



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**FACTORES QUE INFLUYEN EN EL  
ESTABLECIMIENTO DE ESPECIES DE TILLANDSIA  
(BROMELIACEAE) EN SELVAS SECAS DE LA  
PENÍNSULA DE YUCATÁN**

Tesis que presenta

**NAHLLELI CIVI CHILPA GALVÁN**

En opción al título de

**DOCTOR EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

Noviembre de 2015



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 titulado **FACTORES QUE INFLUYEN EN EL ESTABLECIMIENTO DE ESPECIES DE TILLANDSIA (BROMELIACEAE) EN SELVAS SECAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN** fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la **Dra. Casandra Reyes García**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

Dr. Manuel Martínez Estevez

Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, noviembre de 2015.



## 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, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán 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: \_\_\_\_\_



**NAHLELI CIVI CHILPA GALVÁN**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., por las instalaciones que facilitaron el desarrollo de este trabajo, principalmente a la unidad de Recursos Naturales, gracias por recibirme y mostrarme su maravillosa cultura y naturaleza. También agradezco por las becas de movilidad académica para asistir a un Congreso Internacional (Oaxaca, 2012–II), a una estancia nacional (Facultad de Ciencias, UNAM, 2013–II), a un Congreso Nacional (San Luis Potosí, 2014–II), y a una estancia internacional (Universidad de Oldenburg, Alemania; 2015–I).

El presente trabajo de investigación fue financiado por el Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT) con la beca (224268) otorgada para realizar mis estudios de doctorado, por el proyecto SEP–CONACYT 221490 y por la beca mixta para realizar la estancia internacional en la Universidad de Oldenburg, Alemania, (2015–I).

Agradezco especialmente, a la Dra. CASANDRA REYES GARCÍA por su asesoría, comentarios y apoyo durante el desarrollo de la tesis, ¡MUCHAS GRACIAS!

A los Doctores que conformaron mi Comité Tutorial y Evaluador de la Tesis: Ileana Echevarría Machado, Gerhard Zotz y José Luis Andrade Torres, gracias por sus comentarios, revisiones del manuscrito, sugerencias y discusiones en cada tutorial, que favorecieron el desarrollo de este trabajo.

A los Dres. Roger Orellana y Ma. Fernanda Ricalde por formar parte en el comité pre–doctoral, gracias por sus comentarios y sugerencias al trabajo.

A los Dres. Ivón Ramírez Morillo, Mirna Valdez Hernández y Roger Orellana por formar parte en el Comité Evaluador de la Tesis doctoral, cuyas observaciones favorecieron para mejorar el escrito.

A las autoridades del Parque Nacional de Dzibilchaltún, de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (INAH) y de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic por facilitar el trabajo en campo. Y a los ciudadanos que muy amablemente donaron material vegetal (bromeliáceas epífitas) de sus traspatios.

En CICY, al área de invernaderos en el Jardín Botánico Regional “Roger Orellana”, donde

pude resguardar las plantas hasta la obtención de semillas y en los cubículos donde pude llevar a cabo varios experimentos. A la Dra. Ma. Goreti Campos por el procesamiento, observación y toma de fotomicrografías en el microscopio electrónico de barrido (MEB) de CICY. A la Unidad de Materiales por su ayuda con la obtención de las secciones de troncos de diferentes especies arbóreas. Al Herbario de CICY por el préstamo de equipo (Microscopio estereoscópico) con el cual pude realizar varias observaciones del material vegetal.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán por recibirme para realizar el estudio anatómico de las semillas de *Tillandsia* en el Laboratorio de Desarrollo en Plantas, del departamento de Biología Comparada en la Facultad de Ciencias, UNAM; así como su colaboración y enseñanza de la anatomía vegetal. A sus técnicos M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong y M. en C. Mónica Karina Pérez Pacheco, por su apoyo en la enseñanza de las técnicas de anatomía e histoquímica vegetal. Al M. en C. Alejandro Martínez Mena por su apoyo en la toma de fotomicrografías de las semillas de *Tillandsia* (anatomía, histoquímica y plano general), y a la Dra. Silvia Espinosa Matías por el procesamiento, observación y toma de imágenes en el Microscopio Electrónico de Barrido.

