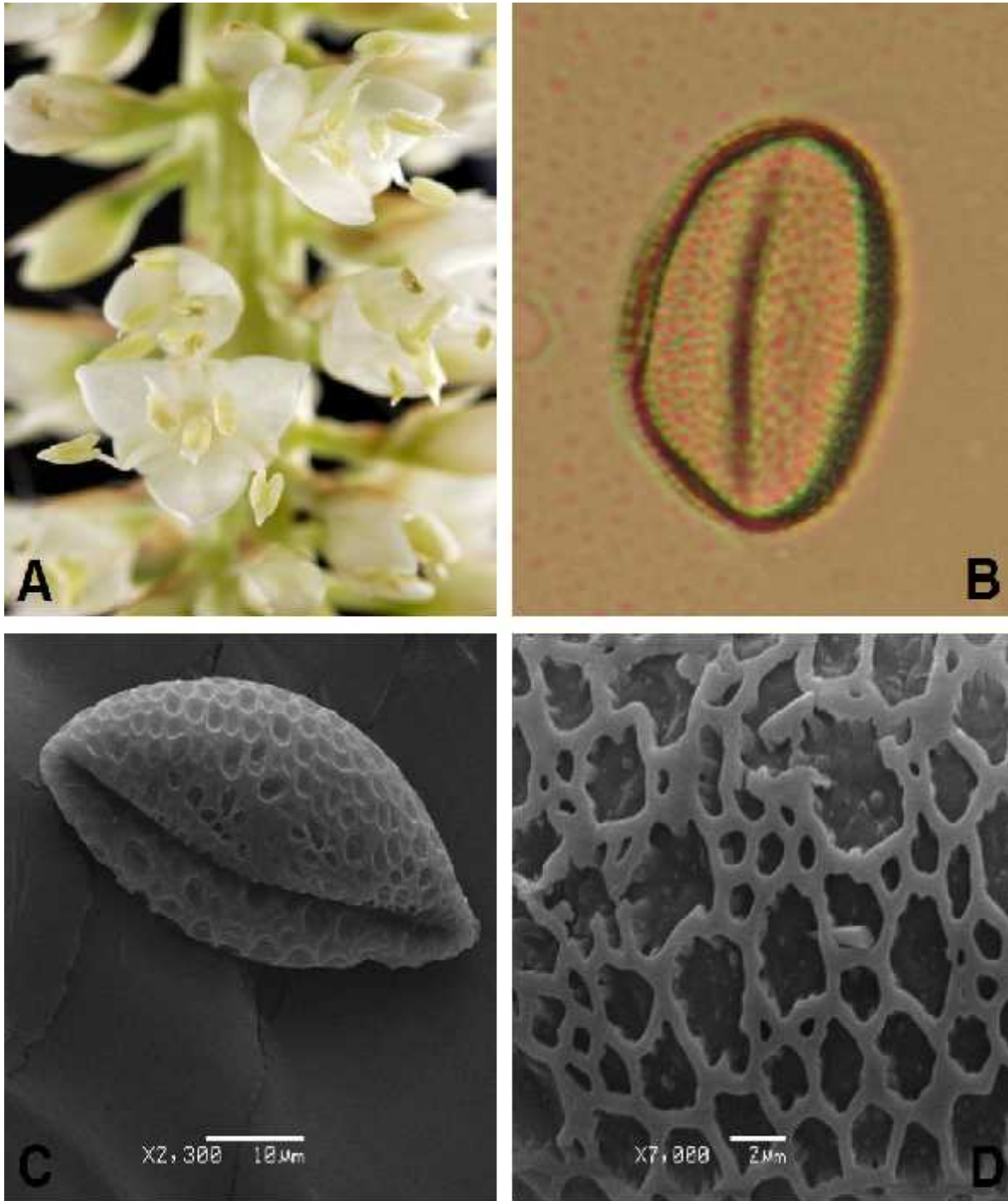


Figura 3.18. *Hechtia flexilifolia* I. Ramírez & Carnevali: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.9. Hechtia galeottii Mez, Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 16: 71–72. 1919.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia pringlei*

Plantas con inflorescencia terminal, erecta, glabra; inflorescencia estaminadas con flores ascendentes, verticiladas, subsésiles de color blanco, estambres con filamento verde, linear con anteras oblongas de color verde; inflorescencia pistilada, ramificada con flores ascendentes densamente dispuestas subsesiles de color blanco, ovario elipsoide.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, crece en bosques tropicales de hoja caduca, selva baja o bosques secos.

Altitud: 1550-1860 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					x	x	x					
						x	x	x				

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 36.31 μm y diámetro ecuatorial de 22.71 μm , el tamaño del sulco es de 33.63 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocada, sulco opercular.

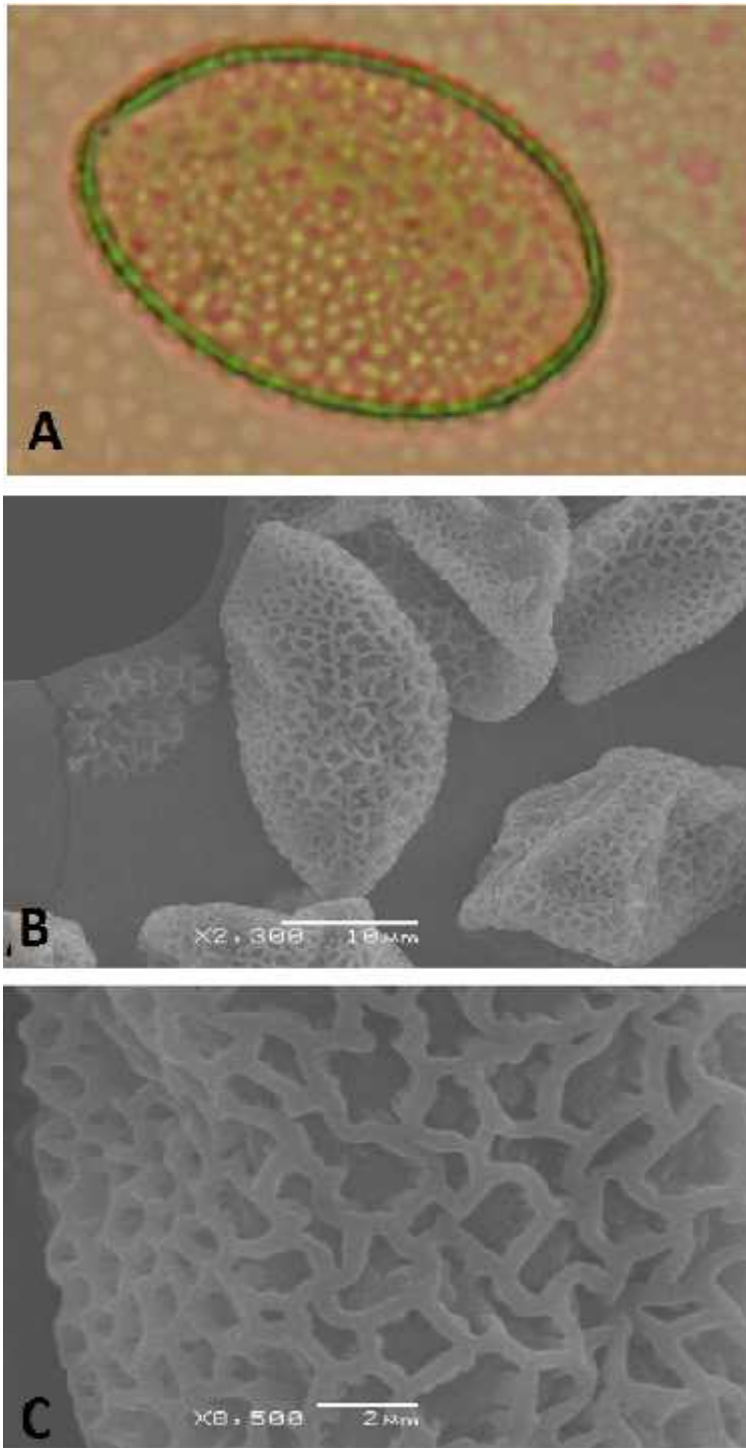


Figura 3.19. *Hechtia galeottii* Mez: **A.** Granos de polen en microscopio óptico, **B.** Grano de polen en microscopio de barrido, **C.** Ornamentación de la exina del grano de polen, Fotografías: (A) Esther Herrera, (B,C) Lilia Can.

3.5.10. Hechtia ghiesbreghtii Lem., Ill. Hort. 10: 378. 1863.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia glomerata*

Plantas con inflorescencia lateral, originándose en las axilas foliares, flores sésiles, de 5.5 ±1.29 4–7 mm de largo; estambres iguales o más cortos que los pétalos en antesis, 3–6 mm de largo; anteras 1.41 ±0.28 1–1.8 mm de largo, 0.5–0.8 de diámetro, amarillo-verdoso, dorsifijas.

Distribución y ecología—Es endémica del estado de Chiapas, crece en selva bajacaducifolia, vegetación secundaria y vegetación muy alterada en mosaico de encinares tropicales y remanentes de bosque seco y semihúmedo.

Altitud: 450–1130 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
	x	x	x	x	x	x	x					x
		x	x	x	x	x						

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 42.46 µm y diámetro ecuatorial de 30.18 µm, el tamaño del sulco es de 34.00 µm de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

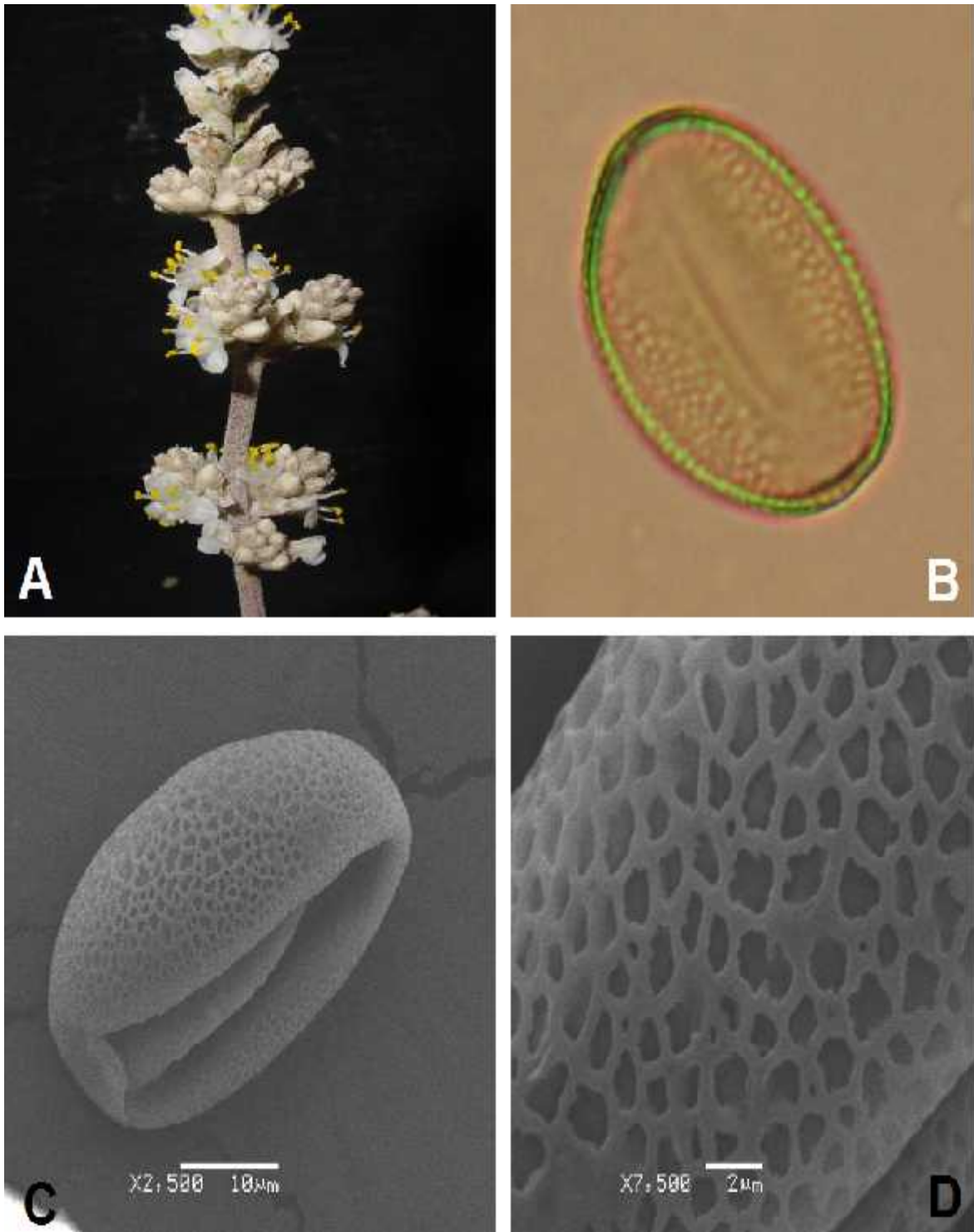


Figura 3.20. *Hechtia ghiesbreghtii* Lem.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.11. Hechtia glomerata Zucc., Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 3: 240-242. 1840.



Alianza (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia glomerata*

Plantas con inflorescencia lateral, originándose en las axilas foliares, flores blancas, rotadas a algo campanuladas, sésiles o muy cortamente pediceladas, 6 ± 0.65 5.4–7.7 mm de largo, de 4–5 mm de diámetro; estambres desiguales, tres cortos y tres largos, más cortos que los pétalos, ca. 4.5 mm de largo, anteras oblongas, 1.75 ± 0.33 1.3–2.4 mm de largo, diámetro, verdes, dorsifijas.

Distribución y ecología— Es endémica de los estado de Hidalgo, crece en matorrales, micrófilos, rosetófilos y bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y subperennifolios.

Altitud: 300–2100 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		x	x	x	x	x	x	x				
			x	x	x	x	x	x	x			

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar $47.50 \mu\text{m}$ y diámetro ecuatorial $31.43 \mu\text{m}$, el tamaño del sulco es de $37.43 \mu\text{m}$ de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco opercular.

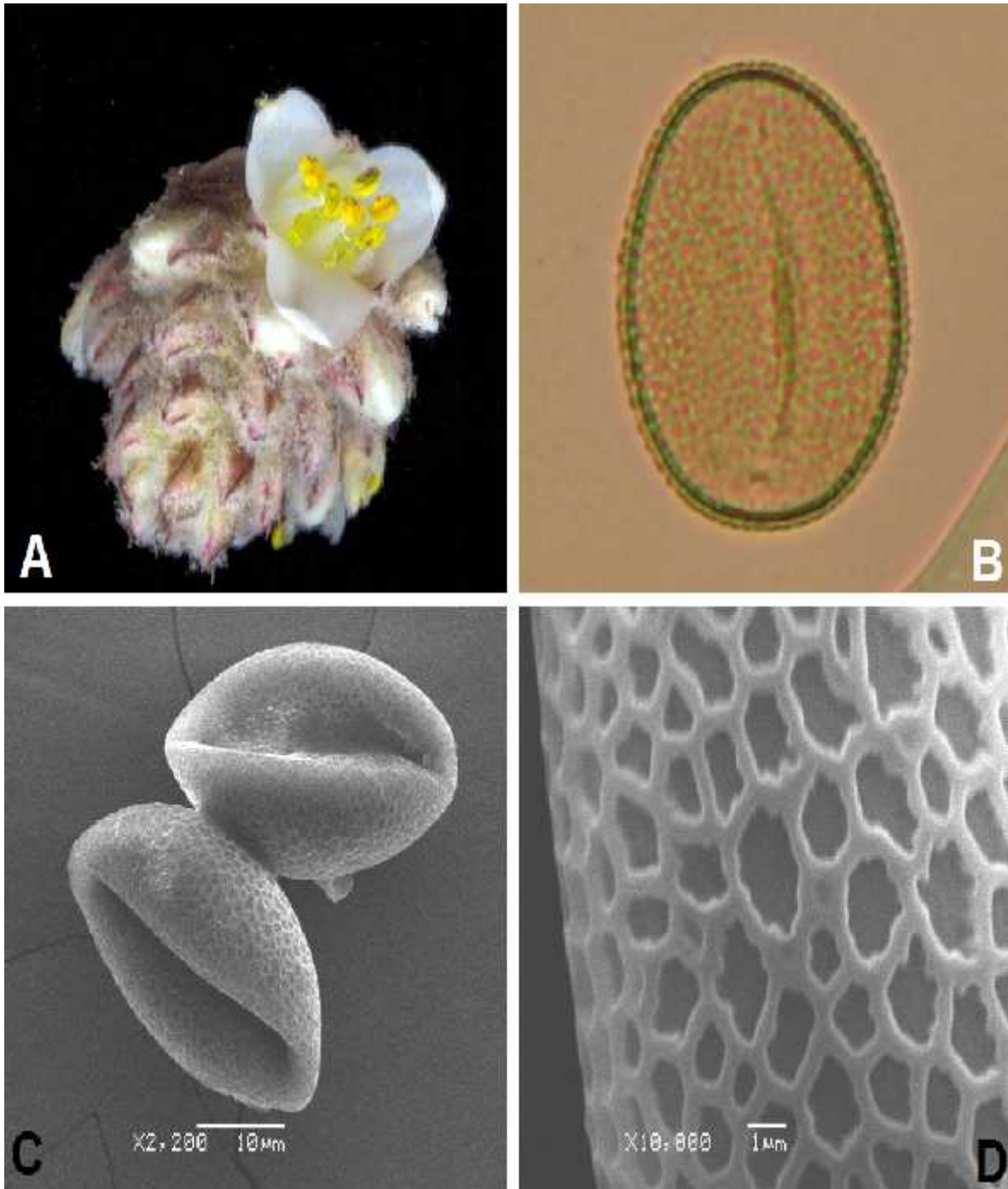


Figura 3.21. *Hechtia glomerata* Zucc.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.12. Hechtia guatemalensis Mez, Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 3: 14. 1906.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia guatemalensis*

Plantas con inflorescencia estaminada compuesta, glabra; flores estaminadas glabras, con pedicelos 2.5-4.5 mm, estambres con filamentos antipétalos adnatos a los pétalos; flores pistiladas glabras, sésiles; ovario casi totalmente ínfero.

Distribución y ecología—Es endémica de Guatemala, habita en selvas bajas caducifolias matorrales xerofitos, bosques de pino-quercus.

Altitud: 200-1500 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x	x	x	x	x				
					x	x	x	x	x			

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 40.78 μm y diámetro ecuatorial de 21.49 μm , el tamaño del sulco es de 32.75 μm de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocada, sulco opercular.

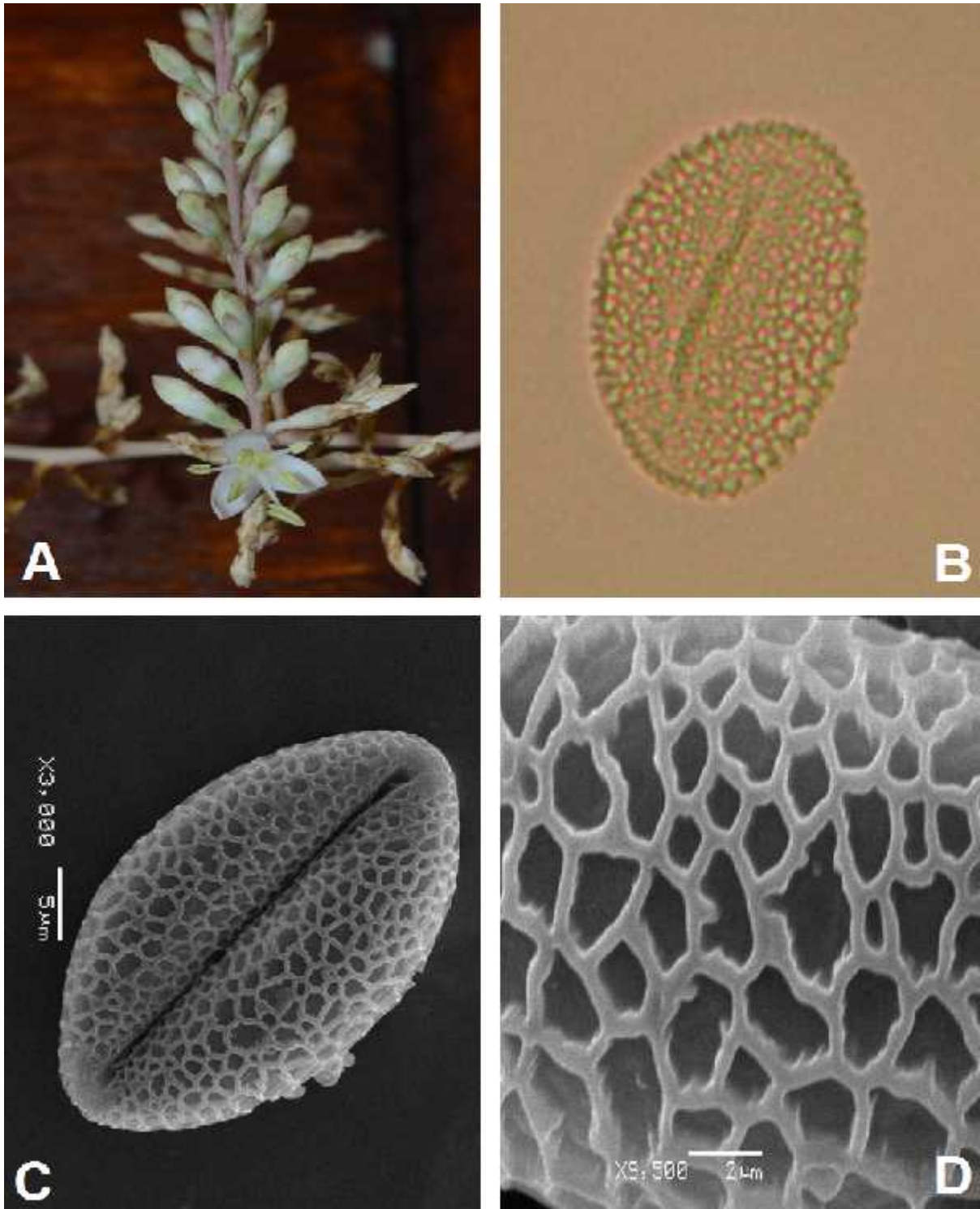


Figura 3.22. *Hechtia guatemalensis* Mez: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido. **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Katya Romero (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.13. Hechtia iltisii Burt-Utley & Utley, Brittonia 45(3): 222–224, f. 2. 1993.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia meiziana*

Plantas con inflorescencia terminal, de 22-45 cm de diámetro; flores estaminadas de color rosa, de 6-10 estambres de color verde, anteras de color amarillo; flores pistiladas, erectas de color rosa, ovario supero.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Jalisco, crece en matorral espinoso.

Altitud: 280-300 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
						x						
							x					

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 48.23 μm y diámetro ecuatorial de 29.22 μm , el tamaño del sulco es de 39.06 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco opercular.

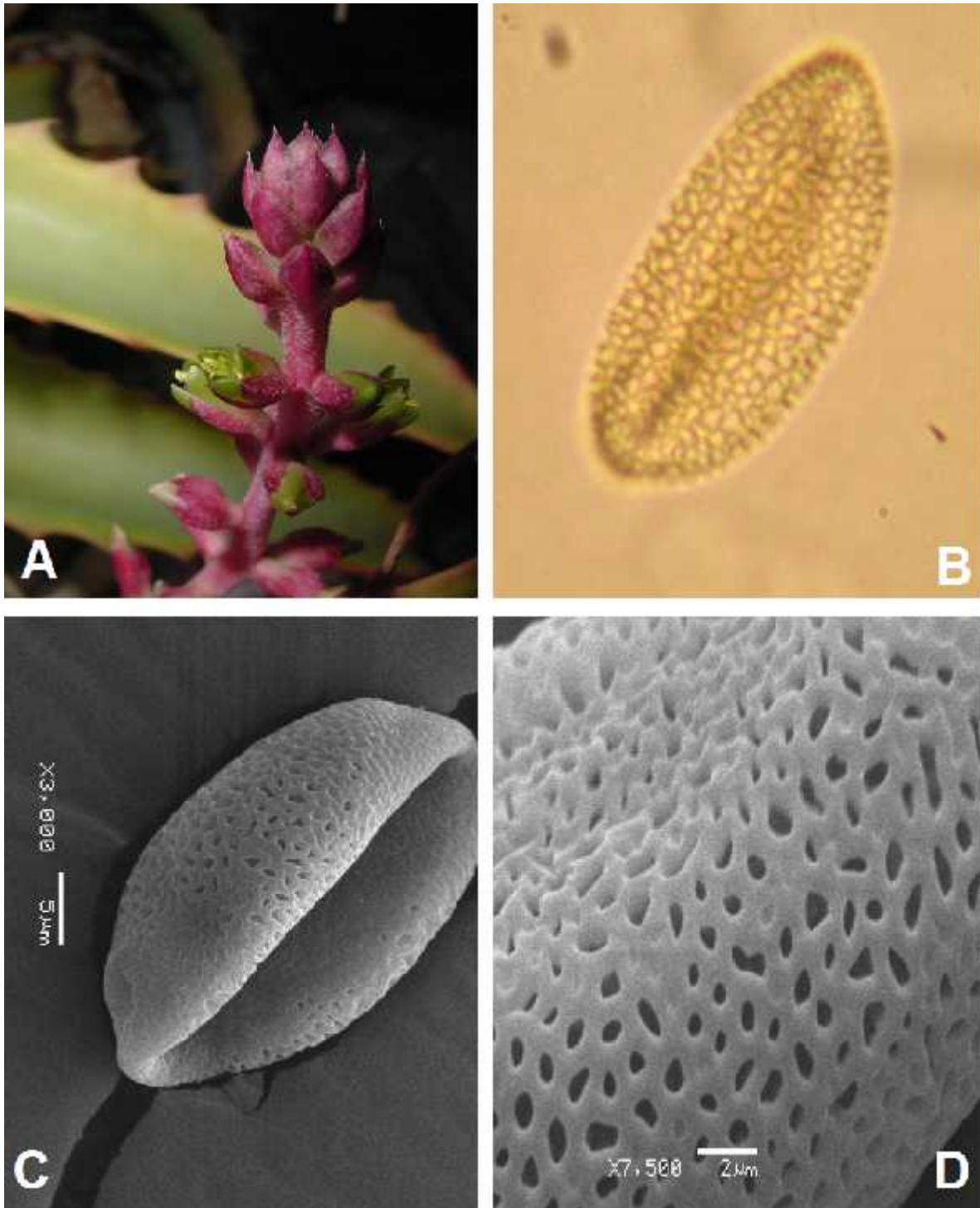


Figura 3.23. *Hechtia iltisii* Burt-Utley & Utley: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido. **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.14. Hechtia isthmusiana Burt-Utley, Phytoneuron 2012–69: 10–14, f. 7–8. 2012.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencia terminal, similar en ambos estaminadas y pistiladas; flores estaminadas de color crema, estambres de color blanco con anteras de color amarillo; flores pistiladas color crema.

Distribución y ecología—Endemica del estado de Oaxaca, crece en vegetación de arbustos espinosos y bosques tropicales de hoja caduca.

Altitud: 200-600 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					x	x						
					x	x						

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 46.63 μm y un diámetro ecuatorial de 29.62 μm , el tamaño del sulco es de 36.41 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

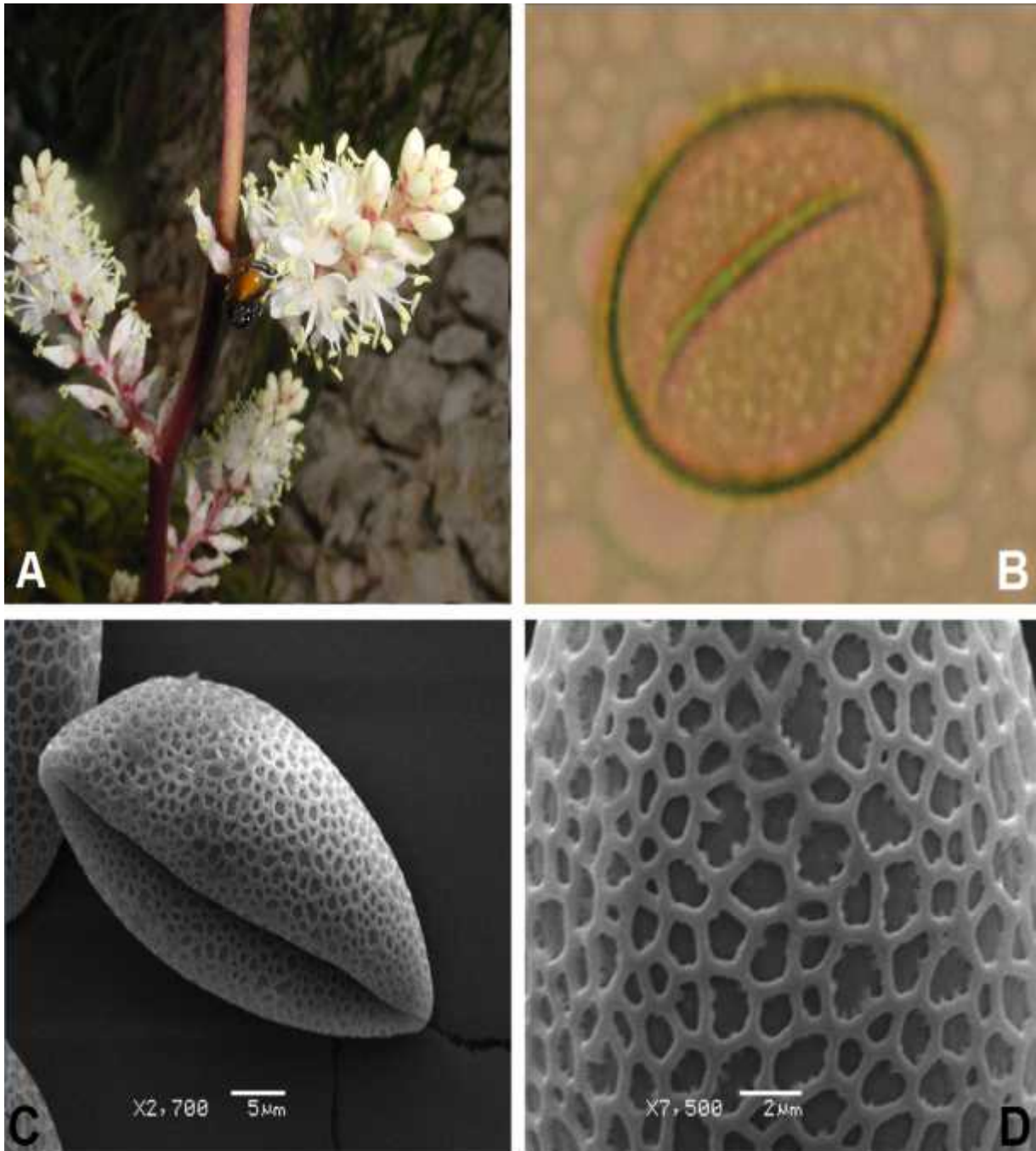


Figura 3.24. *Hechtia isthmusiana* Burt-Utley: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.15. Hechtia lanata L.B. Sm., Phytologia 8(1): 5–6, t. 1, 5–9. 1961.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia cordylinioides*

Plantas con inflorescencias centrales, erectas, paniculadas, cilíndricas en contorno general; inflorescencias estaminadas, flores blancas, polísticas, los filamentos blancos, laminares, largamente triangulares, de ca. 4.5 mm de largo, las anteras oblongas, de ca. 1 mm de largo, sagitados en la base, amarillos; las inflorescencias pistiladas, flores blancas, polísticas, divaricadas, laxamente dispuestas, actinomorfas, cortamente pediceladas.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, México, crece en riscos y taludes, en matorrales xerófilos y bosques tropicales caducifolios.

Altitud: 730-2400 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
	x	x	x	x	x							
	x	x	x	x	x							

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 36.19 μm y diámetro ecuatorial de 15.84 μm , el tamaño del sulco es de 32.83 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco simple.

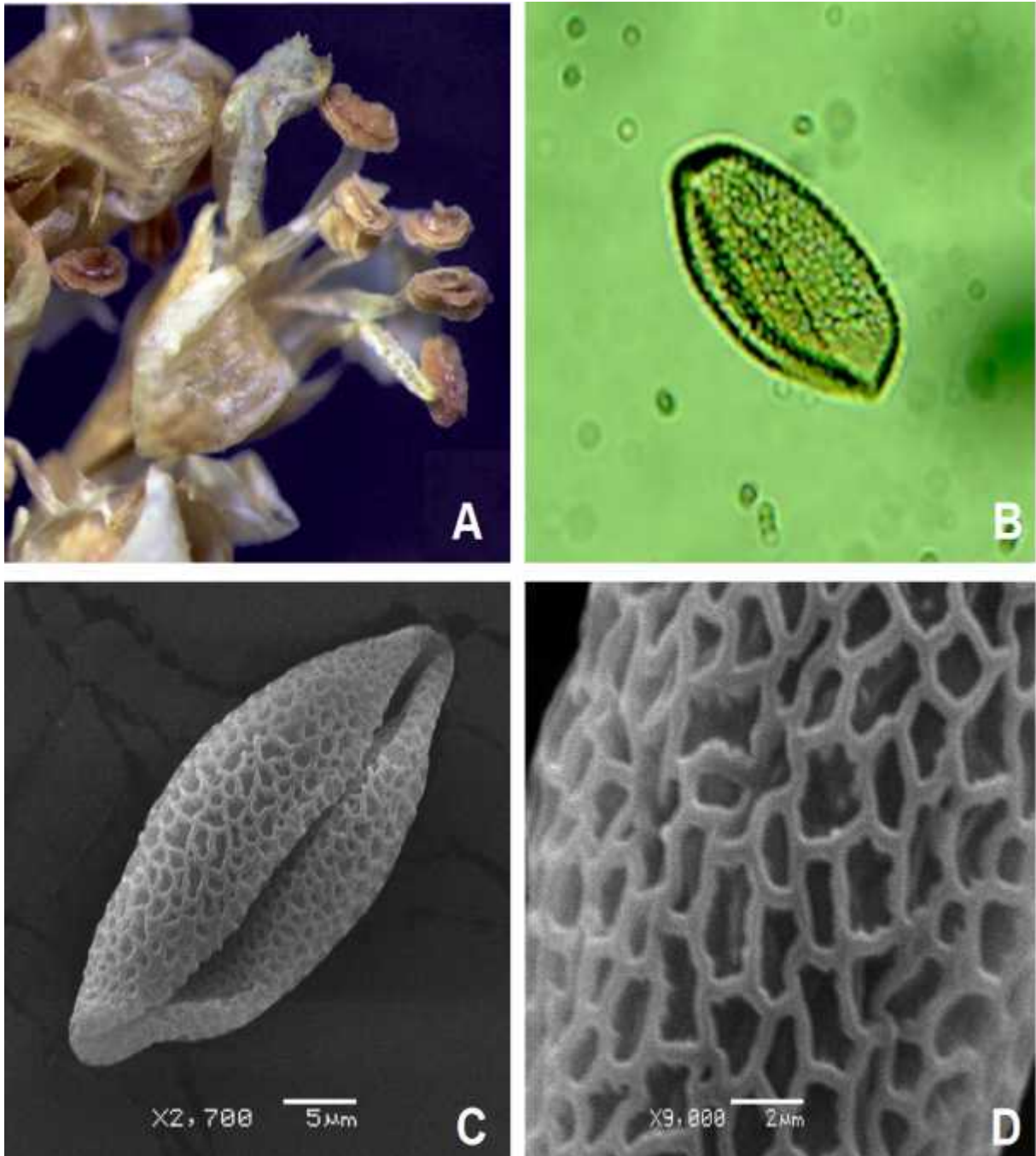


Figura 3.25. *Hechtia lanata* L.B. Sm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido. **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: Aniceto Mendoza (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.16. *Hechtia lepidophylla* I. Ramírez, Acta Botánica Mexicana 85: 65–74, f. 1A–D, 2–3. 2008.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencia lateral, erecta, particulada; Inflorescencias masculinas panículadas; cilíndrica raquis en sección transversal, de 4-5 mm de diámetro, de color marrón, estambres erectos, de 4.5 mm de largo, anteras ovadas, versátiles, 1.3 mm de largo, 0.7 mm de ancho; inflorescencias pistiladas generalmente panículadas, con flores agrupadas de color blanco; ovario supéro.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Querétaro, México, habita en matorral microfilo.

Altitud: 2500msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
						x	x					
							x	x				

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 36.76 μm y diámetro ecuatorial de 21.31 μm , el tamaño del sulco es de 30.90 μm de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

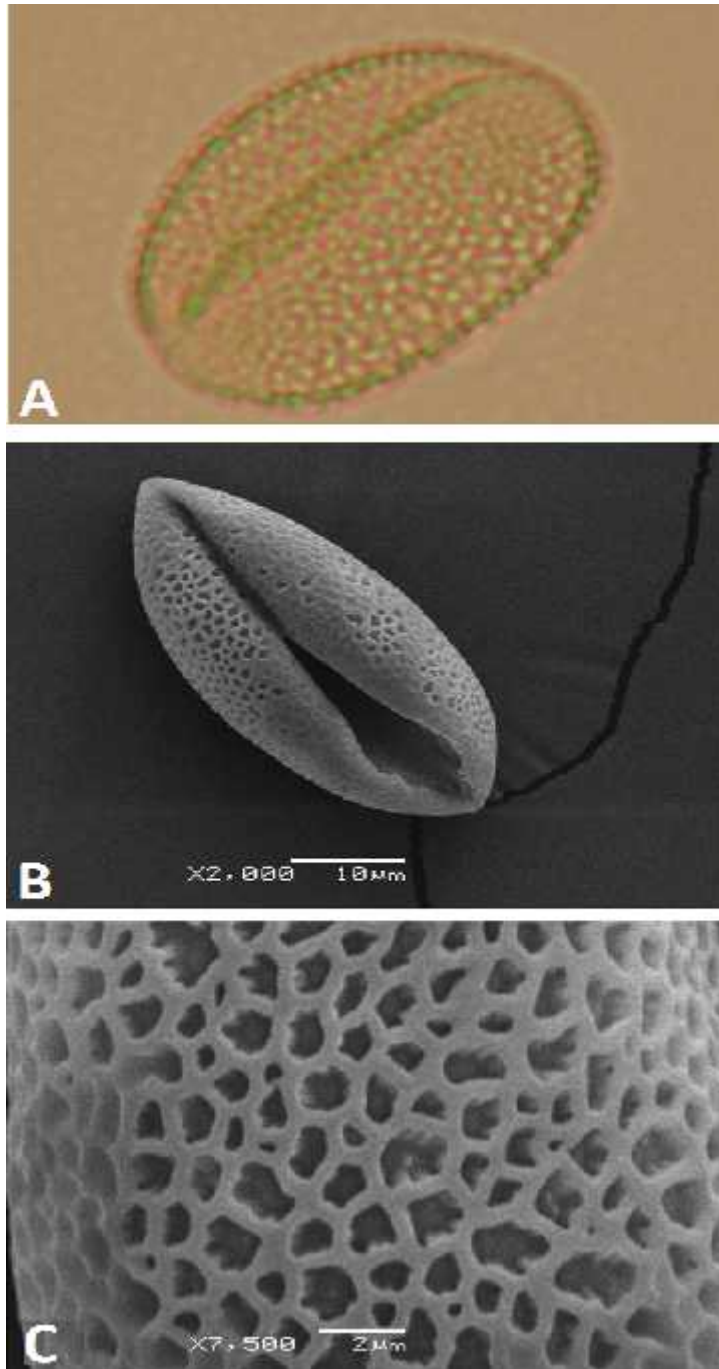


Figura 3.26. *Hechtia lepidophylla* I. Ramírez: **A.** Granos de polen en microscopio óptico, **B.** Grano de polen en microscopio de barrido, **C.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Esther Herrera, (B,C) Lilia Can.

3.5.17. Hechtia lundelliorum L.B. Sm., North American Flora 19: 97–98. 1938.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia tillandsioides*

Plantas con inflorescencia terminal, particulada, arqueada a erecta y/o colgante; inflorescencia estaminada, flores numerosas de color blanco, polísticas, ligeramente campanuladas de 6 mm de diámetro, estambres con filamentos de color blanco de 2-3 mm de largo, anteras de color amarillo, oblongas, dorsifijas de ca. 1.4 mm de largo; inflorescencia pistilada, flores numerosas de color blanco, polísticas, ligeramente campanuladas.

Distribución y ecología—Endémica de los estados de Hidalgo, Queretaro y San Luis Potosí en México, habita en paredes rocosas escarpadas.

Altitud: 225-1250 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x	x	x						
				x	x	x						

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 38.3 μm y diámetro ecuatorial de 23.13 μm , el tamaño del sulco es de 29.78 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

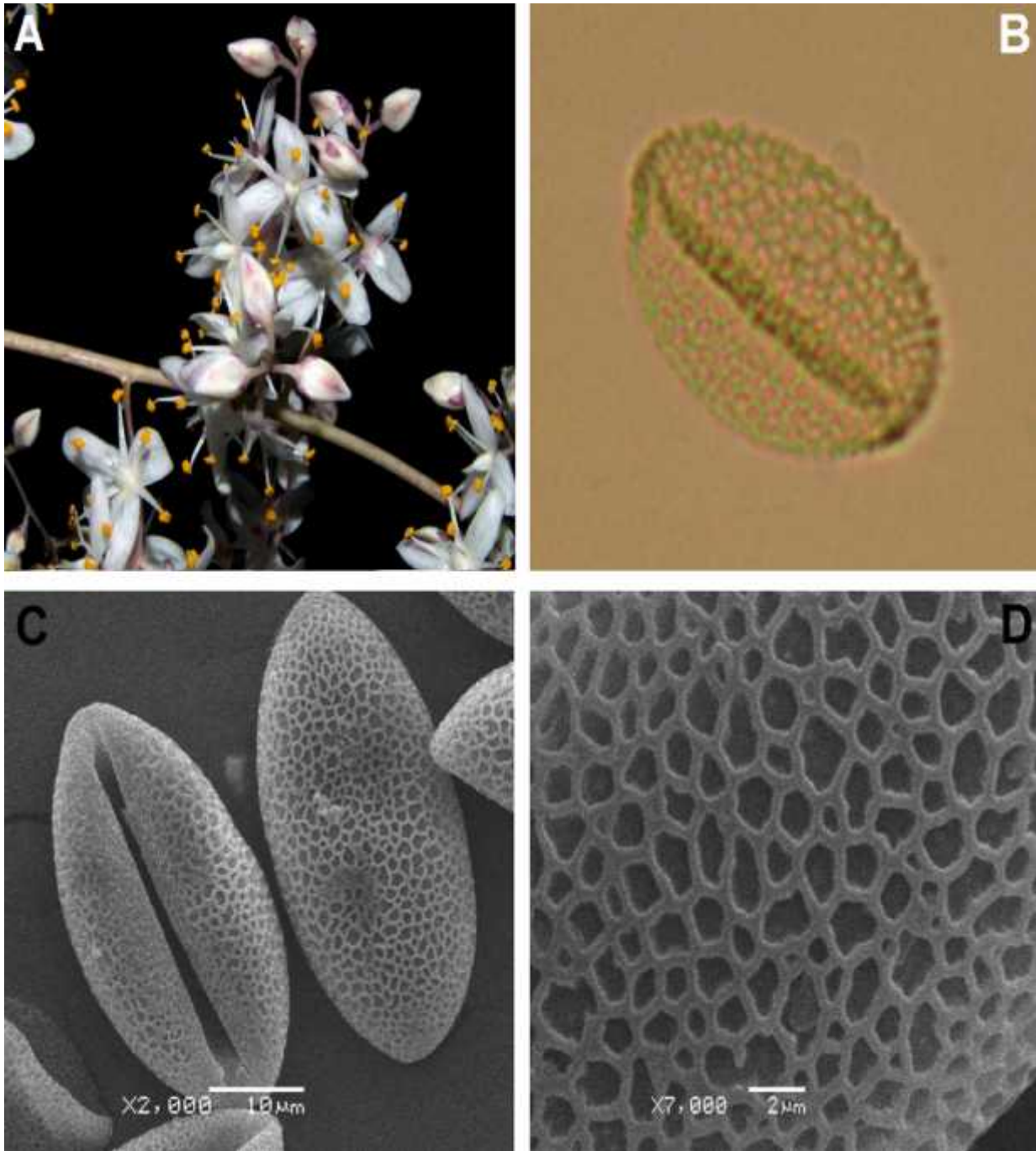


Figura 3.27. *Hechtia lundelliorum* L.B. Sm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.18. Hechtia melanocarpa L.B. Sm., Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 161: 32, t. 4, f. 8, 9. 1946.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): NA

Hierbas arrosetadas, terrestres o litofitas, inflorescencia bipinada de 70 cm de largo, glabra, flores estaminadas blancas, estambres con filamentos blancos y anteras de color blanco; flores pistiladas blancas, con un único estilo.

Distribución y ecología– Endémico del estado de Guerrero, México, crece en lugares xerofitos en paredes rocosas.