Al Dr. Gerhard Zotz por recibirme en la Universidad de Oldenburg, para realizar un escrito corto de las observaciones obtenidas durante el experimento *in situ*, el análisis de datos para su posible publicación y la realización de un experimento de germinación con semillas de *Tillandsia* (*ex situ*). A los técnicos Silvia Kempen, Brigitte Rieger, Ingeborg Eden y Thomas Schmidt por su apoyo durante mi estancia y durante el experimento de germinación (*ex situ*). Al grupo de estudio de Biología y Ciencias Ambientales (estudiantes e investigadores), pero especialmente a Simón Pfanzelt, Carolina García Lino, Siouxsie Correa, Hannah Loranger, Hassan Al-Sindbad y Katrin Wagner por su amistad.

A la técnica M. en C. Manuela Tamayo por su apoyo en los inicios de este proyecto. A Paul Hoekstra por su ayuda en la búsqueda e identificación de las especies arbóreas que necesité para el desarrollo de mis experimentos. A la técnica Dra. Celene Espadas Manrique por su apoyo en campo y por los datos climáticos de la distribución de las especies de *Tillandsia*. En general, a los técnicos de la Unidad de Recursos Naturales que en algún momento recurrí a ellos y me brindaron su apoyo.

A Ever Pat, Stephany Peniche, Diana Cisneros, César Canche y Martín Linares por su apoyo en algunas salidas a campo a lo largo de estos cuatro años. A mis compañeros del laboratorio de Fisiología Ecológica de Plantas Vasculares: Manuel Cach, Agatha Rosado, Edilia de la Rosa, Saúl Hernández, Eduardo Chávez, Diana Cisneros, Susana Dzib, Guillermo Sánchez, Ever Pat, Stephany Peniche, Martín Linares y Harry Moreno Torres por brindarme su amistad. Y a mis compañeros y amigos de CICY, especialmente a mis compañeros de cubículo, tanto los que estuvieron como los que ocupan un nuevo lugar en ese espacio, y porque estando fuera de casa te hacen sentir un poco en casa, gracias por su amistad.

Agradezco especialmente a Erika Tetetla por su apoyo en todos los sentidos como amiga.

A mi familia por brindarme su apoyo incondicionalmente en todas mis decisiones personales y académicas.

Y a Pólux por ser una excelente compañía, la cual fue muy gratificante en los momentos de mayor estrés.



## DEDICATORIAS

*“La naturaleza benigna provee de manera  
que en cualquier parte halles algo que aprender”.*

Leonardo Da Vinci

*“La naturaleza nunca hace nada superfluo, nada inútil,  
y sabe sacar múltiples efectos de una sola causa”.*

Nicolás Copérnico

A mi madre, hermana, Migue y mi hermano, por su apoyo en todos los aspectos desde  
que estoy lejos de casa.

A Pólux por ser un excelente amiguito y compañía

A toda mi familia, amigos y compañeros por su apoyo moral durante estos años lejos de  
casa.



---

## ÍNDICE

LISTADO DE FIGURAS .....	V
LISTADO DE CUADROS .....	XII
ABREVIATURAS .....	XIII
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO I .....</b>	<b>5</b>
ANTECEDENTES .....	5
1. LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS .....	6
2. LAS SEMILLAS DE <i>TILLANDSIA</i> .....	8
3. LA GERMINACIÓN EN LAS SEMILLAS DE <i>TILLANDSIA</i> .....	9
4. EL CRECIMIENTO EN LAS ESPECIES DE <i>TILLANDSIA</i> .....	10
5. INFLUENCIA DE LAS PROPIEDADES DE LA CORTEZA DE LOS ÁRBOLES HOSPEDEROS EN LAS EPÍFITAS .....	12
6. LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN EL PARQUE NACIONAL DE DZIBILCHALTÚN .....	13
7. LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA .....	15
JUSTIFICACIÓN .....	16
OBJETIVOS .....	18
DISEÑO EXPERIMENTAL .....	19
BIBLIOGRAFÍA .....	22
<b>CAPÍTULO II .....</b>	<b>31</b>
WATER TABLE DEPTH MAY INFLUENCE THE ASYMMETRIC ARRANGEMENT OF EPIPHYTIC BROMELIADS IN A TROPICAL DRY FOREST .....	31