Altitud: 2152 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
										x	x	x
										x	x	x

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 37.70 μm y diámetro ecuatorial de 22.60 μm , el tamaño del sulco es de 32.75 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

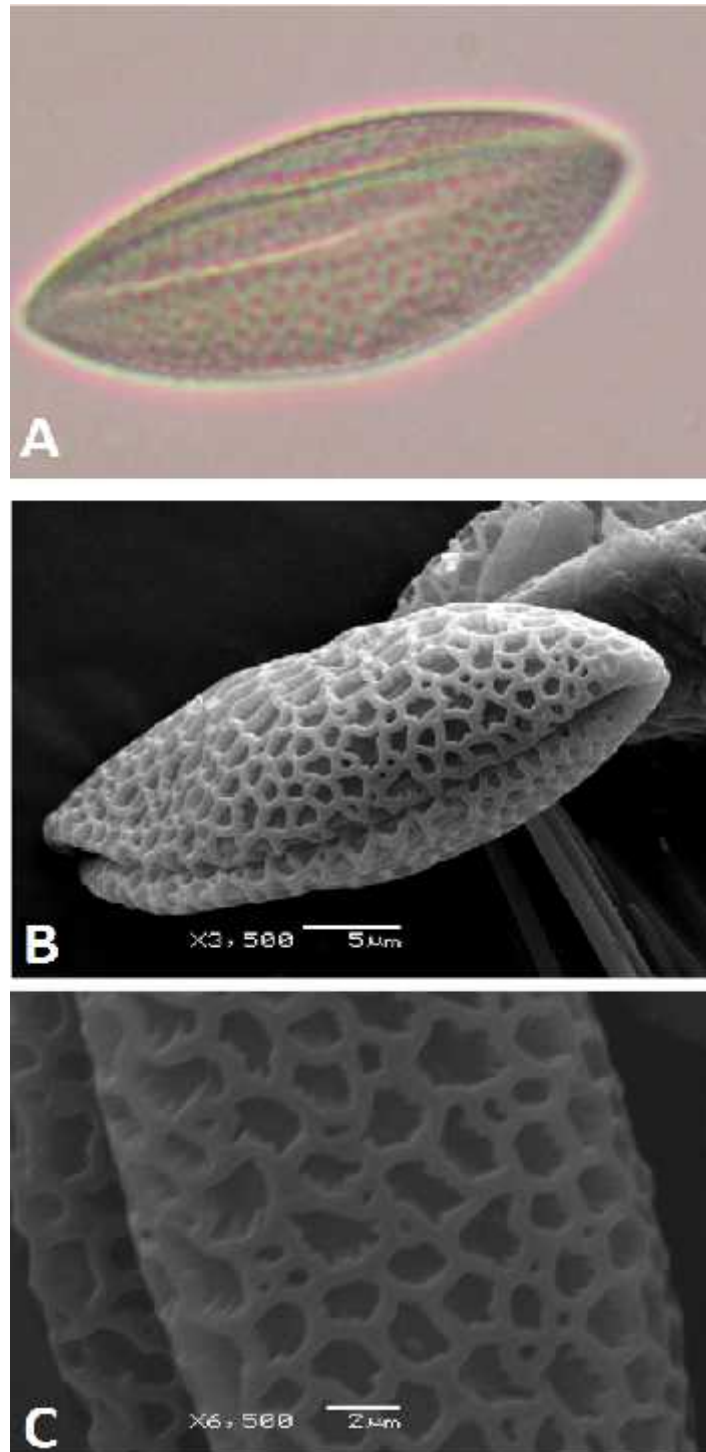


Figura 3.28. *Hechtia melanocarpa* L.B. Sm.: **A.** Granos de polen en microscopio óptico, **B.** Grano de polen en microscopio de barrido, **C.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A) Esther Herrera, (B,C) Lilia Can.

3.5.19. Hechtia meziana L.B. Sm., Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 70: 149, t. 1, f. 2, 3. 1935.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia meziana*

Hierbas arrosetadas, terrestres, inflorescencia terminal bipinada, 40 a 50 cm de largo, flores estaminada de color rojo, estambres con filamentos blanco y anteras ovadas apiculado de color amarillo; flores pistiladas de color rojo, ovario glabro, estilo muy corto.

Distribución y ecología—Endémica de los estado de Oaxaca y Chiapas, crece en bancos rocosos.

Altitud: 300-1500 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		x	x	x	x	x						
			x	x	x	x	x					

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 37.51 μm y diámetro ecuatorial de 22.65 μm , el tamaño del sulco es de 30.39 μm de largo.

MEB: Forma de grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón faveolado, la forma del sulco es disulcado.

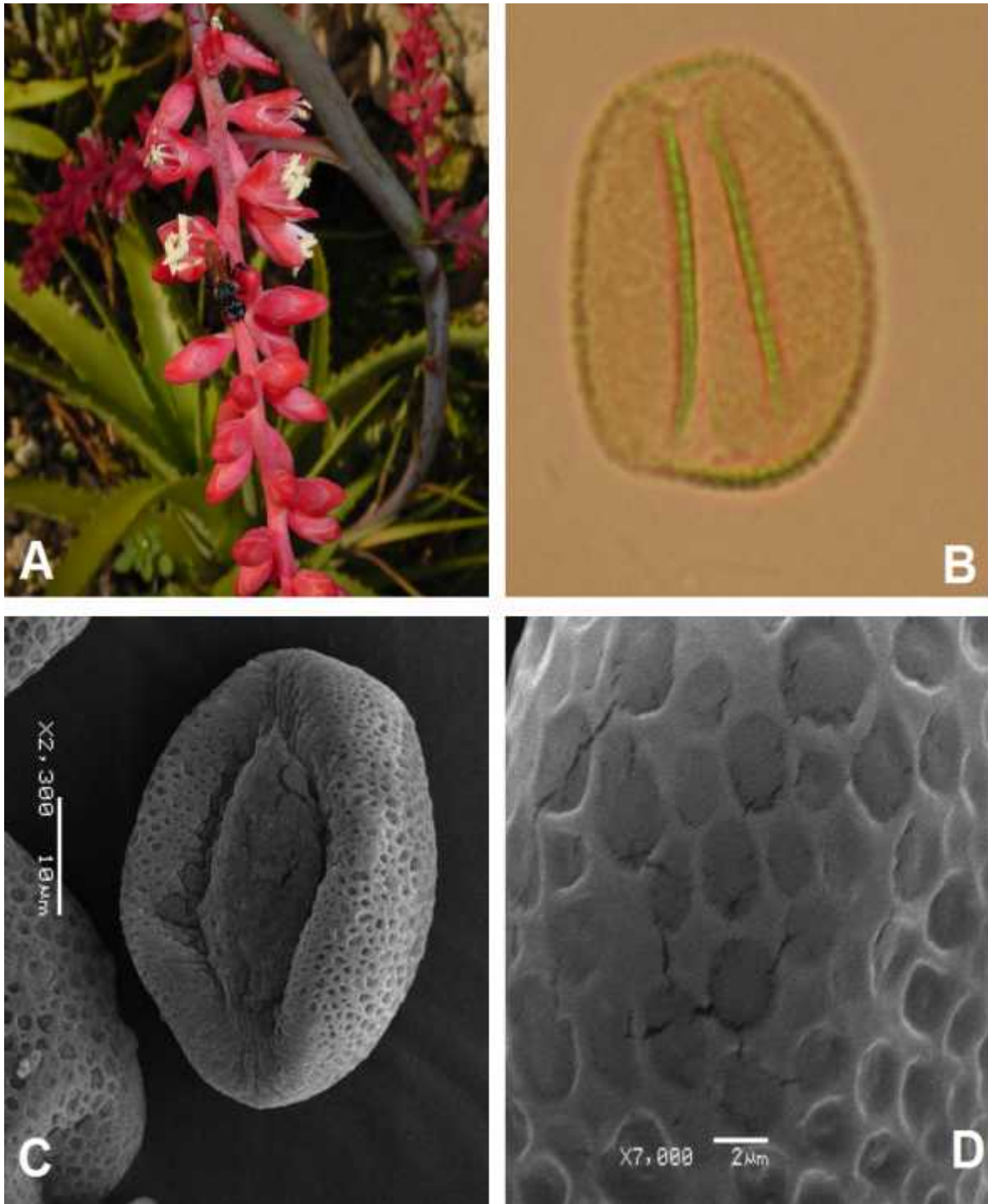


Figura 3.29. *Hechtia meziana* L.B. Sm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.20. Hechtia michoacana Burt-Utley, Utley & García-Mend., Phytoneuron 2011–59: 5–7, f. 2, table 1. 2011.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencias terminal, por lo general se producen en grupos de individuos; flores estaminadas, de color blanco a crema con 6 estambres; flores pitiladas de mismo color que las estaminadas, con ovario supero.

Distribución y ecología—Endemica del estado de Michoacan, crece en rocas kársticas o laderas rocosas en plena luz del sol con la vegetación de arbustos espinosos o adyacentes a bosques tropicales de hoja caduca.

Altitud: 300-1400 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							x	x	x			
								x	x	x		

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar 34.51 μm y diámetro ecuatorial de 21.77 μm , el tamaño del sulco es de 26.58 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

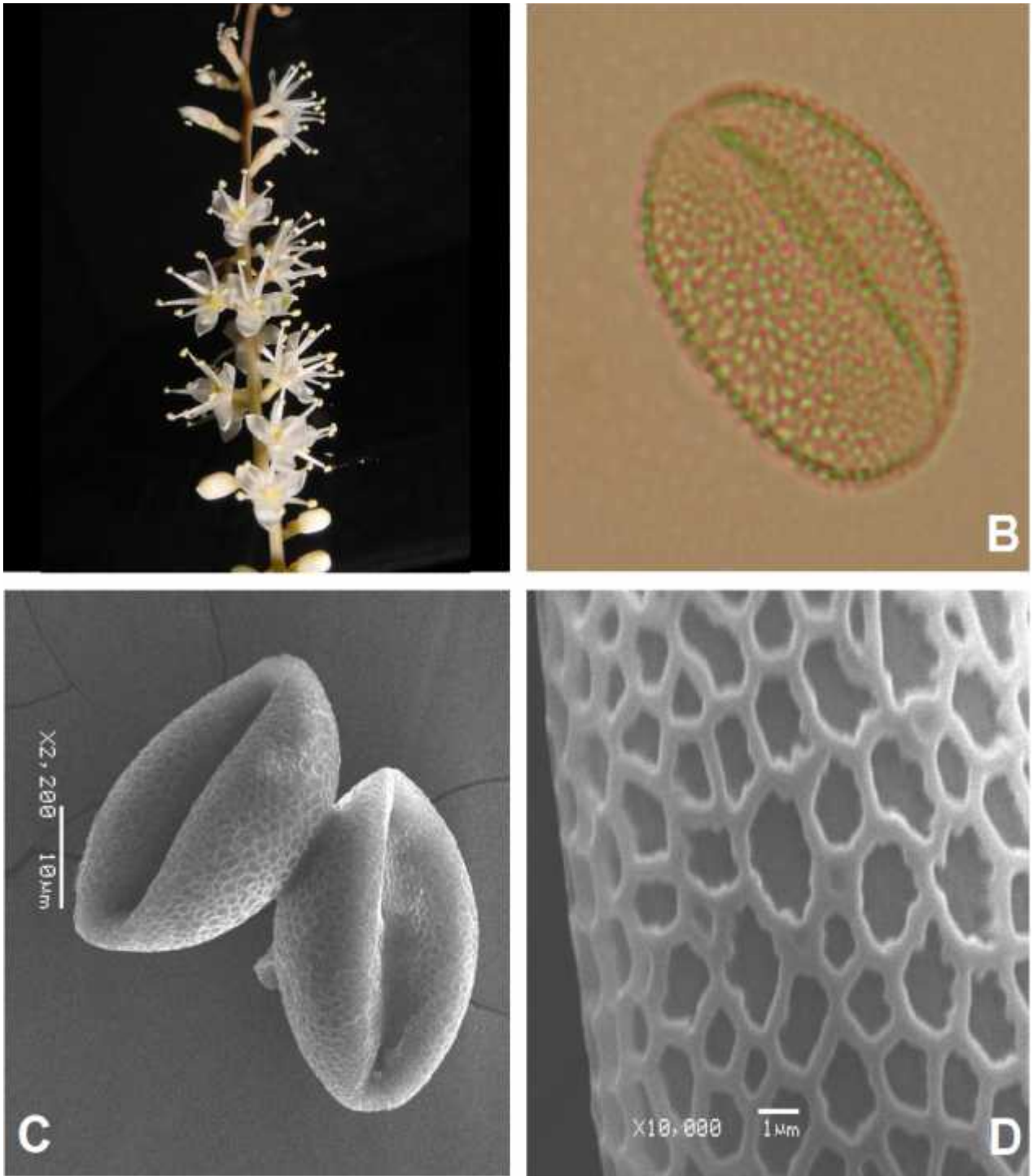


Figura 3.30. *Hechtia michoacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido. **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.21. Hechtia montana Brand., Erythea 7: 9. 1899.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): NA

Plantas con inflorescencia bipinadas, flores estaminadas pediceladas de 2-3 mm de largo, color amarillo pálido, con estambres con filamento blanco, anteras amarillas, flores pistiladas pediceladas, 3 mm de largo, color amarillo; ovario ínfero de 1 mm de largo.

Distribución y ecología—Endémica de los estados de Baja California y Sinaloa, crece en zonas saxícolas.

Altitud: 300-720 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
										x	x	x
										x	x	x

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 40.74 μm y diámetro ecuatorial 24.34 μm , el tamaño del sulco es de 32.61 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

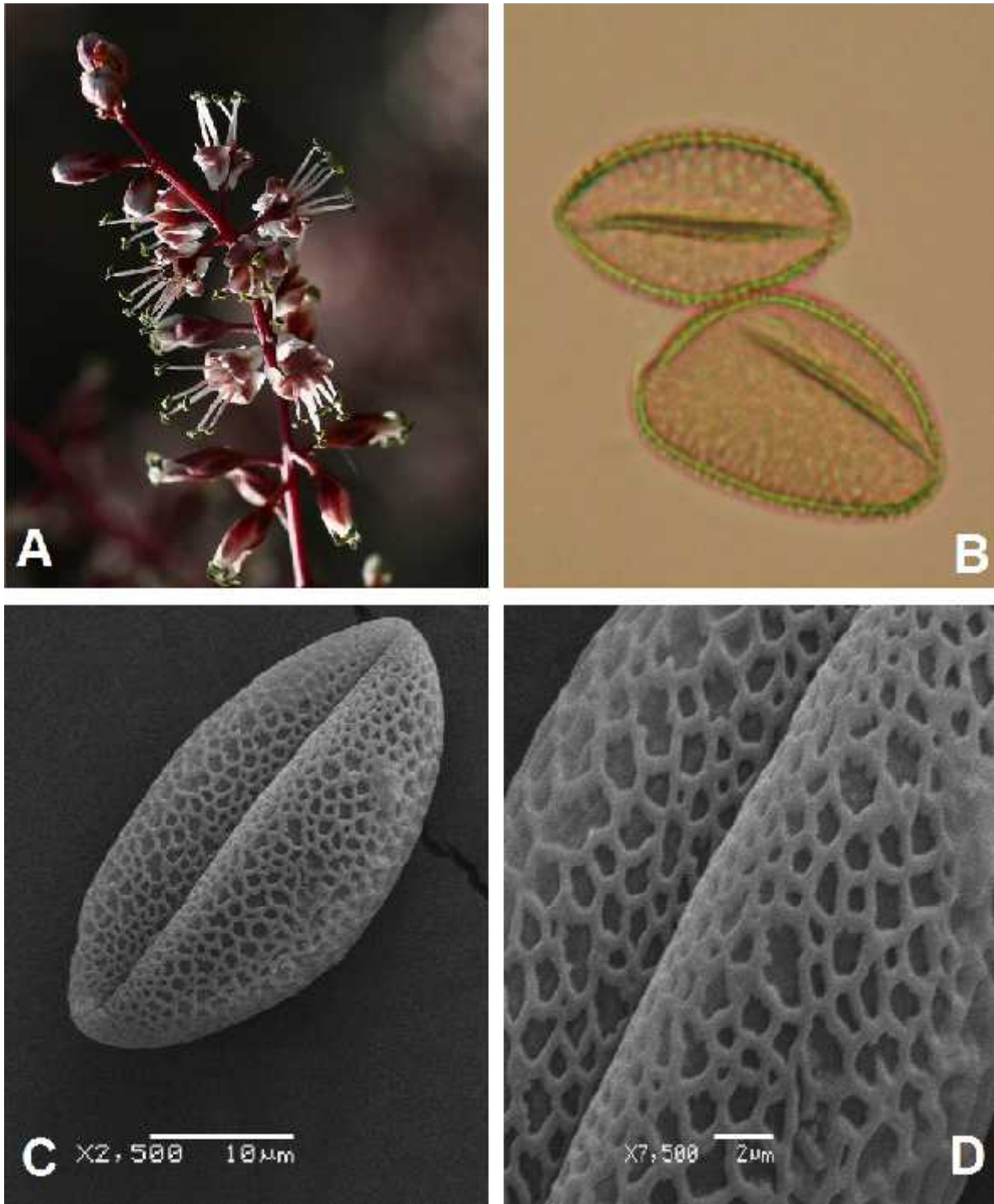


Figura 3.31. *Hechtia montana* Brand: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido. **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: www.flickr.com (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.22. Hechtia myriantha Mez, Bot. Jahrb. Syst. 30(Beibl. 67): 6. 1901.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia glomerata*

Plantas con inflorescencia lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas de 1.5–3.5 m de alto, 2–3 dividida, erectas. Flores polísticas, de color blanco con estambres más largo que los pétalos en antesis y adnados a estos en la base, 4.4–5 mm de largo. Anteras globosas, 1.66 ± 0.23 1.3–2 mm de largo, 0.5–0.7 mm de ancho, amarillas, dorsifijas.

Distribución y ecología– Es endémica del estado de Veracruz, crece en la selva baja caducifolia, matorral en cañada y taludes rocosos a la orilla del mar.

Altitud: 0–900 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
	x	x	x	x	x	x						
			x	x	x	x	x	x	x	x	x	

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar $36.64 \mu\text{m}$ y diámetro ecuatorial $20.50 \mu\text{m}$, el tamaño del sulco es de $34.20 \mu\text{m}$ de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocada, sulco opercular.

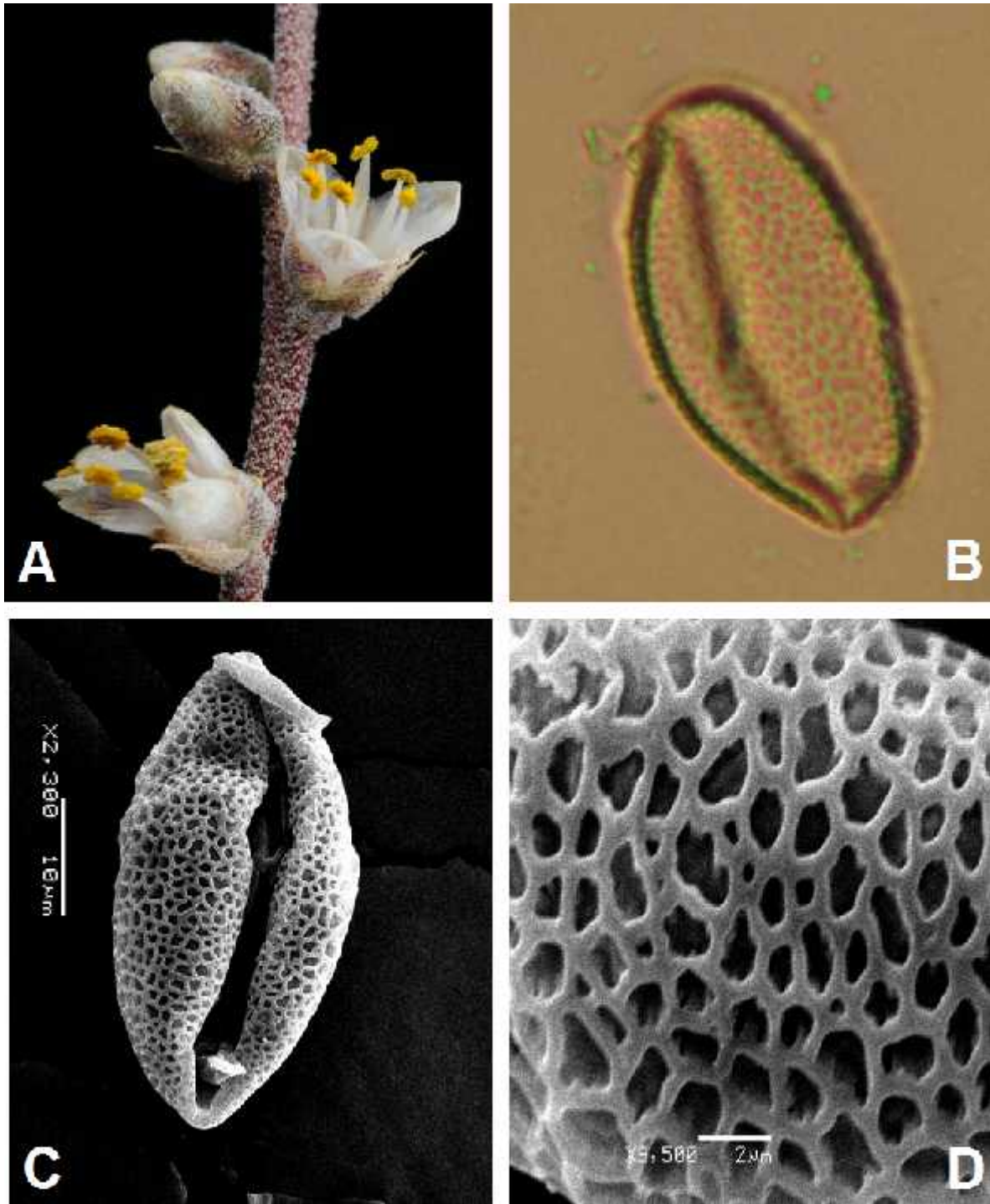


Figura 3.32. *Hechtia myriantha* Mez: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Gustavo Romero (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.23. Hechtia nivea I. Ramírez & Carnevali, Phytotaxa 178(2): 122–125, f. 3, 5A–E. 2014.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencia central, ramificada, panoja en ambos sexos, erecta, las estaminada cilíndrica, erectos, flores blancas, subsésil, erectas, 5.5-6.7 mm de largo, 2.4-3.2 mm de diámetro, estambres erecto, anteras ovoides, de 1.7-2.2 mm de largo, 0.7-1 mm de diámetro, color verde; inflorescencia pistilada, cilíndrica, flores sésiles, adpreso al raquis, 5.8-6.3 mm de largo, 3-3.3 mm de diámetro de color verde.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, crece en paredes verticales en selva baja caducifolia.

Altitud: 1700-1750 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x								
				x								

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 31.18 μm y diámetro ecuatorial de 23.29 μm , el tamaño del sulco es de 26.47 μm de largo.

MEB: Forma de grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

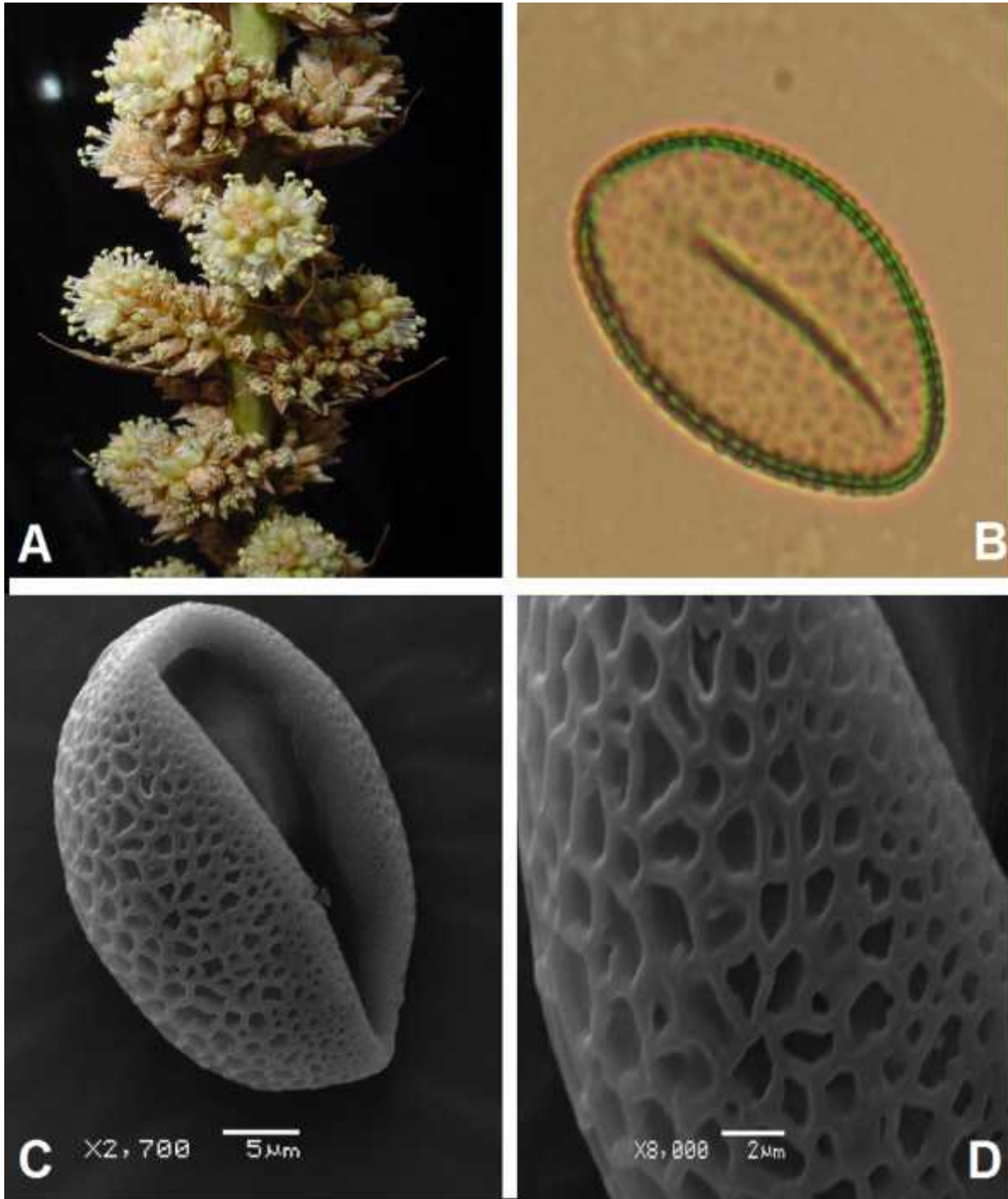


Figura 3.33. *Hechtia nivea* I. Ramírez & Carnevali: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.24. *Hechtia nuusaviorum* Espejo & López-Ferr., Acta Botánica Mexicana 78: 98–103, f. 1–3. 2007.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia cordylinioides*

Plantas con inflorescencias laterales, erectas, compuestas, paniculadas; las flores estaminadas, polísticas, divaricadas, densamente dispuestas, numerosas por espiga, actinomorfas, sésiles de color blanco, estambres subiguales, anteras amarillas; inflorescencias pistiladas, de 0.8-2 m de alto, sésiles de color blanco con puntos rosados a lo largo del nervio medio.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, México, habita sobre riscos en bosques de pino-encino con algunos elementos mesófilos.

Altitud: 1700-1900 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
										x	x	x
										x	x	x

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 49.66 μm y diámetro ecuatorial de 35.06 μm , el tamaño del sulco es de 46.20 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco simple.

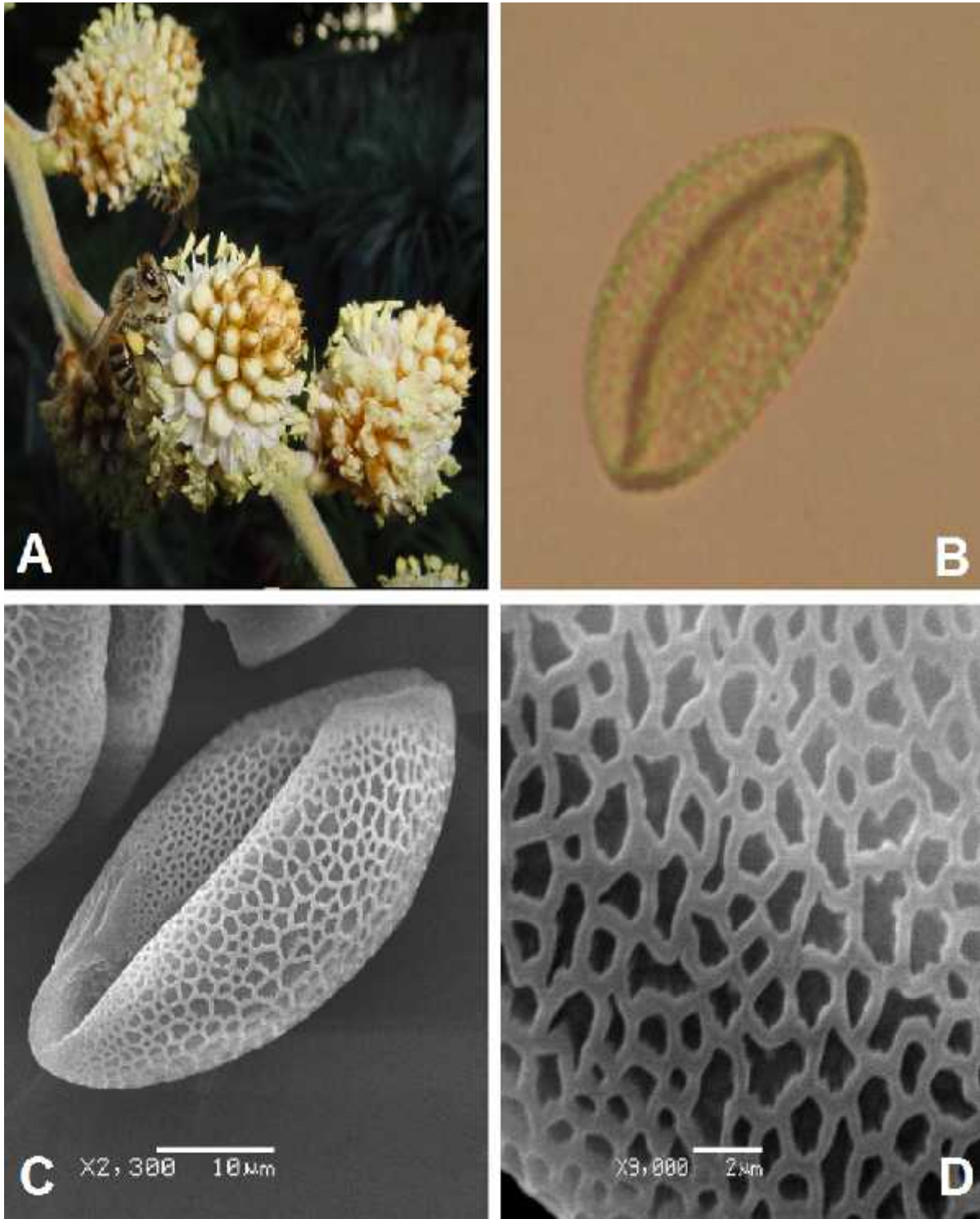


Figura 3.34. *Hechtia nuusaviorum* Espejo & López-Ferr.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.25. *Hechtia oxacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend., Phytoneuron 2011–59: 7–9, f. 3. 2011.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia cordylinioides*

Plantas con inflorescencias terminales, glabra; flores estaminadas, cartilaginosas a corácea de color blanco verdoso, con 6 estambres, anteras amarillas; flores pistiladas cartilaginosas de color blanco, ovario supero glabro.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, México, crece en las pendientes empinadas kársticas con vegetación secundaria.

Altitud: 1640-2370 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x	x		x	x				
					x	x		x	x			

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 36.91 μm y diámetro ecuatorial 22.15 μm , el tamaño del sulco es de 29.90 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

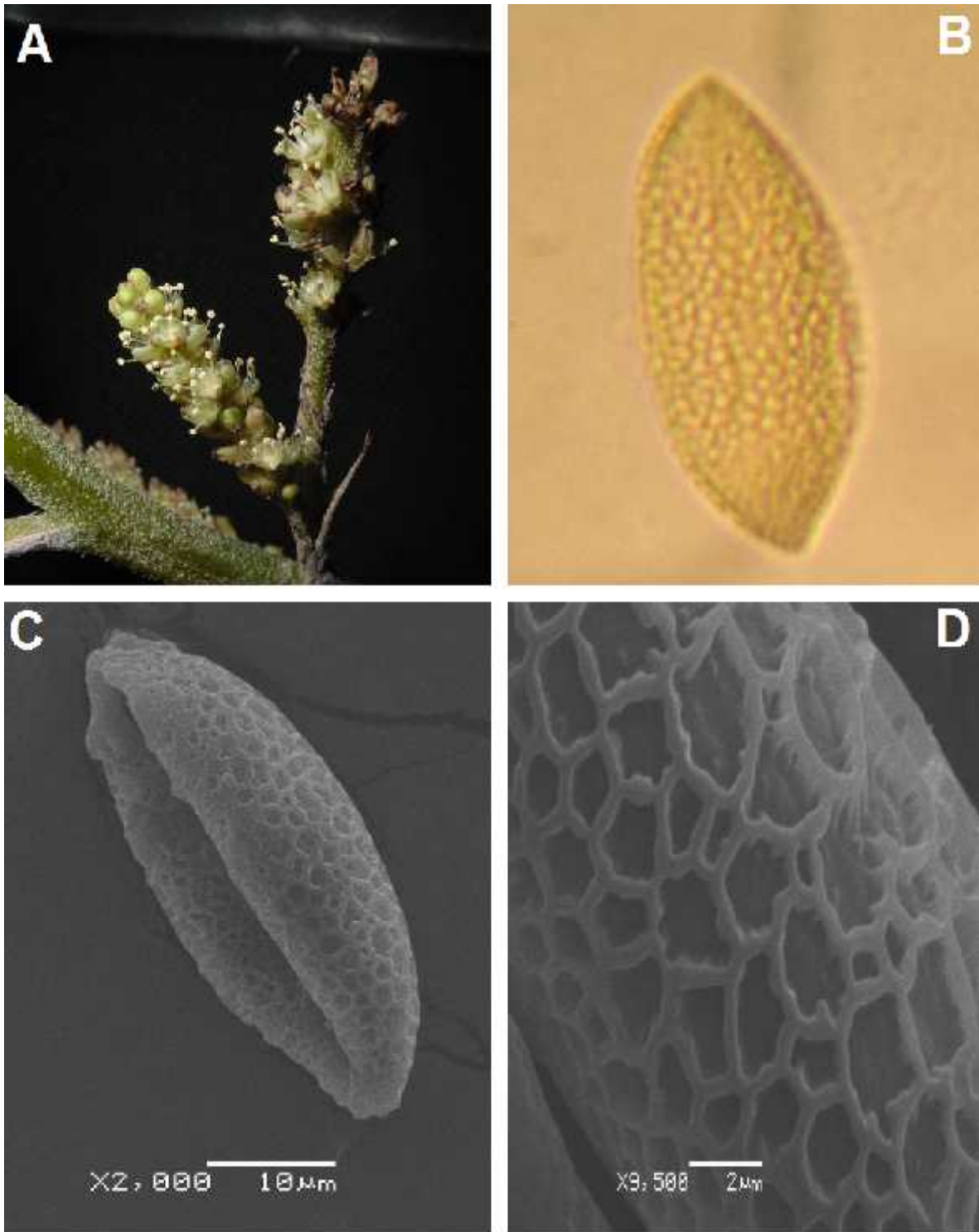


Figura 3.35. *Hechtia oaxacana* Burt-Utley, Utley & García-Mend.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.26. *Hechtia perotensis* I. Ramírez & Martínez-Correa, Acta Botánica Mexicana 78: 103–108, f. 4–5. 2007.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia podantha*

Plantas con inflorescencia terminales, erectas, compuestas, paniculadas, flores polísticas, divaricadas, laxamente dispuestas, números por espiga, actinomorfas de color verde a amarillo, estambre iguales con anteras amarillas; inflorescencia pistilada de ca. 1.6 m de alto, flores polísticas, densamente dispuestas, actinomorfas, pediceladas.

Distribución y ecología– Es endémico del estado de Puebla, México, crece en matorrales xerófilos.

Altitud: 2400-2500 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
						x	x	x				
						x	x	x				

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 39.74 μm y diámetro ecuatorial 28.24 μm , el tamaño del sulco es de 36.49 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco opercular.

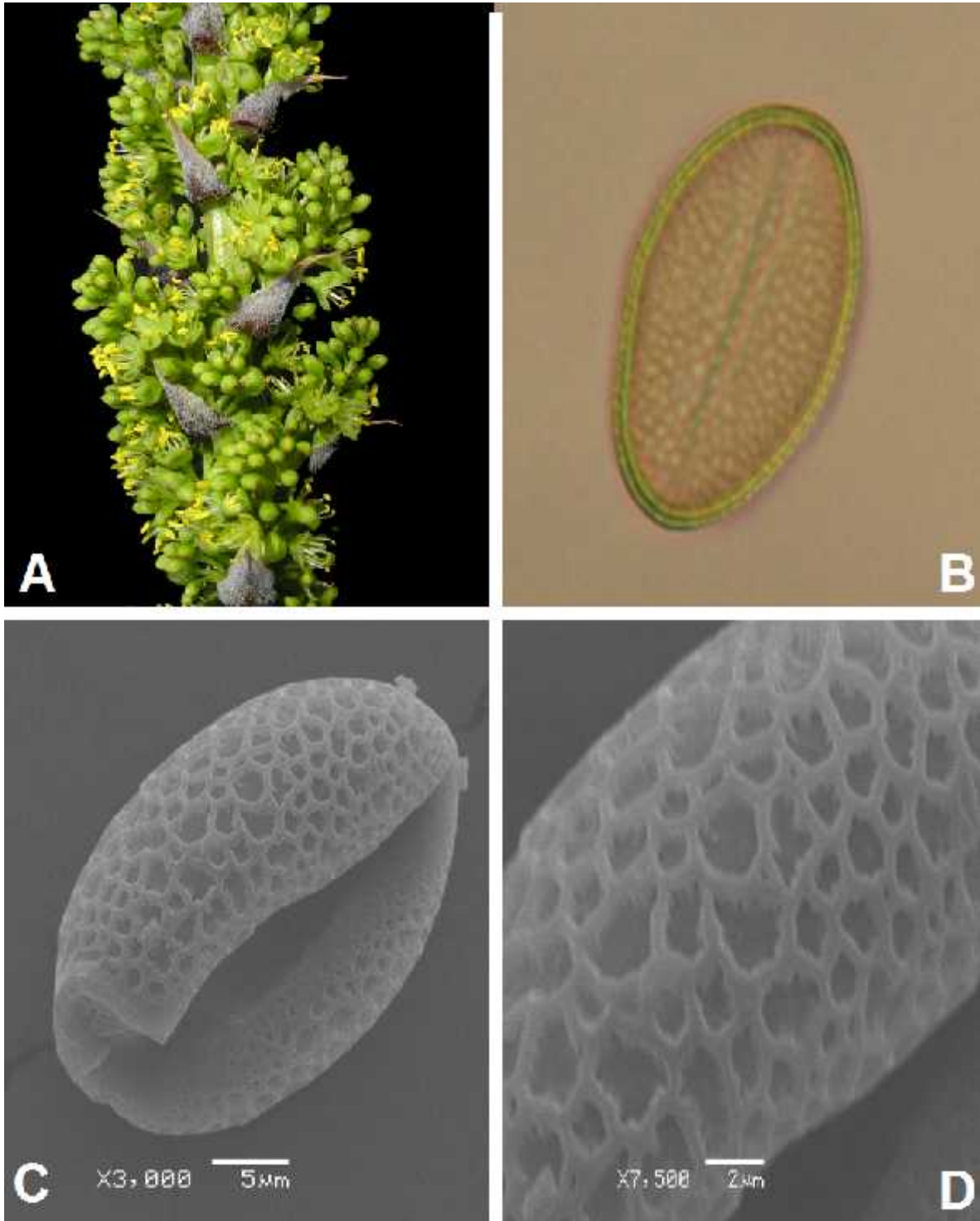


Figura 3.36. *Hechtia perotensis* I. Ramírez & Martínez-Correa: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.27. Hechtia podantha Mez, Monographiae Phanerogamarum 9: 549–550. 1896.


Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia podantha*

Planta con inflorescencia terminal, erecta, dos veces dividida, la inflorescencia masculina con flores actinomorfas, color verde, estambres iguales, más largos que los pétalos, filamentos de 1.3-4.2 mm de largo, triangulares, anteras amarillas, oblongas de 0.7–2 mm de largo; inflorescencia femenina con flores de color verde, actinomorfas, numerosas por rama, ovario ovoide, de 3.8-7 mm de largo, de 1.2–2.4 mm de diámetro.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Aguascalientes, México, habita en zonas con material xerofito.

Altitud: 1359 a 2644 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					x	x	x	x				
						x	x					

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 41.06 μm y diámetro ecuatorial 21.49 μm , el tamaño del sulco es de 31.62 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

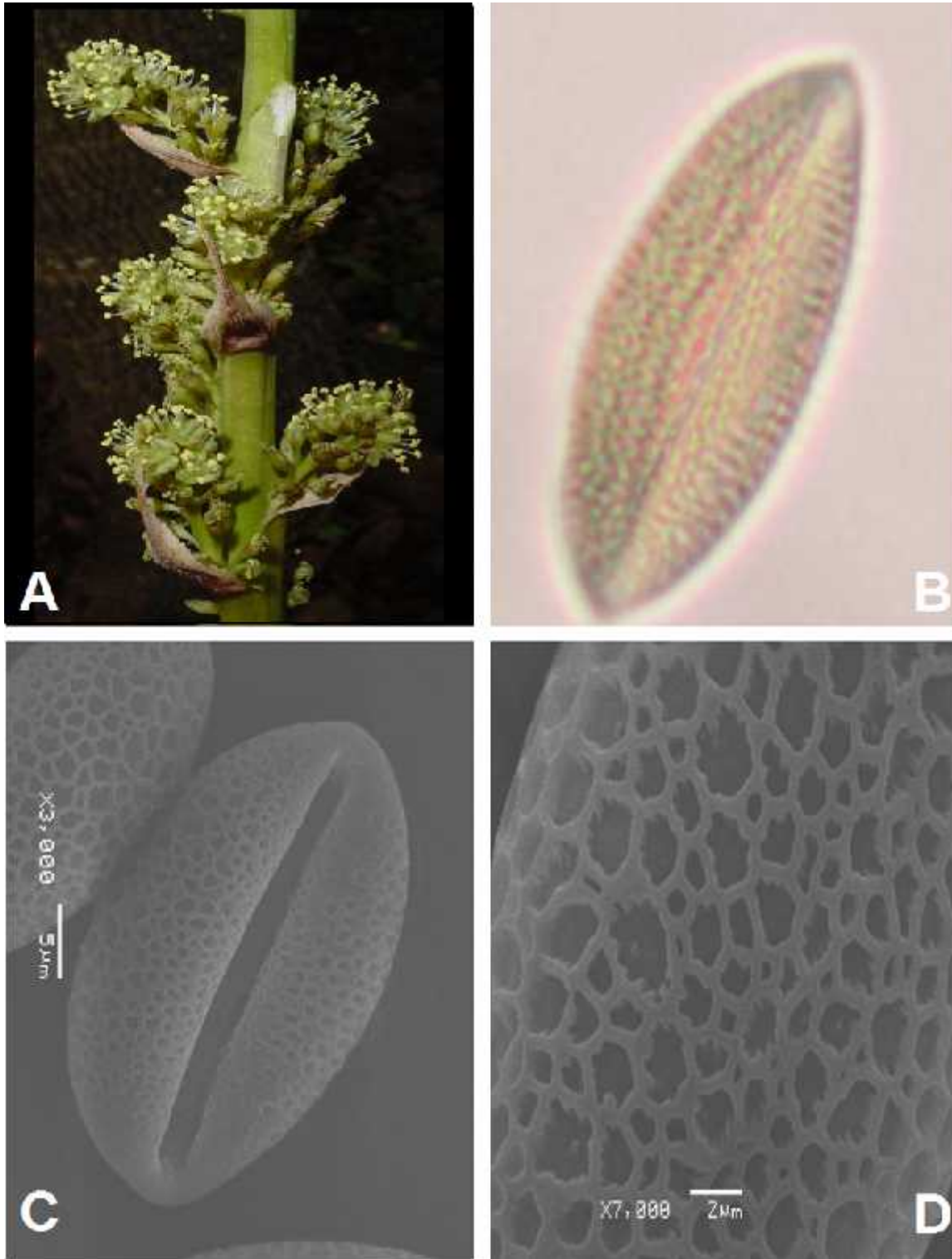


Figura 3.37. *Hechtia podantha* Mez: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.28. Hechtia pringlei B.L. Rob. & Greenm., American Journal of Science, and Arts, ser. 3, 50: 167. 1895.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia pringlei*

Plantas con inflorescencias terminales, glabra; flores estaminadas, de color blanco, con estambres de filamentos blancos, anteras amarillo palido; flores pistiladas cartilaginosas de color blanco.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, México, crece en las pendientes empinadas kársticas con vegetación secundaria.