---

2.1. INTRODUCTION.....	32
2.2. MATERIALS AND METHODS.....	34
2.3. RESULTS.....	38
2.4. DISCUSSION.....	47
2.5. REFERENCES.....	52
<b>CAPÍTULO III.....</b>	<b>55</b>
GERMINACIÓN Y SUPERVIVENCIA <i>IN SITU</i> DE DOS ESPECIES DE <i>TILLANDSIA</i> EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA.....	55
3.1. INTRODUCCIÓN.....	55
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	57
3.3. RESULTADOS.....	62
3.4. DISCUSIÓN.....	69
3.5 BIBLIOGRAFÍA.....	74
<b>CAPÍTULO IV.....</b>	<b>79</b>
EFFECTO DE LA CORTEZA DE POTENCIALES HOSPEDEROS SOBRE LA GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES DE <i>TILLANDSIA</i> .....	79
4.1. INTRODUCCIÓN.....	79
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	83
4.3. RESULTADOS.....	92
4.4. DISCUSIÓN.....	101
4.5. BIBLIOGRAFÍA.....	105

---

<b>CAPÍTULO V.....</b>	<b>109</b>
VARIATION IN SEED TRAITS OF 12 SPECIES OF <i>TILLANDSIA</i> (BROMELIACEAE) ACROSS A PRECIPITATION GRADIENT .....	109
5.1. INTRODUCTION.....	109
5.2. MATERIALS AND METHODS.....	112
5.3. RESULTS.....	117
5.4. DISCUSSION.....	126
5.5. REFERENCES.....	131
<b>CAPÍTULO VI.....</b>	<b>137</b>
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES .....	137
6.1. DISTRIBUCIÓN ASIMÉTRICA DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA .....	137
6.2. ATRIBUTOS DE LAS SEMILLAS DE ESPECIES DE <i>TILLANDSIA</i> .....	139
6.3. IMPORTANCIA DEL MICROAMBIENTE SOBRE LAS EPÍFITAS .....	141
6.4. ¿ES IMPORTANTE LA ESPECIE DEL ÁRBOL HOSPEDERO PARA LAS EPÍFITAS? .....	143
6.5. PERSPECTIVAS.....	145
6.6. BIBLIOGRAFÍA .....	147
<b>ANEXO 1.....</b>	<b>151</b>
<b>ANEXO 2.....</b>	<b>152</b>



---

## LISTADO DE FIGURAS

- Figura 1.1** Diseño metodológico utilizado para el desarrollo de cada capítulo de este trabajo ..... 22
- Figure 2.1** Map of the study area in Dzibilchaltún National Park, Yucatan, Mexico..... 35
- Figure 2.2** Relation between epiphytic bromeliad abundance and (a), tree abundance (b) mean tree diameter at breast height (DBH), and (c) tree abundance per plot in relation to the distance to the cenote (water hole). Symbols represent each 10 x 10 m plot. Regressions (a) and (b) were significant at  $P < 0.05$ ; regression (c) was not significant. .... 38
- Figure 2.3** Height of crown base from ground of tree species from plots close to and far from the cenote (with and without bromeliads, respectively). *Black bars* show data for plots far from the cenote ( $N = 67$  trees, plots without bromeliads); *white bars* show data for plots near the cenote ( $N = 72$  trees, plots with high bromeliad abundance). Species shown are *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Thouinia paucidentata* Radlk., *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Malpighia emarginata* DC., *Phyllostylon brasiliense* Capan. Asterisks denote significant differences in crown base height from ground within each species at  $P < 0.05$ . .... 40
- Figure 2.4** Nighttime relative humidity during the first and the sixth week into the early dry season (October to November 2012) for two host species, *Gymnopodium floribundum* and *Pithecellobium dulce*, far from (*black bars*) and close to (*white bars*) the cenote. The species contrast in canopy width, with *G. floribundum* having a narrower canopy than *P. dulce*. Bars show the mean nighttime relative humidity  $\pm$  SE, asterisks denote significant differences ( $P < 0.05$ ) within each species among trees that are far from and close to the cenote. Regressions show the differences in relative humidity (RH) close to and far from the cenote trees of both *G. floribundum* (*closed circles*) and *P. dulce* (*open triangles*).

---

Regressions: *G. floribundum* beta = 0.579,  $R^2 = 0.335$ ,  $P = 0.001$ ; *P. dulce* beta = 0.577,  $R^2 = 0.333$ ,  $P = 0.001$ ..... 41

**Figure 2.5** Relation between the ratio of epiphytic bromeliads per tree species and the ratio of tree substrate per tree species. Tree substrate is defined as the sum of all diameters at breast height of each species located within plots that have epiphytic bromeliads. The *solid line* represents the regression of the data; the *broken line* represents a 1:1 relation, which assumes random use of available substrate on the different tree species. The tree species labeled are *Caesalpinia gaumeri* Greenm., *Gymnopodium floribundum*, *Phyllostylon brasiliense*, *Pithecellobium dulce*, *Senna atomaria* (L.) Irwin & Barneby. Regression was significant ( $P < 0.01$ ). Values are means of the plots where each tree species was found and standard error. .... 43