Altitud: 1640-2340 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							x	x	x	x		
							x	x	x	x		

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 40.35 μm y diámetro ecuatorial 23.65 μm , el tamaño del sulco es de 33.63 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

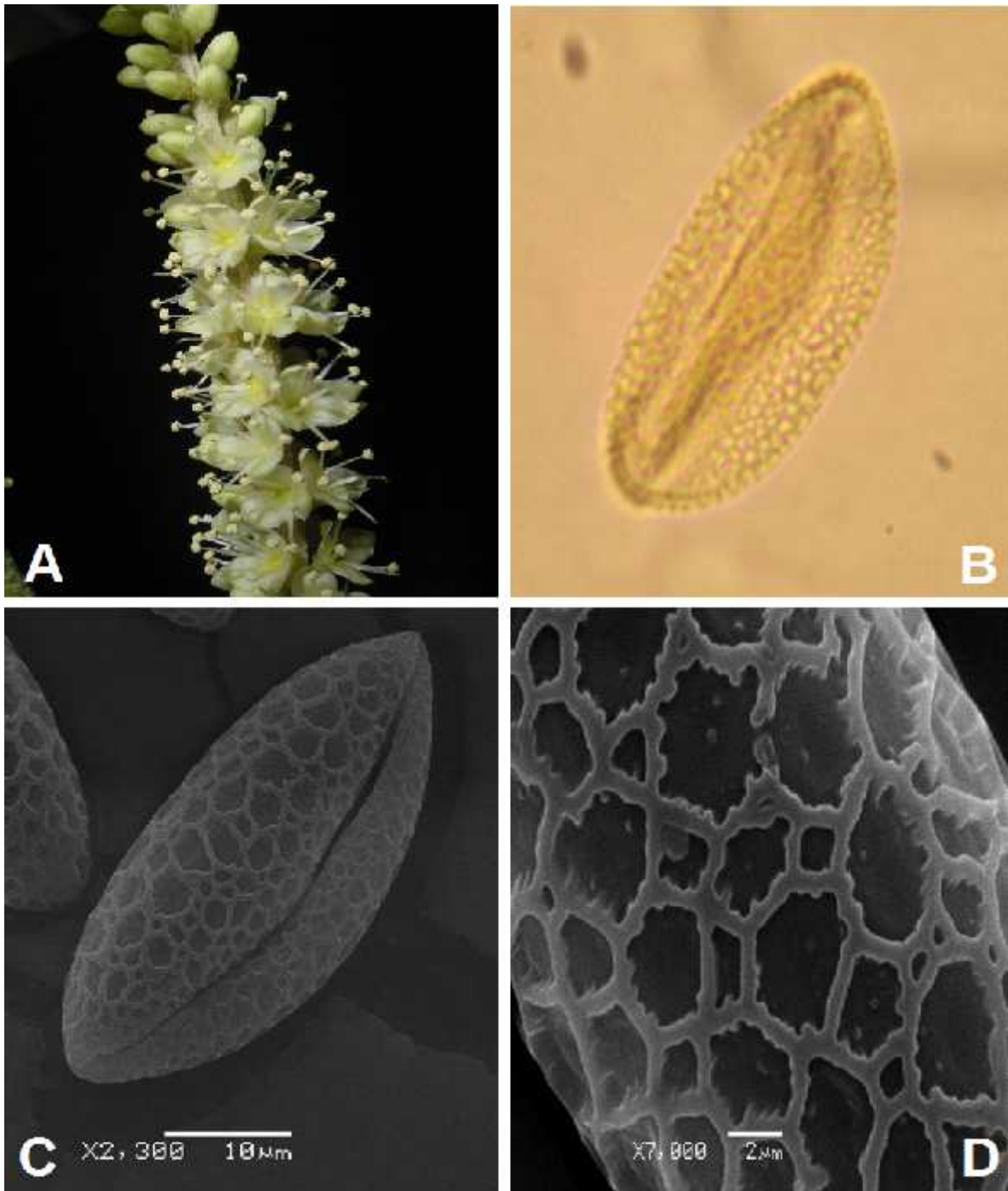


Figura 3.38. *Hechtia pringlei* B.L. Rob. & Greenm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.29. *Hechtia pumila* Burt-Utley & Utley, Systematic Botany 13(2): 279–281, f. 2. 1988.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Planta con inflorescencia, inflorescencia terminal, las estaminadas de 17- 48.5 cm de largo, flores sésiles, blancas, las pistiladas glabras, sésiles de color blanco.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Guerrero, México, habita en cerros secos con afloramientos de piedra caliza, vegetación matorral espinoso con abundante palmeras.

Altitud: 1340 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							X	X	X	X	X	
								X	X	X	X	X

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 53.09 μm y diámetro ecuatorial 37.58 μm , el tamaño del sulco es de 47.36 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

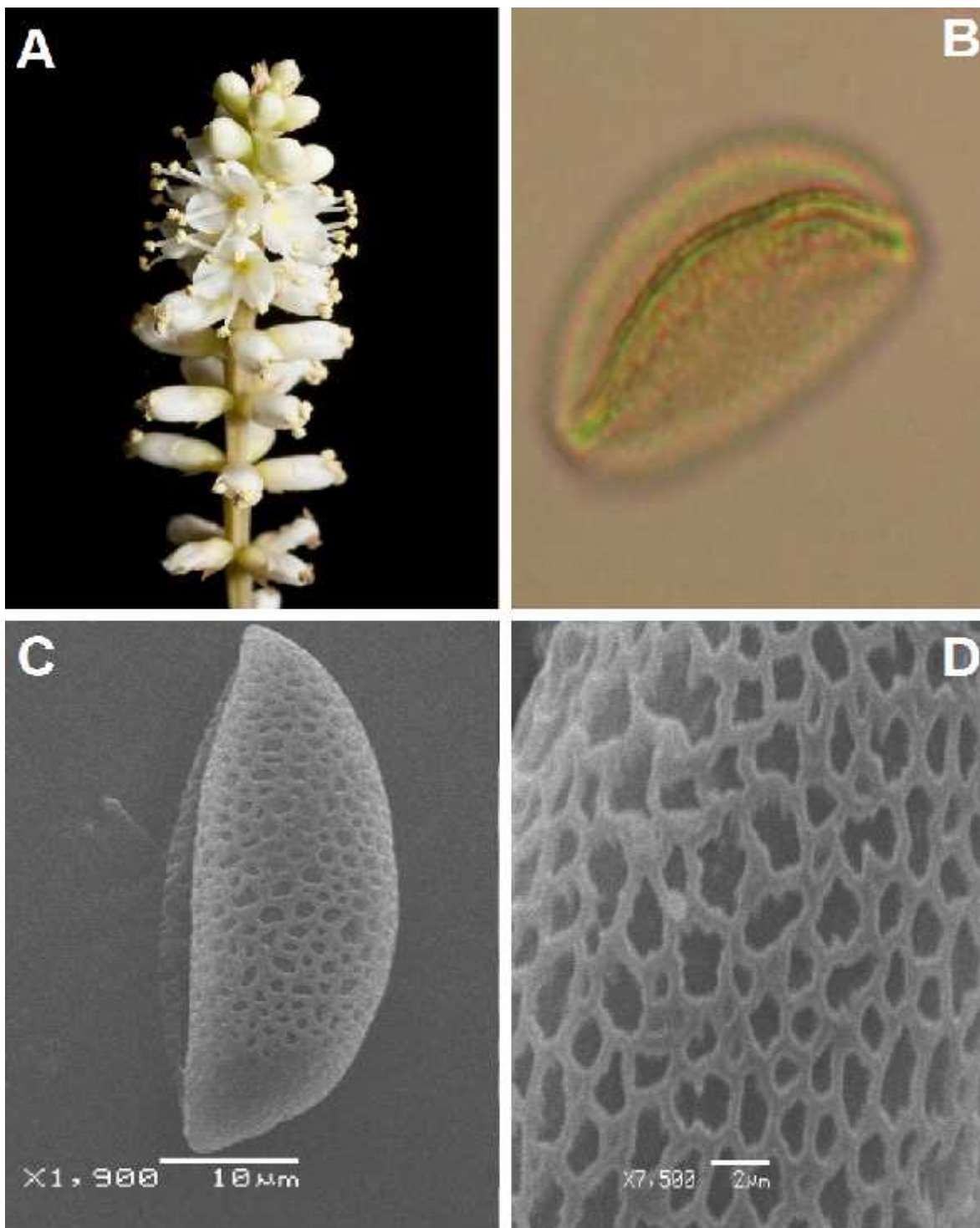


Figura 3.39. *Hechtia pumila* Burt-Utley & Utley: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.30. Hechtia purpusii Brandegee, University of California Publications in Botany 7: 325. 1920.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia tilladsioides*

Plantas con Inflorescencias terminales, erectas a péndulas, compuestas, paniculadas; las estaminadas con flores de color blanco, polísticas, densa a laxamente dispuestas, estambres iguales, más cortos que los sépalos, los filamentos blancos, lineares, de 2.5-3 mm de largo, las anteras amarillas, oblongas, de ca. 1 mm de largo; las pistiladas con flores de color blanco a blanco rosado, polísticas.

Distribución y ecología—En endémica del estado de Veracruz, México, habita en selva baja caducifolia.

Altitud: 30-1200 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
						x						
							x					

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 33.60 μm y diámetro ecuatorial 22.70 μm , el tamaño del sulco es de 26.77 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

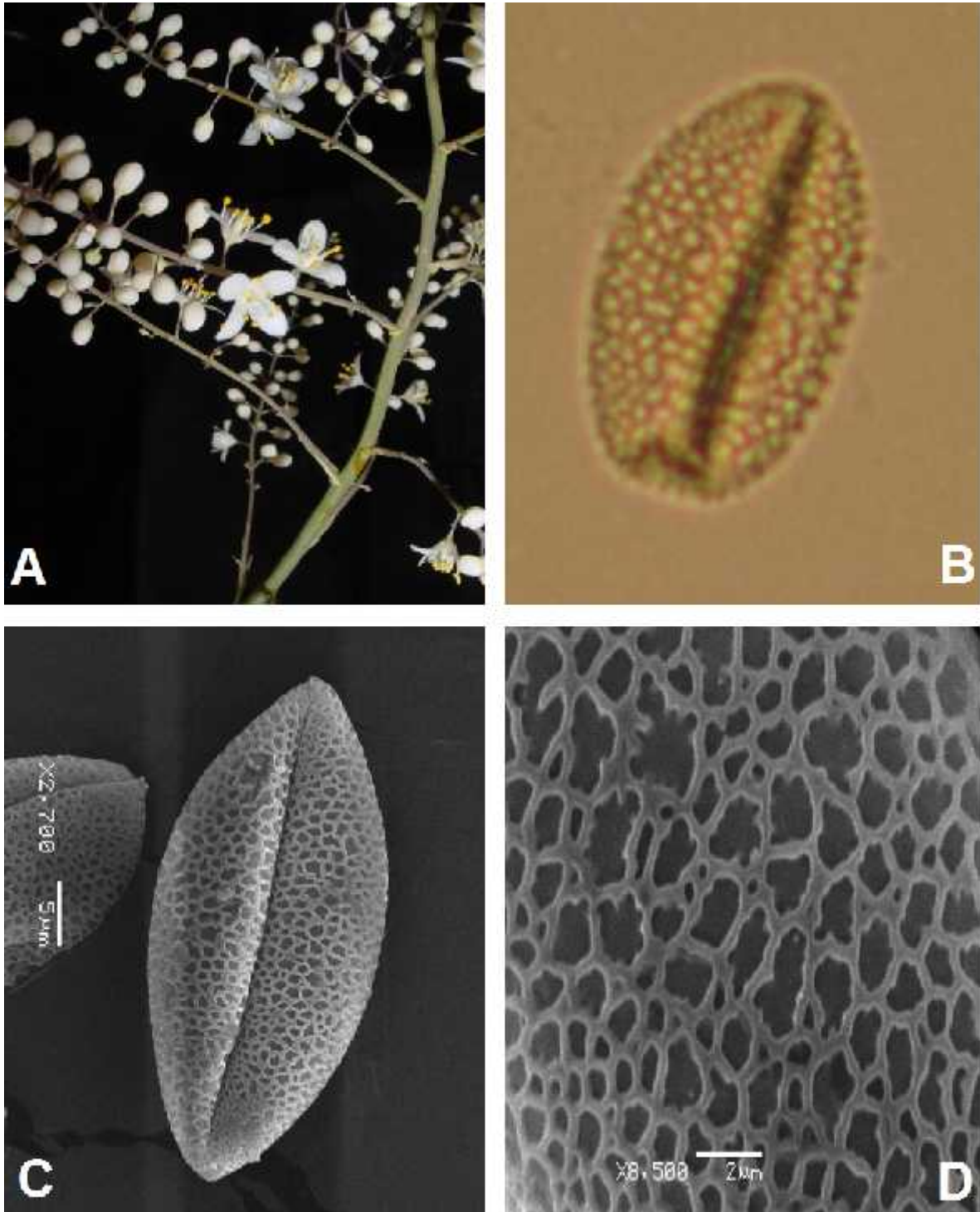


Figura 3.40. *Hechtia purpusii* Brandege: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.31. *Hechtia rosea* E. Morren ex Baker, Handbook of the Bromeliaceae 140. 1889.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia meiziana*

Hierbas arrosetadas, terrestres; con inflorescencia terminal, flores estaminadas de color rojo, subsésiles alrededor de 1cm de largo, estambres con apenas exertos, filamentos blancos, anteras de color amarillo pálido, flores pistiladas, de color rojo.

Distribución y ecología—Endémica de los estados de Veracruz y Oaxaca, crece en vegetación xerofita.

Altitud: 100 -1500 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
										x	x	x
										x	x	x

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar 41.80 μm y diámetro ecuatorial de 28.78 μm , el tamaño del sulco es de 37.18 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina es psilada, sulco simple.

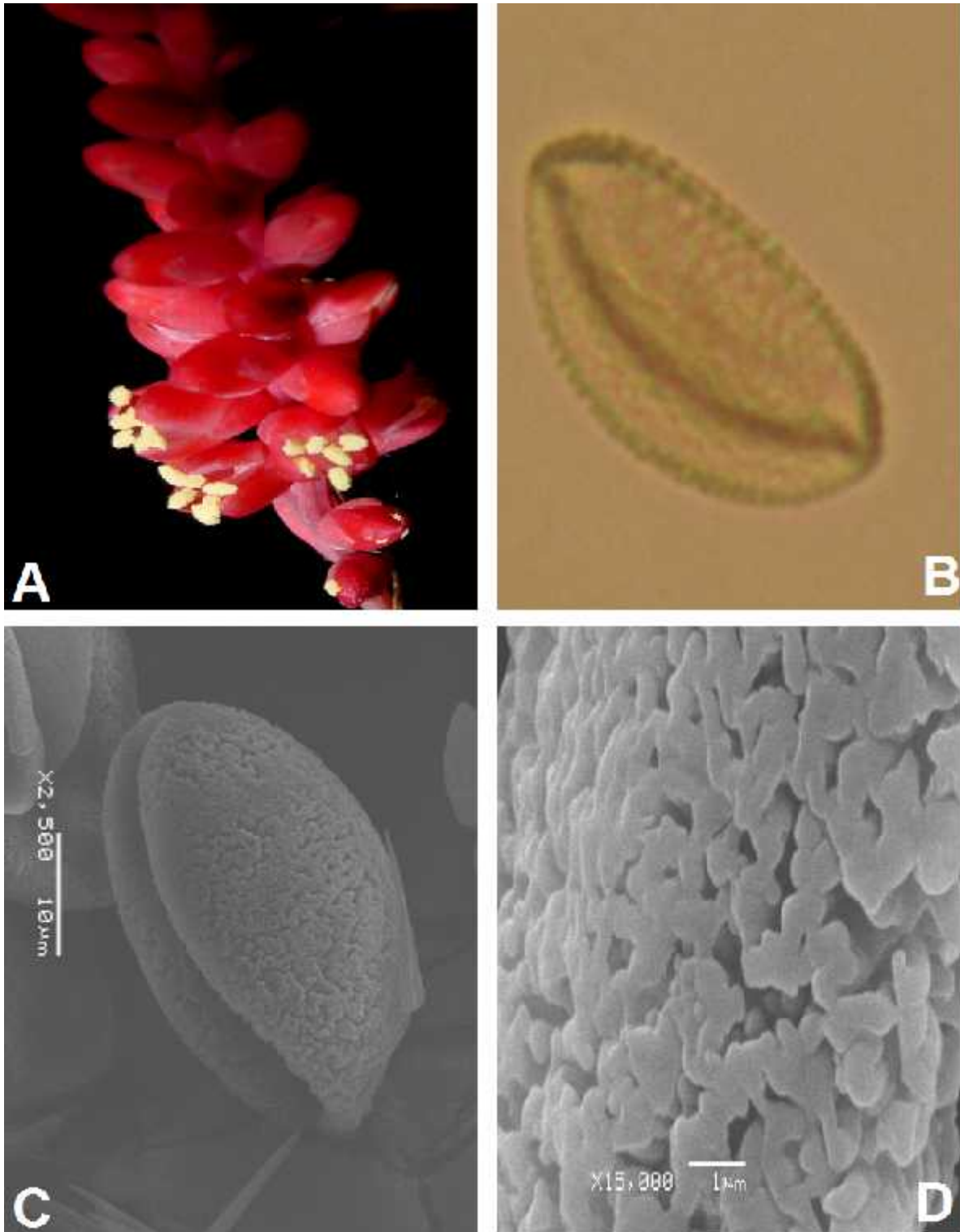


Figura 3.41. *Hechtia rosea* E. Morren ex Baker: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.32. *Hechtia rubicunda* López-Ferr. & Espejo, Acta Botánica Mexicana 107: 154–161, f. 1–5. 2014.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencias terminales, erectas a arqueadas, paniculadas flores estaminadas de color blanco, polísticas, estambres subiguales, los filamentos blancos, lineares, de 3-3.2 mm de largo, las anteras amarillas, oblongas, de ca. 1.5 mm de largo; flores pistiladas, polísticas, reflejas en la antesis, numerosas por rama, verdes con el ápice rosado.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Oaxaca, crece en riscos y taludes de rocas ígneas formando extensas colonias de muchos individuos aislados.

Altitud: 500-850 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x	x							
					x	x						

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 29.99 μm y diámetro ecuatorial de 22.22 μm , el tamaño del sulco es de 24.81 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco opercular.

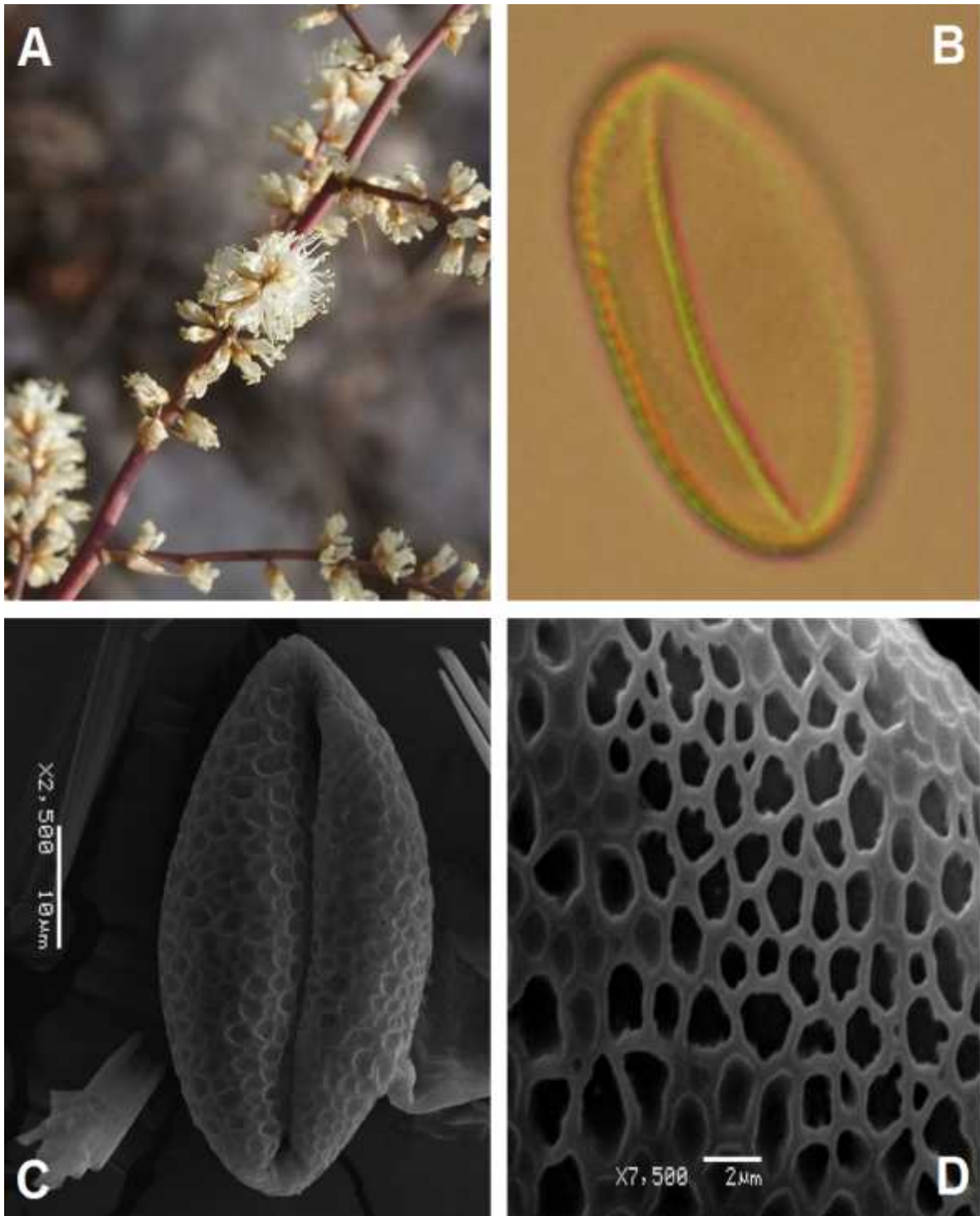


Figura 3.42. *Hechtia rubicunda* López-Ferr. & Espejo: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.33. *Hechtia schottii* Baker, *Biologia Centrali-Americana; Botany* 3(17): 318. 1884.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia glomerata*

Esta especie terrestre, de inflorescencias con flores unisexuales, sésiles, fragantes de 5.5–8.3mm de largo, ca. 6mm de ancho, flores de color blanco, femeninas con ovarios café rojizo y flores estaminadas con anteras verdes.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Yucatán, habita en selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia, en suelos poco profundos o directamente sobre la roca caliza.

Altitud: 30-262 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		x						x	x			
			x								x	

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 41.99 μm y diámetro ecuatorial de 23.58 μm , el tamaño del sulco es de 33.33 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco opercular.

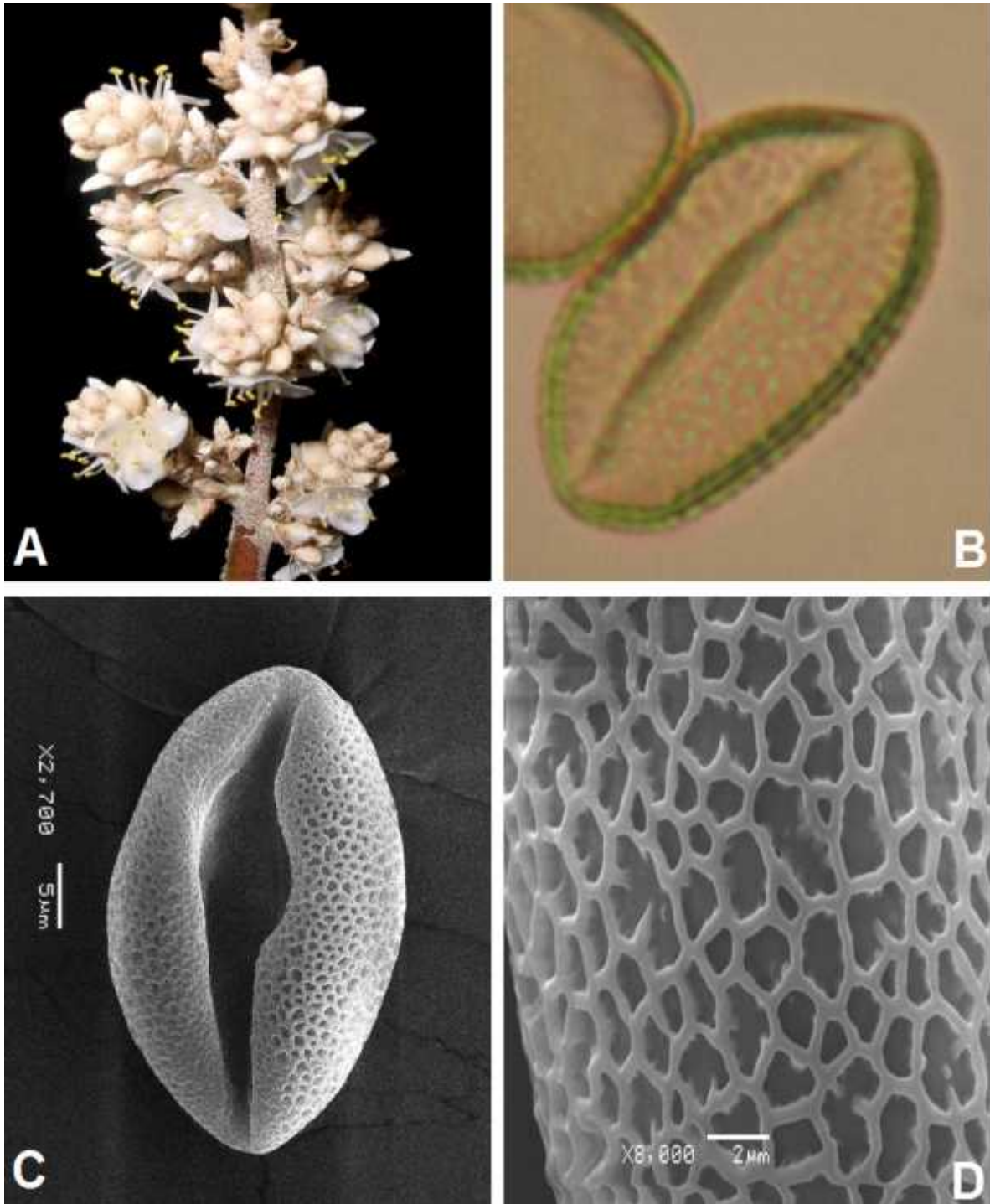


Figura 3.43. *Hechtia schottii* Baker: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.34. Hechtia stenopetala Klotzsch, Allgemeine Gartenzeitung 3: 402. 1835.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencias terminales, erectas, compuestas, paniculadas; las estaminadas con flores de color blanco, polísticas, estambres con filamentos lineares, blancos, de 2-3 mm largo, las anteras verdes, oblongas, de 1.1-1.3 mm de largo; las pistiladas con flores blancas, polísticas, ovario verde, elipsoide, de 3-4 mm de largo, ca. 2 mm de diámetro, el estilo prácticamente ausente.

Distribución y ecología— Es edémica del estado de Veracruz, habita en bosque de encino; matorrales rosetófilos y selvas bajas y medianas caducifolias y subcaducifolias en pedregales basálticos.

Altitud: 100-850 msnm.

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x	x	x	x	x	x	x		
					x	x	x	x	x	x		

Morfología de polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 35.40 μm y diámetro ecuatorial de 25.21 μm , el tamaño del sulco es de 30.33 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

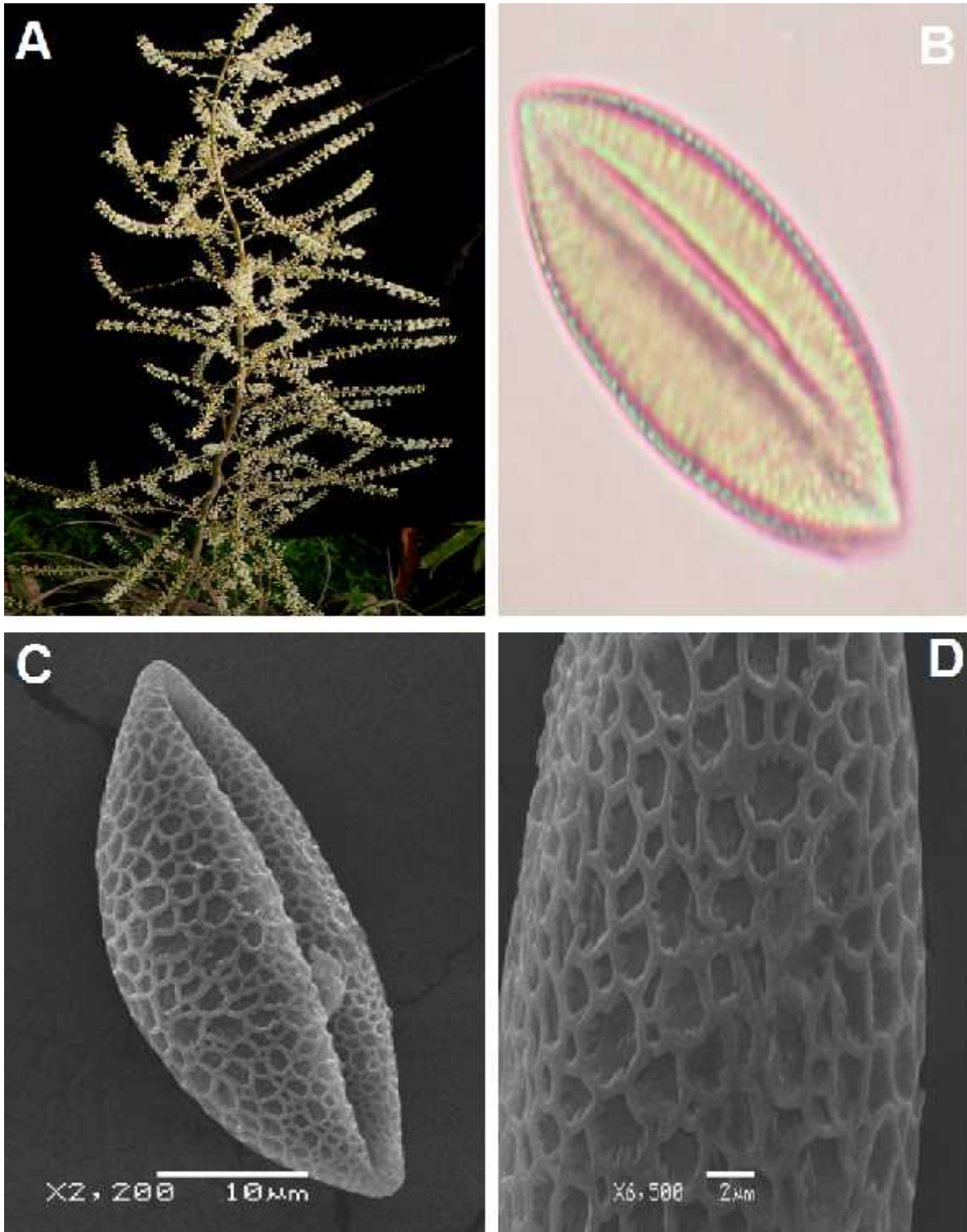


Figura 3.44. *Hechtia stenopetala* Klotzsch: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.35. *Hechtia sphaeroblasta* B.L. Rob., Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 35(16): 323. 1900.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencia, glabra, con flores estaminadas en forma de racimo muy numerosas de color blanco amarillento, estambres con filamentos blancos, anteras de color amarillo; flores pistiladas de color blanco amarillento, ovario glabro.

Distribución y ecología— Endémica del estado de Guerrero, México, crece en matorral xerofito.

Altitud: 2152 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
										x	x	x
	x										x	x

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar 39.19 μm y diámetro ecuatorial de 28.58 μm , el tamaño del sulco es de 31.77 μm de largo.

MEB: Grano de polen heteropolar, la exina presenta un patrón heterobrocada, sulco simple.

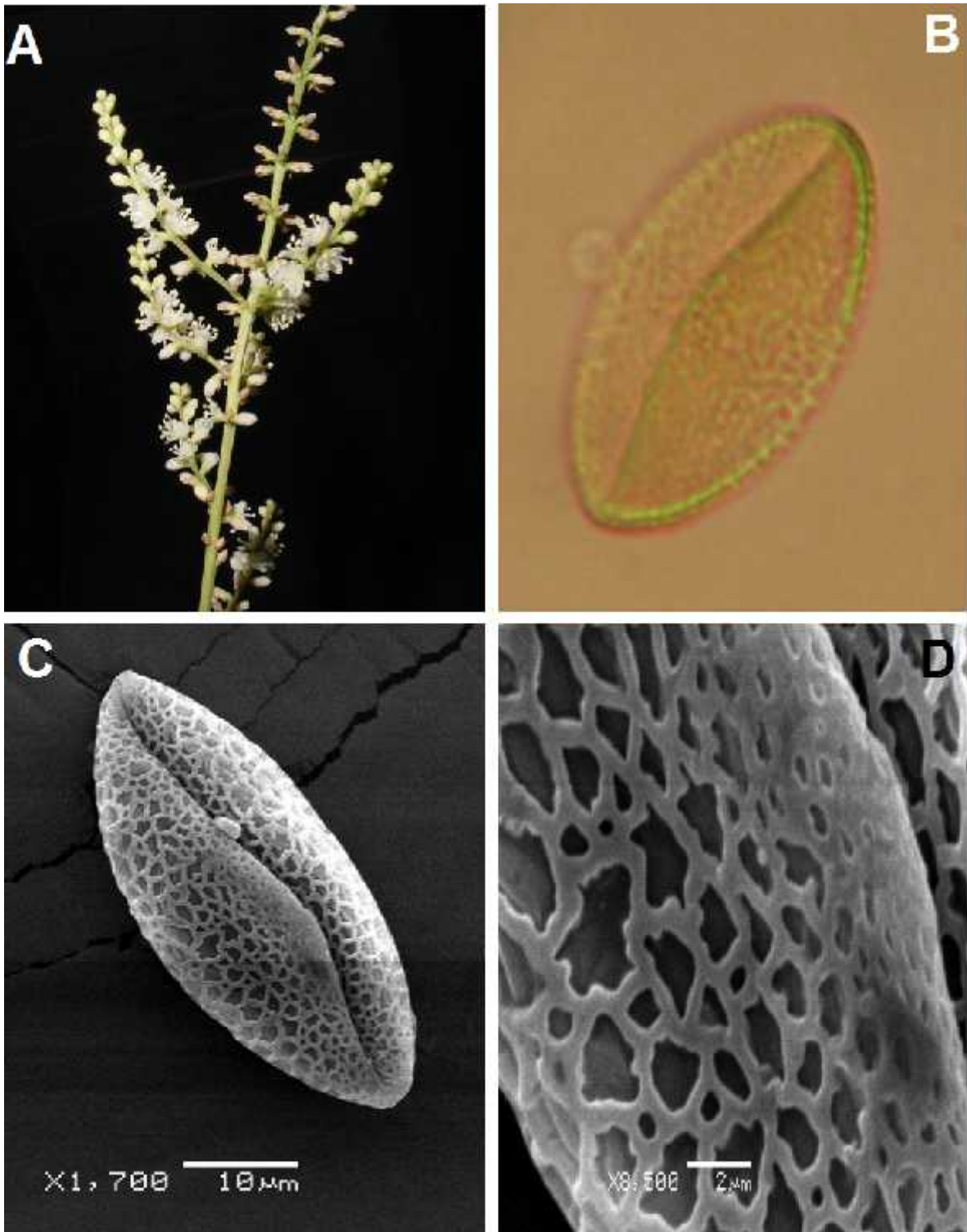


Figura 3.45. *Hechtia sphaeroblasta* B.L. Rob.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.36. *Hechtia subalata* L.B. Sm., Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 117: 15–16, t. 1, f. 29. 1937.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia podantha*

Planta con inflorescencia cilíndrica, flores estaminadas erectas de color blanco, estambres con filamentos blancos y anteras de color amarillo, flores pistiladas erectas de color blanco, estigma subsésil.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Zacatecas, crece en la selva baja caducifolia y selva baja caducifolia espinosa.

Altitud: 800-1500msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							x	x	x	x		
								x	x	x	x	

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 41.74 μm y diámetro ecuatorial de 23.93 μm , el tamaño del sulco es de 32.55 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco simple.

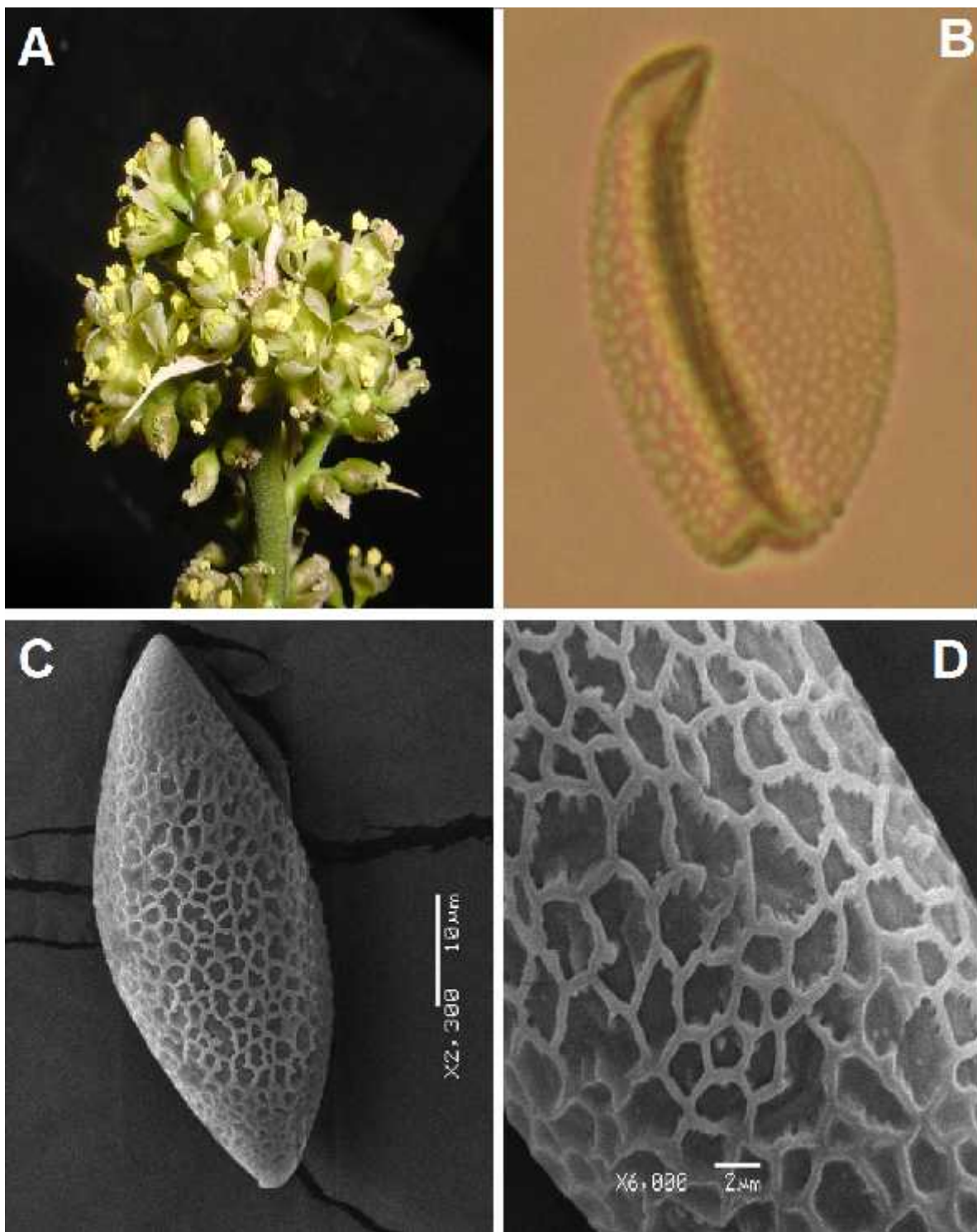


Figura 3.46. *Hechtia subalata* L.B. Sm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.37. *Hechtia texensis* S. Watson, Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 20: 374–375. 1885.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia texensis*

Plantas con inflorescencia pinnaticompuestas, escamosa; flores estaminadas casi sésiles escamosas de color blanca amarillento, estambres con filamentos blancos y anteras amarillas; flores pistiladas subsésiles, escamosas de color blanco amarillento, ovario supero.

Distribución y ecología—Endémica de Texas, crece en laderas secas de piedra caliza y roca madre.

Altitud: 600-1150 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		x	x	x	x	x						
			x	x	x	x	x					

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 49.20 μm y diámetro ecuatorial de 28.72 μm , el tamaño del sulco es de 43.63 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón reticulado, sulco simple.

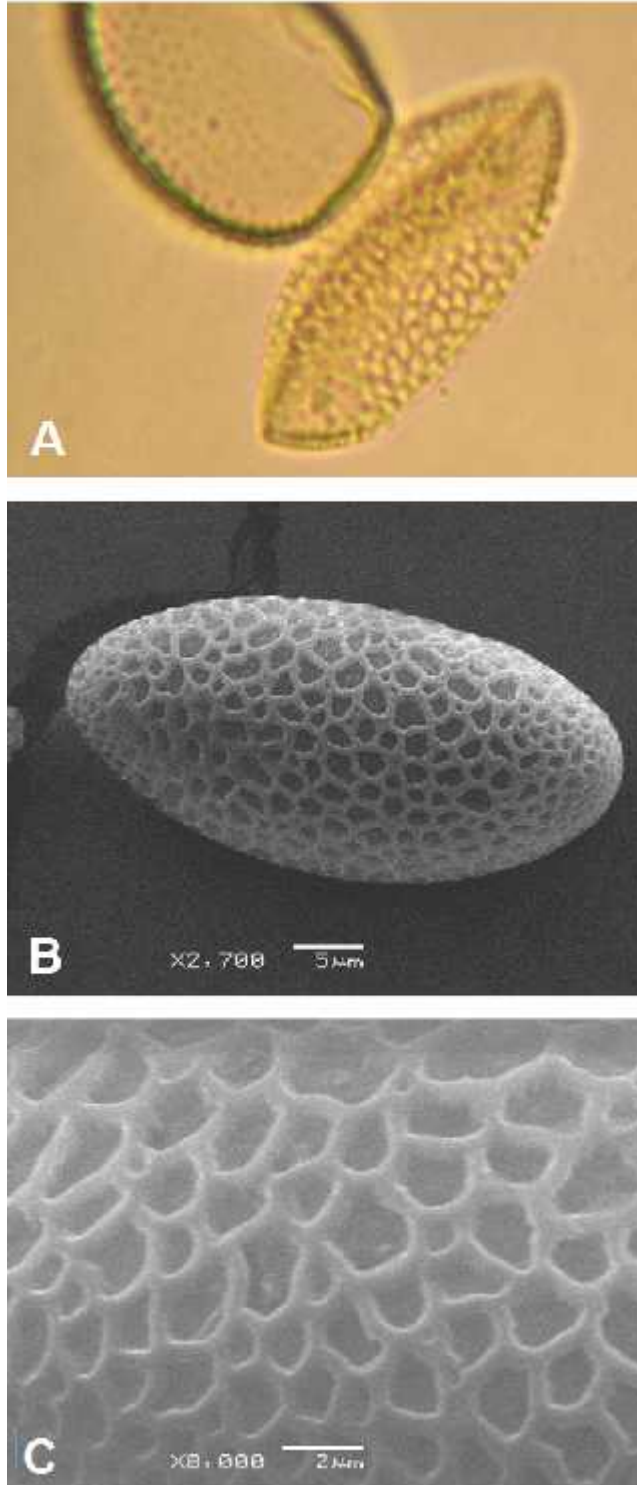


Figura 3.47. *Hechtia texensis*, S. Watson: **A.** Granos de polen en microscopio óptico, **B.** Grano de polen en microscopio de barrido, **C.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías: (A,B) Lilia Can, (C), Esther Herrera.

3.5.38. *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm., Contributions from the United States National Herbarium 29(10): 431. 1951.



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia tillandsioides*

Plantas con inflorescencia tripinada; flores estaminadas de 5 mm de largo de color morado, estambres con filamentos blancos, anteras amarillas; flores pistiladas de color morado de 5mm de largo, estilo sésil, ovario glabro y ovoide.

Distribución y ecología—Endemica de los estados de Hidalgo y Veracruz, habita en vegetación saxicola.

Altitud: 150 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
				x	x	x						
					x	x	x					

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen ovoide, monosulcado, con un diámetro polar de 32.96 μm y diámetro ecuatorial de 22.68 μm , el tamaño del sulco es de 28.66 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

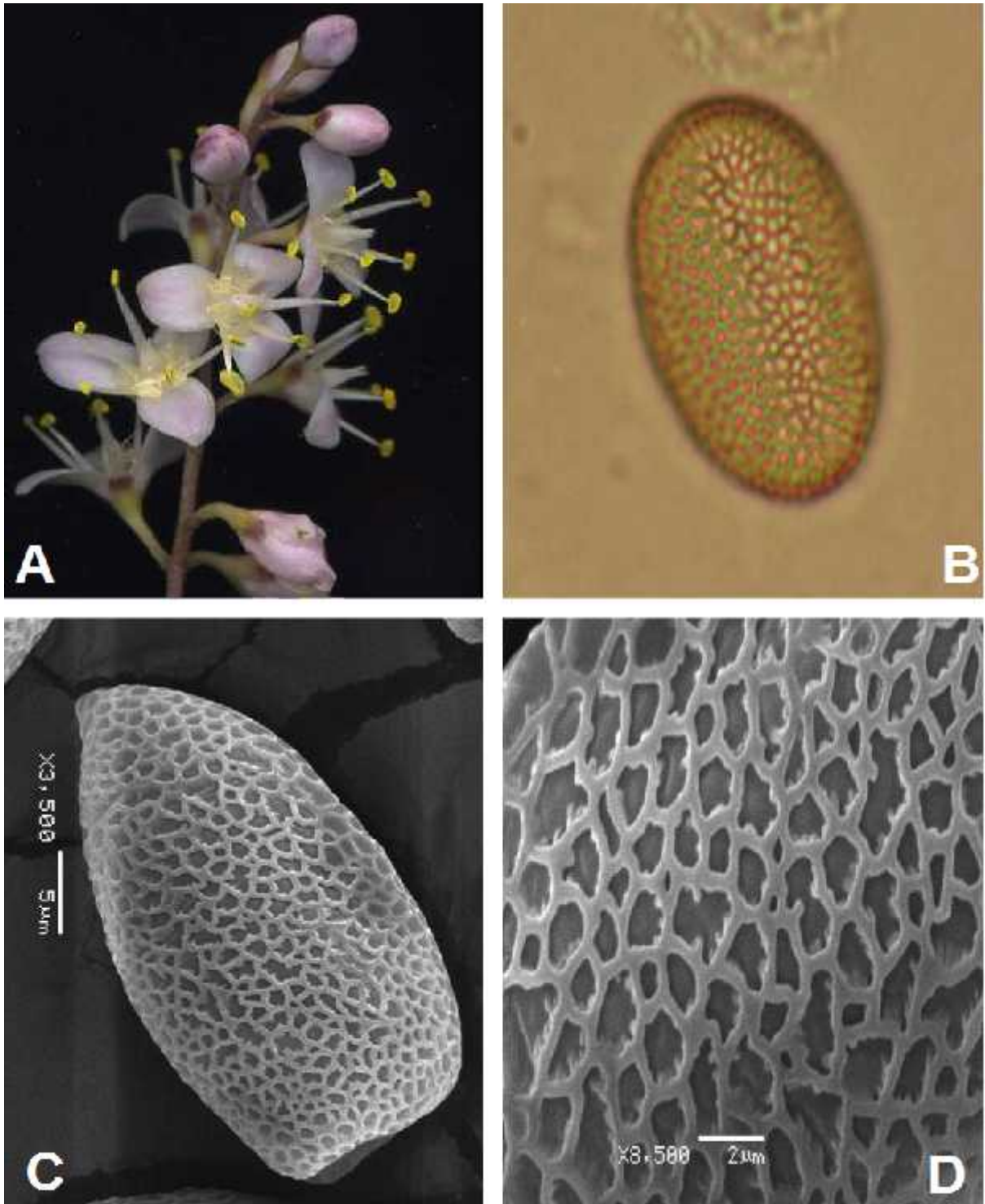


Figura 3.48. *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm.: **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.39. Hechtia sp. nov. (Guerrero)



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Hierbas con inflorescencia lateral, flores estaminadas de color blancas sésiles, 6 estambres con filamentos blancos, anteras de color amarillo palido.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Guerrero, México, crece en la selva baja caducifolia y selva baja caducifolia espinosa.

Altitud: 1374 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
			x	x	x	x						
												

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 31.49 μm y diámetro ecuatorial de 16.77 μm , el tamaño del sulco es de 23.53 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple

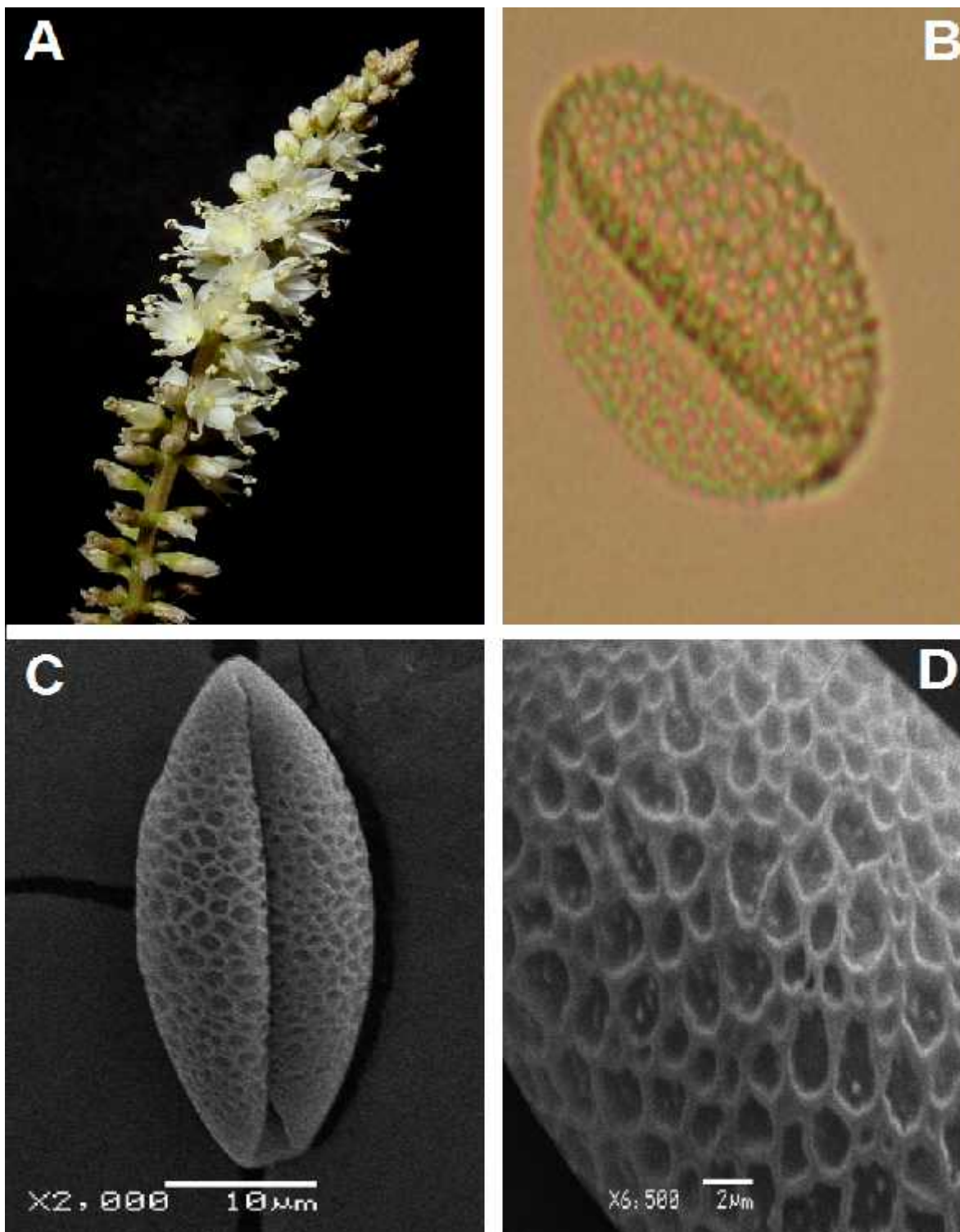


Figura 3.49. *Hechtia* sp. nov. (Guerrero): **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.40. *Hechtia* sp. nov. (Chiapas)



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia glomerata*

Plantas con inflorescencia lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas con flores agrupadas 40–130 flores por sésiles, 6 mm de largo; estambres iguales a más largos que los pétalos en anthesis 3– 5.8 mm de largo; anteras cimbiformes, 2.5–2.6 mm de largo, 0.5 mm de diámetro, amarillas, dorsifijas.

Distribución y ecología—Endémica del estado de Chiapas, crece en la selva baja caducifolia y selva baja caducifolia espinosa.

Altitud: 1080–1245 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
	x	x	x	x	x	x						x
												

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 43.96 μm y diámetro ecuatorial de 20.85 μm , el tamaño del sulco es de 34.24 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

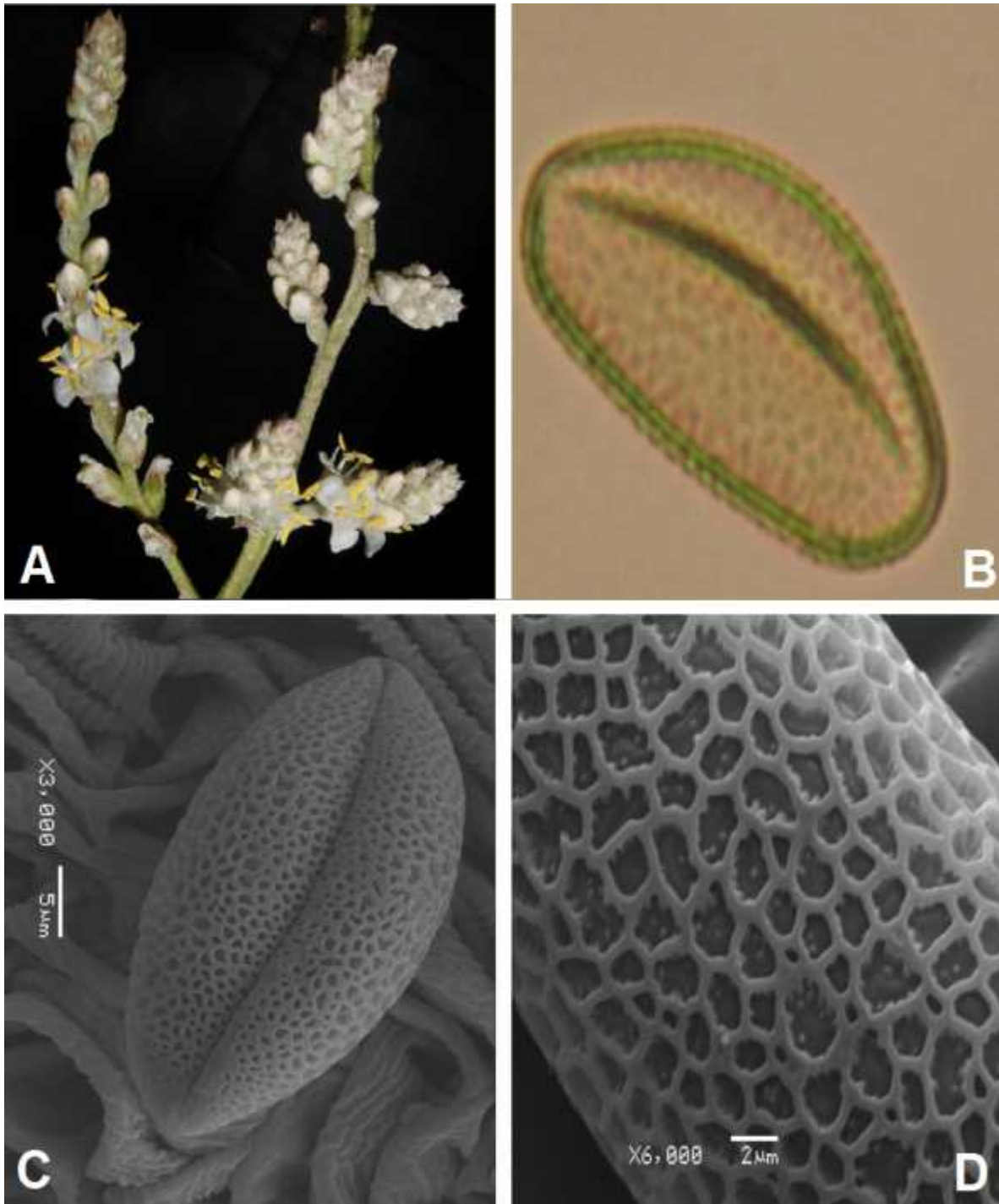


Figura 3.50. *Hechtia* sp. nov. (Chiapas): **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.41. *Hechtia* sp. nov. (Edo. de México)



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia stenopetala*

Plantas con inflorescencia lateral, flores estaminadas de color verde, sésiles, estambres con filamentos blancos, anteras de color amarillo, flores pistiladas, sésiles, color verde claro.

Distribución y ecología—Endémica del estado de México, crece cerca de bosques de pino-encino.

Altitud: 2900-4500 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		x	x	x	x							
												

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetro polar de 42.54 μm y diámetro ecuatorial de 25.36 μm , el tamaño del sulco es de 35.23 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple

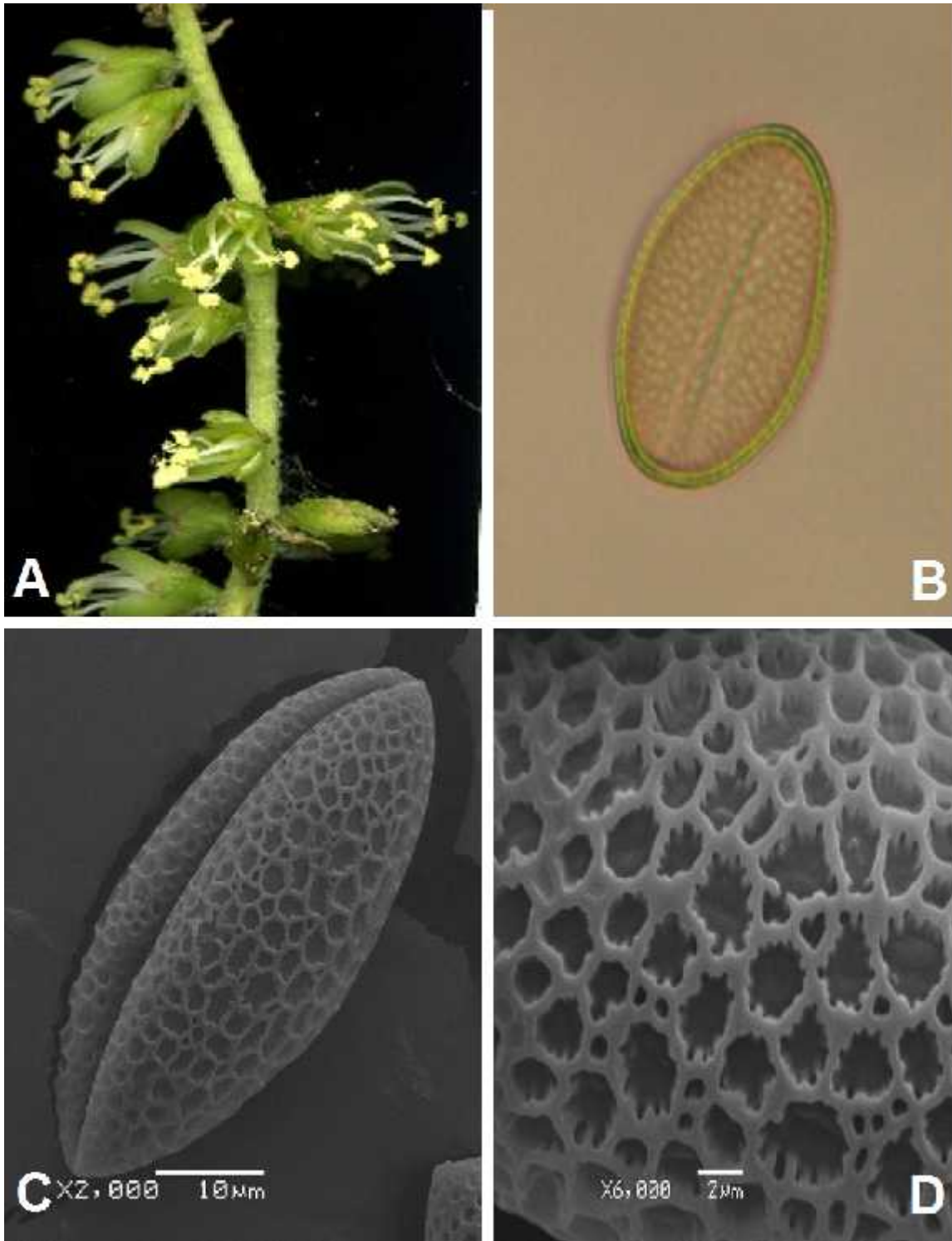


Figura 3.51. *Hechtia* sp. nov. (Edo. México): **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

3.5.42. Hechtia sp. nov. (Oaxaca)



Alianza (sensu Ramírez *et al.*, en prep.): *Hechtia pringlei*

Plantas con inflorescencia lateral, flores estaminadas de color blanco, sésiles, estambres con filamentos blancos, anteras de color verde oscuro.

Distribución y ecología—Endemico del estado de Oaxaca, crece en matorrales bajo y pastizales.

Altitud: 40-3700 msnm

Fenología:

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		x	x	x	x	x						
												

Morfología del polen:

MOP: Grano de polen fusiforme, monosulcado, con un diámetropolar de 48.76 μm y diámetro ecuatorial de 29.34 μm , el tamaño del sulco es de 39.61 μm de largo.

MEB: Grano de polen isopolar, la exina presenta un patrón heterobrocado, sulco simple.

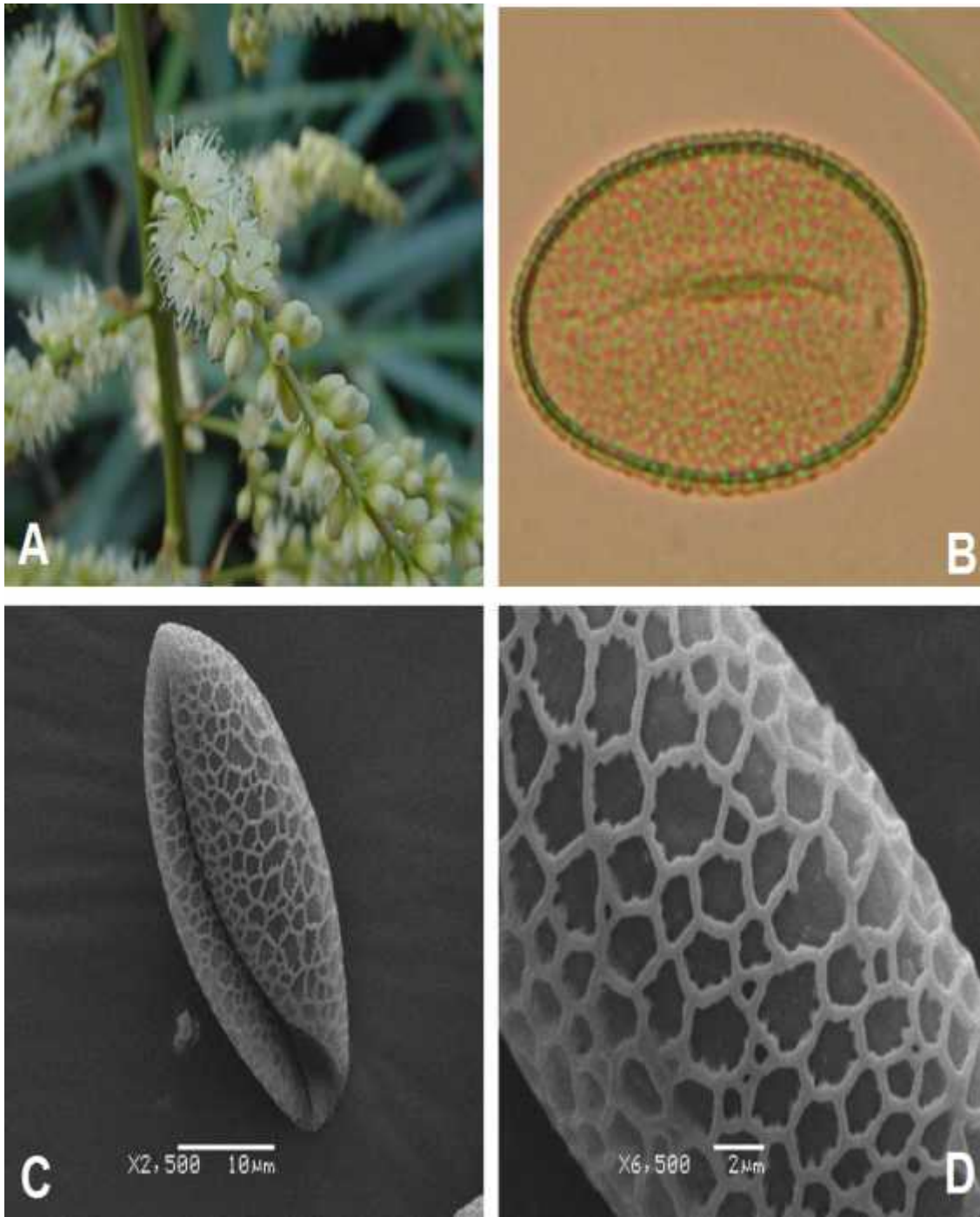


Figura 3.52. *Hechtia* sp. nov. (Oaxaca): **A.** Flores estaminadas, **B.** Granos de polen en microscopio óptico, **C.** Grano de polen en microscopio de barrido, **D.** Ornamentación de la exina del grano de polen. Fotografías Ivón Ramírez (A), Esther Herrera (B), Lilia Can (C-E).

CAPITULO IV.

DISCUSIÓN

4.1. Estudios morfológicos en Bromeliaceae y en el género *Hechtia*.

Los primeros estudios de la morfología del polen en la familia Bromeliaceae fueron realizados por Mez (1896), quien usó características de los granos de polen en su sistema de clasificación en tres tribus: Tribu Bromelieae con polen liso, porados o sulcados con 27 géneros de la subfamilia Bromelioideae, considerados así un grupo con morfología de polen muy variable (euripolínico); la Tribu Pitcairniae (donde incluyó a *Hechtia* (Subtribu Puyinae) y *Bakeria tillandsioides* (Subtribu Pitcairniinae) con polen elipsoidal, polos redondeados, monosulcados y en *B. tillandsioides* diminutamente puntulado. El tercer grupo correspondió a la Tribu Tillandsiae, el cual fue también caracterizado por polen monosulcado; las dos últimas tribus se caracterizaron entonces por polen poco variable (estenopolínico).

Posteriormente, Erdtman y Praglowski (1974) basados en el estudio del polen de 40 géneros y 125 especies de la familia Bromeliaceae, propusieron dos grupos: el primero con polen colgado donde incluían especies del género *Hechtia* y el segundo, con polen porados. Estos estudios concluyeron que la morfología de polen en la familia es variable, con la presencia de granos de polen solitarios, monosulcados y disulcados con dos o más poros, así como una exina reticulada y una forma del grano de polen variable.

Igualmente, Halbritter (1992) realizó el estudio de la morfología del polen de la familia, incluyendo 31 géneros con 338 especies donde estaban representadas las tres subfamilias, incluyendo una especie del género *Hechtia* (*H. epigyra*), la cual presentó polen monosulcado con exina reticulada.

Sobre el polen en el género *Hechtia*, se documentaba, antes de este estudio, como poco variable (estenopolínico), monosulcado y con exina reticulada.

4.2. Morfología polínica en el género *Hechtia*

En el presente estudio, se caracterizó la morfología externa de los granos de polen en 42 especies del género *Hechtia*, lo que equivale al 50% de las 85 especies descritas. Para realizar la caracterización del polen, se usaron siete caracteres, observados con ayuda del microscopio óptico y del microscopio electrónico de barrido. En general, todas las

especies presentaron un grano de polen de forma ovoide o fusiforme, monosulcado, aunque variable en tamaño, forma, tipo de exina y tipo de sulco, variaciones que permitieron la agrupación de las especies por características compartidos, y a su vez, comparar dichos grupos con las alianzas propuestas por Ramírez *et al.* (en prep.).

Teniendo en cuenta los estudios antes realizados sobre la morfología polínica del género *Hechtia*, y los obtenidos en el presente estudio, contamos en este momento con información suficiente para proponer grupos definidos con base en diferentes características.

En primer lugar, la ornamentación de la exina define cuatro grupos de especies: el primero con exina reticulada, lo cual concuerda con lo reportado por Halbritter (1992) para especies de *Hechtia*. Sin embargo, hemos encontrado con un mejor muestreo, que otras especies presentan polen con exina heterobrocada, y dos especies más que presentan flores rojas, sin fragancia, probablemente polinizadas por mariposas diurnas o inclusive, colibríes, que exhiben polen con exina faveolada (*Hechtia meiziana*) y exina psilada (*Hechtia rosea*). Es interesante que la variación en la ornamentación de la exina es más de la esperada y que en un caso muy particular, de dos especies floralmente muy similares, difieran en la ornamentación de la exina (*H. rosea* y *H. meiziana*), lo cual sugiere que efectivamente son dos especies diferentes y que han comenzado a divergir en diferentes aspectos que pueden mantenerlas como especies diferentes, ya que podrían tener polinizadores diferentes.

Se ha encontrado en algunos grupos de plantas, una relación entre la ornamentación y el síndrome de polinización (Ferguson y Skvarla 1982). Una exina con ornamentación psilada y espinosa, se asocia con la polinización por escarabajos (Grayum 1986). El polen con una ornamentación de la exina reticulada, está asociado a polinización por aves e insectos, cuya característica de ornamentación está presente en *Hechtia*, cuyas flores de ambos sexos son visitadas por abejas y avispas (Ramírez *et al.*, 2008). Ferguson y Skvarla (1982) han mencionado que hay una fuerte correlación entre polen rugulado-verrucado y polinizadores grandes (vertebrados), posiblemente relacionado con un incremento de la relación superficie/área del grano de polen, como en exinas verrugada y equinada, lo que además podría llevar al incremento de la sustancia del pollen kitt (sustancia pegajosa producida por el tapete de la antera), que puede adherirse a la pared del polen, aumentando su viscosidad y facilitando la adhesión a las plumas o pelos del polinizador. Ferguson (1984). Adicionalmente señala que especies

de polen verrucado presentan polinización por murciélagos o por aves, mientras que Cooper *et al.* (2000) encontraron una correlación de polinización por insectos con polen de exina gruesa, mientras que Roubik (1989) relaciona una exina espinosa y reticulada con polinización por abejas. Por otro lado, se ha reportado polen con exina delgada en plantas acuáticas y ausencia total de exina para plantas completamente sumergidas (Cooper *et al.* 2000).

Es posible entonces, que la morfología externa del polen, es decir, la ornamentación de la exina en las especies de *Hechtia*, si muestre correlación con el tipo de polinizador, siendo reticulada y heterobrocada en especies con flores fragantes, con corola abierta, rotada, con abundante polen y néctar, visitadas por abejas tanto *Apis mellifera* como especies de la Tribu Meliponini. Las especies de flores con síndrome de psicofilia o trochilofilia, de color roja, tubulares, sin fragancia, presentan granos de polen con exina faveolada y psilada lo cual sugiere una correlación polinizador-ornamentación del grano de polen.

Un segundo carácter variable que permite agrupar las especies, es la forma del grano de polen: isopolar y heteropolar. El polen isopolar se caracteriza porque el plano ecuatorial divide el grano en dos mitades idénticas y el polen heteropolar que divide en dos mitades deferentes. Estas diferencias pueden estar relacionadas con la formación del polen dentro de la antera, cuya formación puede estar completa (maduro) o incompleta (inmaduro) (Echlin y Godwin, 1968).

La forma del sulco es, a diferencia de lo antes reportado con un menor muestreo, más variable, desde simple a opercular o disulcado. La mayoría de las especies (24/42= 57%) tienen un sulco simple, mientras que 17/42 (40%) presentan sulco opercular; el tercer tipo, disulcado, solo se registró en el polen de *Hechtia meziana*, una de las especies de flores rojas, tubulares, sin fragancia con síndrome de polinización por colibríes o mariposas diurnas. El sulco es la estructura por donde se emite el tubo polínico que fecundará al óvulo, en el evento de germinación del grano previo a la fecundación. El aumento del número de aperturas (poros o sulcos), podría otorgar una potencial ventaja selectiva porque aumenta el número posible de sitios de germinación, facilitando de este modo, el contacto entre el tubo polínico y la superficie del estigma, lo que sugiere que las aperturas de polen están bajo fuerte presión de selección, al optimizar la transición evolutiva a mayor número de aperturas (Furness y Rundall, 2004).

Un cuarto carácter en el tamaño del grano de polen, el cual se ha sugerido una relación del tamaño de grano de polen y polinizador (Taylor y Levin, 1975). En *Hechtia* puede existir la tendencia que correlaciona a los polinizadores y el tamaño del grano de polen, el cual es de un relativo tamaño pequeño (31- 54 μ m de largo de diámetro polar), el cual es transportado por abejas, a comparación por ejemplo, del grano de polen en especies de otros géneros de la familia. Un ejemplo de estos es el estudio de Reyes Nava (en prep.) donde reportó diferencias de tamaños de grano de polen en tres géneros de la familia, por ejemplo los de mayor tamaño resultaron ser de *Tillandsia dasilyriifolia* (74 μ m de diámetro polar), especie polinizada por un colibrí (Ramírez *et al.*, 2004), o lo reportado por Fleming *et al.* (2009), donde el polen de los géneros *Encholirium*, *Guzmania*, *Pitcairnia*, *Puya*, *Vriesea* y *Werauhia* presentan polen de un tamaño relativamente grande (70 μ m) y es polinizado por murciélagos.

También se puede citar a las familias gramíneas y las compuestas que tiene polen de tamaños que varían desde 15-60 μ m y son anemófilos, mientras que las especies con polen más grande de 60 μ m (*Hibiscus*, *Thunbergia*) son entomófilas (Echlin y Godwin, 1968). Cabe mencionar que uno de los pólenes más pequeños (5-2.4 μ m) está en el género *Myosotis* polinizado por abejas pequeñas y algunos pólenes más grandes con más de 100 μ m se encuentran en las familias *Curcubitaceae*, *Nyctaginaceae* y *Abolbodaceae* polinizados por mariposas, polillas y colibrís (Erdtman, 1969). Así podríamos sugerir que existe una tendencia donde los granos de polen pequeños son transportados por polinizadores pequeños (escarabajos, abejas, etc.) y granos de polen con mayor tamaño por polinizadores grandes como aves y murciélagos en *Bromeliaceae*.

En este trabajo se sometió a prueba una hipótesis que propone la presencia de nueve alianzas para el género *Hechtia*, las cuales están definidas por una combinación de caracteres vegetativos, florales y biogeográficos. Si estos grupos son naturales y la morfología del polen (tamaño, forma y ornamentaciones de la exina), reflejan la historia evolutiva del grupo, entonces cada alianza también estará definida por características particulares del polen. ¿Concuerdan los resultados obtenidos y los grupos formados con base en diferentes caracteres con las nueve alianzas propuestas?

De acuerdo a las observaciones realizadas en el presente estudio, los caracteres cuantitativos y cualitativos aunque más variables de lo esperado, no ayudan a delimitar los grupos o alianzas propuestos por Ramírez *et al.* (en prep.). Sin embargo,

apoyan la formación de grupos de especies con base en la ornamentación de la exina específicamente diferenciando a las especies con flores rojas, corola tubular y flores sin fragancia, a excepción de *Hechtia iltisii* cuya exina es heterobrocada. Las similitudes en el polen de *Hechtia meziana* y *Hechtia rosea* también podrían deberse a una cercana relación filogenética (Ramírez *et al.*, en prep.) apoyada por su cercanía geográfica, que al parecer, es la primera causa de estrecha relación filogenética en los análisis filogenéticos obtenidos hasta el momento. En lo que respecta al resto de las alianzas, no logramos apoyo de la morfología polínica al resto de los grupos.

Los caracteres estudiados del género *Hechtia* nos podrían indicar que existe una correlación, entre el tipo de hábitat (altitud), el polinizador y la estructura del polen, ya que la ornamentación de la exina y el tamaño del polen puede estar sujeto al tipo de polinizador que habita en la región donde se encuentra la especie, a pesar del que el género presenta características particulares que lo definen, a similitudes con otros grupos dentro de la misma familia, como las subfamilias más basales (Brocchinioideae, Lindmanioideae) y otros grupos más recientes (Navioideae) que presentan el tipo de polen muy similar a la del género y está relacionado con una polinización entomófila (Givnish *et al.*, 2014).

4.3. Relación polen-polinizador en el género *Hechtia*

En Bromeliaceae, las ocho subfamilias recientemente propuestas por Givnish *et al.* (2007, 2011), presentan diferentes tipos de polinizadores y la coevolución con estos podría ser un factor de diversificación de las especies (Givnish *et al.*, 2011). En la subfamilia Bromelioideae, Navioideae, Puyoideae, Pitcairnioideae y Tilladsioideae, se ha reportado polinización por aves, murciélagos e insectos, ya que estas subfamilias incluyen especies que presentan gran variedad de hábitats; las subfamilias, Hechtioideae, Lindmanioideae y Brocchinioideae son polinizadas por insectos (abejas) (Givnish *et al.*, 2014).

Para asociar a las Bromeliaceae con sus polinizadores, se ha recurrido a las características morfológicas del estigma (Varadarajan y Brown 1988), el tipo de inflorescencia, la hora de apertura de las flores, el color y la orientación de las flores, el grado de compactación de los lóbulos y la producción y concentración del néctar

(Bernardello *et al.* 1991; Krömer *et al.* 2008). Krömer *et al.* (2008), halló diferencias significativas en la composición de azúcares del néctar en Bromeliaceae con distintos polinizadores, incluso dentro de géneros con más de un síndrome de polinización (*Guzmania*, *Pitcairnia*, *Tillandsia* y *Vriesea*). Las especies que se definieron como polinizadas por colibríes y lepidópteros tenían mayor concentración de sucrosa en su néctar, en comparación con el néctar más diluido y rico en hexosas de las especies polinizadas por murciélagos. Al menos para las Bromeliaceae, las características del néctar parecen ser predominantemente determinadas por las preferencias de los polinizadores, asegurando así una recompensa para poder transportar el polen (Krömer *et al.*, 2008).

Las especies de *Hechtia* son dioicas; el transporte de polen se lleva a cabo principalmente por abejas, éstas visitan flores de coloración azul, blanca o amarilla y sobretodo que posean abundante polen y néctar, mismo que es depositado en las colmenas y es empleado en la preparación del alimento para las larvas, por su valor nutritivo y proteínas, minerales y vitaminas (Chuc, 2002). En *Hechtia*, las plantas masculinas tienen un mayor porcentaje de visitas que las femeninas, probablemente porque las inflorescencias masculinas poseen gran cantidad de polen y mayor cantidad de flores comparadas con las femeninas (Chuc, 2002).

Como se mencionó antes, la variación de la morfología del polen no solo está relacionada con su polinizador si no también con el tipo de hábitat, las regiones con mayor diversidad de especies donde habita el género *Hechtia* se encuentran en el norte de la Sierra Madre del Sur, la parte este de la Depresión del Balsas y el Eje Volcánico Transmexicano, el sur de la Sierra Madre Oriental y el centro oeste de la Provincia Veracruzana (Pech, 2015). *Hechtia* presenta caracteres únicos dentro de la familia Bromeliaceae, como son la presencia de flores unisexuales, dioicismo, estigma sésil, y variación entre las estructuras de la inflorescencia pistiladas y estaminadas; estos caracteres antes descritos, podrían sugerir diferencias en el tamaño, forma y estructura del polen, porque dependerá de la distribución y el hábitat de la planta y su relación con su polinizador en el mismo ambiente, en el caso de las especies en estudio, las características de grano de polen en el género son relativamente variables, entonces es posible que esta variación en las características estudiadas del polen, sea el resultado de presiones selectivas direccionales, donde la forma o el modelo del polen sea muy

exitoso o los polinizadores sean poco selectivos.

De la misma manera, es posible que la morfología polínica esté correlacionada con el polinizador, ya que la tendencia a la polinización por insectos es mayor en zonas más secas, de poca elevación, en comparación con las plantas que son polinizadas por aves que habitan en zonas más elevadas, con mayor cantidad de lluvias y las polinizadas por los murciélagos que habitan en tierras bajas y húmedas (Givnish *et al.* 2009).

4.5. Importancia taxonómica de la morfología del polen en el género

De acuerdo a las observaciones realizadas en el presente trabajo, la ornamentación del polen tiene una relativa importancia taxonómica dentro del género *Hechtia*, por su valor diagnóstico que apoya la diferenciación de dos especies en este caso en la ornamentación del polen, donde *Hechtia rosea* presenta una ornamentación de la exina psilada y forma de sulco simple y *Hechtia meiziana* con exina faveolada y sulco disulcado, en estas especies aunque la estructura floral estaminada es muy similar, la estructura vegetativa de la planta, así como la estructura de la flor pistilada (ovario) presentan diferencias.

Cabe mencionar que todos los trabajos hasta la fecha, no hacían comparaciones del estudio de la morfología del polen entre las especies de este género, si no entre géneros de la familia, por lo tanto, este es el primer estudio extensivo de la morfología del polen en el género *Hechtia*, con 42 especies equivalente a 50% del género, es el más completo en la familia Bromeliaceae y abre nuevas puertas al estudio de este tipo de estructuras, consideradas poco variables y sin valor taxonómico.

CAPITULO V.**CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

Los resultados del presente estudio sugieren que los granos de polen en el género *Hechtia* (forma, tipo de exina, etc.) son variables y por lo tanto, pero no apoyan las nueve alianzas propuestas basadas en otros caracteres (morfológicos y geográficos). Sin embargo, el análisis de agrupamiento (con caracteres cuantitativos y combinado), organiza a las especies en grupos que representan polen de diferente tamaño (diámetro polar) y forma (iso o heteropolar).

A nivel taxonómico, es promisorio para especies muy similares en otras estructuras, ya que nos permitió diferenciar especies con alta similitud morfológica floral.

Es aconsejable estudiar otras características del polen, por ejemplo, la ultraestructura en el microscopio electrónico de transmisión, con el objetivo de evaluar otros caracteres potencialmente variables entre especies (p. ej. grosor de la exina), así como también para entender las homologías de la ornamentación de la exina y poder usar la información en análisis filogenéticos.

La variación del grano de polen en el género podría estar relacionada con el tipo de polinizador, tomando en cuenta el tamaño y la ornamentación de la exina del grano del polen o a los caracteres únicos que presenta el género (dioicismo), flores unisexuales, estigma sésil y la variación de la estructura de la inflorescencia entre flores pistiladas y estaminadas). Es necesario que se realicen análisis de correlación entre todos los caracteres polínicos, el tipo de hábitat que ocupan, síndrome de polinización, entre otros, para poder explicar los patrones evolutivos del polen en el género y en la familia.

BIBLIOGRAFIA

- Angiosperm Phylogeny Group (APG). (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399-436.
- Belmonte, J. y Roure J. (2002). "Introducción. Polinosis", Universidad Autónoma de Barcelona. 1, 11-14.
- Bernardello, L.M.; Galleto, L. & Juliani, H. (1991). Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401-411.
- Burjachs, F. (2006). Palinología y restitución paleoecológica. *Revista Ecosistemas* 15 (1), 7-16.
- Chuc, M. G. (2002). Dispersión de polen de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae). Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán, México.
- Cooper, *et al.*, (2000). "Suggestions towards unification of descriptive terminology of Angiosperm pollen grains". *Rev.Palaeobot. Palynol.*, 10: 39-59.
- Echlin, P. y Godwin, H. (1968). Pollen. *Scientific American*. 218: 80-90.
- Erdtman, G. (1969). Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. (Ed.), Waltham, Chronica Botanica Co., 1952. 539 p. [Amaranthaceae, pp. 41-42].
- Erdtman, G. y Praglowsky, K. (1974). A note on pollen morphology, En: L. B. Smith y R. J. Downs, (Eds.). *Flora Neotropica* 14(1): 28-33.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari e I. Ramírez. (2005). Flora de Veracruz. Bromeliaceae. Fascículo 136. (Ed.), Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. pp. 2– 86.
- Espejo-Serna, A., A.R., López-Ferrari e I. Ramírez-Morillo., B. K. Holts., E. Luther., W. Till. (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with Notes on Species Distribution and Levels of Endemism. *Selbyana* 25(1), 33 – 86.

-
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo y N. Martínez-Correa (2007). Dos nuevas especies de *Hechtia* (Bromeliaceae) México. *Acta Botanica Mexicana* 78, 97-109.
- Faegri, K. y Iversen J. (1964). *Textbook of pollen analysis*. Munksgaard, Copenhagen.
- Fahn A. (1982). *Plant anatomy*. 3rd. (Ed.), Maxwell Macmillan Int.Ed.
- Ferguson, I. K. (1984). Pollen morphology y biosystematics of the subfamily Papilionoideae (Leguminosae). En: *Plant Biosystematics* (W. F. Grant, ed.), pp. 377-394. Academic Press, New York.
- Ferguson, I. K. y Skvarla J. J. (1982). Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae (Leguminosae). (Ed.), *Botanical Journal of Linnean Society* 84, 183-193.
- Fischer, H. (1890). *Beiträge zur vergleichenden morphologie der Pollen Körner*. Breslau. Diss., 1.72.
- Fonnegra, R. (1989). *Métodos de estudio palinológico*. Medellín, Colombia. Universidad de Antioquia, Centro de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. 57 p.
- Fleming, T. H., Geiselman, C., Kress, W. J. (2009). The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*. 104 (6), 1017-1043.
- Furness, C. A. y Rudall P. J. (2004). Pollen aperture evolution— A crucial factor for eudicot success? *Trends in Plant Science* 9,154 – 158.
- Givnish, T. J.; Barffus, M. H. J.; Van E e B.; Riina, R.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P. A.; Jabaily, R. S.; Crayn, D. M.; Smith, J. A. C.; Inverno, K.; Brown, G. K.; Evans, T. M.; Holst, B. K.; Luther, H.; Até, W.; Zizka, G.; Barry, P. E. y Sytsma K. J. (2011). Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. (Eds.), *American Journal of Botany* 98, 872-895.

-
- Givnish, T. J.; Millam, K. C.; Berry, P. E. y Sytsma, K. J. (2007). Adaptive phylogeny, radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. In: Columbus, J. T. *et al.* (Eds.). *Monocots: comparative biology and evolution—Poales*. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont. Pp. 3-26
- Givnish, T. J., K. C. Millam, T. M. Evans, J. C. Hall, J. C. Pires, P. E. Berry y K. J. Sytsma. (2004). Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunction in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 165, S35–S54.
- Givnish, T. J., Millam, K. C., Theim, T. T., Mast, A. R., Patterson, T. B., Hipp, A. L., Henss, J. M., Smith, J. F., Wood, K. R., Sytsma, K. J., (2009). Origin, adaptive radiation, and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). (Eds.), *Proceedings of the Royal Society of London B* 276, 407–416.
- Grayum, M. (1986). Correlations between pollination biology and pollen morphology in the Araceae, with some implications for angiosperm evolution. En: *pollen and spore*. (Eds.), The Linnean Society of London, London, 313-327.
- Halbritter, H. (1992). Morphologie und systematische Bedeutung des Pollens der Bromeliaceae, *Grana*, 31:3, 197-212.
- Jiménez, C. N. (2011). Sistemática del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Bromeliaceae). Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal. Conkal, Yucatán, México. pp. 1-18.
- Judd, W. S.; C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens, M. J. Donoghue (2007). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, Third edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Krömer, T., Kessler, M., Lohaus, G., Schmidt-Lebuhn, A. N. (2008). Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology*. 10(4), 502–511.

-
- López-Ferrari, A. R., A. Espejo-Serna, y N. Martínez-Correa, (2009). *Hechtia caulescens* (Bromeliaceae), a New Species from Central Mexico. *Novon*, 19(2), 197–200.
- Luther, H. E. (2012). An Alphabetical list of bromeliad binomies. The Bromeliad Society International, 13th edn. (Ed.), The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.
- Martínez Correa, N. (2008). Sistemática del complejo de especies de *Hechita podantha* Mez (Pitacairnioideae, Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México. p.p. 1-154.
- Martínez-Hernández, E., J. Cuadriello-Aguilar, O Téllez-Valdéz, E. Ramírez-Arriaga, M. Sosa-Nájera, M. Medina-Camacho, M. Lozano-García. (1993). Atlas de las plantas y el polen utilizado por las cinco especies principales de abejas productoras de miel de la región del Tacaná, Chiapas, México. Instituto de Geología. México, D. F. 105 p.
- Mc Vaugh, R. (1989). Flora Novo Galiciana, a descriptive account of the vascular plants of western México, Volumen 15, Bromeliaceae to Dioscoreaceae. (Ed.), The University of Michigan, USA. p.p. 54-55.
- Mez, C. (1891-1894). Bromeliaceae. En: C.F.P. Martius; A.G. Eichler y I. Urban (Eds.). *Flora Brasiliensis. Monachii, Lipsiae*, 3(3), 173-634, t. 51-114.
- Mez, C. (1896). Bromeliaceae. En: H.G.A. Engler. *Monographiae Phanerogamarum Prodrumi*. Paris, 9, 1-990.
- Mez, C. (1934-1935). Bromeliaceae. En: H.G.A. Engler. *Das Pflanzenreich*. Stuttgart, Heft 100, 4(32), 1-667.
- Moore, P. D. y Webb, J. A. (1978). *An illustrated guide to pollen analysis*. Hodder y Straughton. London.
- Pech-Cardenas F. D. (2015). Análisis de la distribución geográfica y del estado de conservación de *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae) en Megaméxico 3. Tesis Maestria. Centro de Investigación Científica de Yucatán, México, Yucatán.

-
- Pulido-Esparza, V. A., A. R. Lopez-Ferrari, y A. Espejo-Serna (2004). Flora bromeliológica del estado de Guerrero, México: riqueza y distribución. Boletín de la Sociedad Botánica México. 75, 55-104.
- Qiu, Y.-L. *et al.*, (2005). Phylogenetic Analyses of Basal Angiosperms Based on nine plastid, mitochondrial, and nuclear genes International Journal Plant Sciences. 166, 815–842.
- Ramírez, M. I. (2008). A new *Hechtia* (Bromeliaceae) from the states of Querétaro and Hidalgo, México. Acta Botanica Mexicana 85, 63-74.
- Ramírez, M. I., G. Carnevali, y F. Chi May (2004). Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán. Instituto de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY). México. pp. 7-38.
- Ramírez, M. I., G. Carnevali, y F. Chi May y F. May Pat. (2008). Reproductive biology of *Hechtia schottii*, a dioecious Bromeliaceae, in Mexico. Revista de Biología Tropical., vol.56, n.1, pp. 279-289. ISSN 0034-7744.
- Ramírez Morillo, I. R., G. Carnevali, C. Jiménez Nah y J. P. Pinzón. (2014). Portraits of *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae): *H. isthmusiana* Burt-Utley. Journal Bromeliad Society 64, 26-33
- Ramírez, M. I., M. F Chi, G. Carnevali, P. F. May y G. P. Chuc (2000). Portraits of Bromeliaceae from the Mexican Yucatan Peninsula—I: *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley. Journal Bromeliad Society 50(1), 20–24.
- Ramírez M., I. y Jiménez Nah, C. F. (2012). A new *Hechtia* (Hechtioideae: Bromeliaceae) from Puebla, Mexico. Phytotaxa 42, 1-8.
- Ramírez M., I. y Jiménez Nah, C. F. (2012b). *Hechtia aquamarina*, a new name for *Hechtia pueblensis* I. Ramírez and Jiménez. Phytotaxa 48: 33.
- Roubik D. W. (1989). Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press. The Australian Museum, Sydney.

-
- Saenz de Rivas, C. (1978). Polen y esporas. H. Blume Ediciones, Madrid. 219 pp.
- Simpson, M. G. (2005). Plant systematics. Academic Press, Elsevier, Amsterdam. 581 pp.
- Smith, L. B. y Downs, R. J. (1974). *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph. Hafner Press New York. 14(1), 1-658.
- Smith, L. B. y Till, W. (1998). Bromeliaceae. In: Kubitzki, K., Huber, H., Rudall, P.J., Stevens, P.S. y Stützel, T. (Eds.), The Families and Genera of Vascular Plants. IV. Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commeliananae (except Gramineae). Springer-Verlag. Germany.
- Stuessy, T. F. (2009). Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data. 2ª (Ed.) ilustrada de Columbia Univ. Press, 539 pp.
- Taylor, T.N. y Levin, D. A. (1975). Pollen morphology of Polemoniaceae in relation to systematics and pollination systems: scanning electron microscopy. Grana 15: 91-112.
- Utey, J., y Burt-Utey, K. (1994). Bromeliaceae, in: Davidse, G., M. Sousa S. y A. O. Chater (Eds.) Flora Mesoamericana 6, 89-156.
- Varadarajan, G. S. y Brown, G. K. (1988). Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. Botanical Gazette. 149(1), 82-91.
- Varadarajan, G. S. y Gilmartin, A. J. (1987). Foliar scales of the subfamily *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae). Systematic Botany. 12(4), 562–571.
- Zetsche, F. (1929). Die chemischen Grundlagen der Pollenanalyse. Mitt. Naturforsch. Gess. Bern., 1928: XXVIII.