**Figure 2.6** Ordination biplot of the canonical correspondence analysis showing four epiphytic bromeliad species of the dry forest of Dzibilchaltún in relation to tree traits and site influence. Constraining environmental variables (tree traits and site) are indicated by vectors. Species ordination scores are indicated with triangles. Environmental variable codes are BT, bark texture; DBH, diameter at breast height; DC, distance from the cenote; TH, tree height. *T. balbi*, *Tillandsia balbisiana*; *T. brach*, *Tillandsia brachycaulos*; *T. recur*, *Tillandsia recurvata*; *T. schie*, *Tillandsia schiedeana*..... 44

**Figure 2.7** Nighttime relative humidity among three vertical strata of host tree species with a narrow (*Gymnopodium floribundum*) and a wide (*Phyllostylon brasiliense*) canopy during the wet (**a**) and late dry (**b**) seasons (August 2009 and April 2010, respectively). The strata were characterized at 4.5 m (*open bars*), 3 m (*closed bars*) and 1.5 m (*dashed bars*). Means and standard errors are shown. Columns showing the same letter are not statistically different; comparisons were made within each season. .... 47

**Figura 3.1** Representación del sitio de estudio donde se muestra la ubicación de los individuos de *Pithecellobium dulce* (círculos) en el microambiente lejos (> 700m)



---

y cerca del cenote (< 100m). Mapa elaborado por C. Espadas y modificado de Chilpa-Galván, 2011. Escala 1:40.000, los números en el marco del mapa indican las coordenadas en UTM del sitio de estudio. ....	58
<b>Figura 3.2</b> Bromeliáceas epífitas tipo atmosféricas: a) <i>Tillandsia brachycaulos</i> , b) <i>Tillandsia yucatanana</i> . Fotografías realizadas en la selva baja caducifolia.....	59
<b>Figura 3.3</b> Representación de la a) arquitectura de <i>Pithecellobium dulce</i> especie hospedera en la selva baja caducifolia, b) corteza del árbol y c) semillas de <i>Tillandsia yucatanana</i> adheridas a la corteza por medio de su coma plumosa (flechas amarillas). Fotografías realizadas en la selva baja caducifolia.....	60
<b>Figura 3.4</b> Imágenes que muestran la depredación de semillas de <i>Tillandsia</i> en individuos de <i>Pithecellobium dulce</i> cerca del cenote. a) semillas de <i>Tillandsia yucatanana</i> adheridas a la corteza arbórea de <i>P. dulce</i> por medio de resistol y tul blanco. b) se muestra el tul desgarrado indicado por polígonos verdes y sin semillas de <i>T. yucatanana</i> , c y d) se muestra la depredación de semillas donde se aprecia la testa desgarrada, semillas germinadas donde el embrión fue extraído y de plántulas a pocos días de emergencia de <i>T. yucatanana</i> , indicados por flechas. ....	64
<b>Figura 3.5</b> Porcentaje de germinación acumulada de semillas de <i>T. brachycaulos</i> y <i>T. yucatanana</i> sobre la corteza de <i>P. dulce</i> considerando la ubicación del árbol en dos microambientes (cerca y lejos del cenote). Las observaciones fueron registradas por 32 días, del 18 de julio al 18 de agosto de 2014. Los datos representan el promedio $\pm$ ES ( $N = 60$ semillas por especie). Las letras indican diferencias significativas entre los microambientes (ANOVA anidado; $P < 0.05$ ) no así entre las especies de <i>Tillandsia</i> . ....	65
<b>Figura 3.6</b> Porcentaje de semillas y plántulas en diferentes etapas de la vida: a) <i>Tillandsia brachycaulos</i> y b) <i>Tillandsia yucatanana</i> en dos microambientes (cerca / lejos) respecto al cenote en una selva baja caducifolia. Entre cada etapa ocurrieron eventos de depredación ( <i>flechas continuas</i> ), desecación de semillas ( <i>flechas discontinuas</i> ) y mortalidad de plántulas ( <i>flechas punteadas</i> ). ....	66
<b>Figura 3.7</b> Porcentaje de establecimiento acumulado de plántulas en un tiempo de siete	

---

meses: a) *Tillandsia brachycaulos* y b) *Tillandsia yucatanana* en dos microambientes (cerca / lejos) respecto al cenote en una selva baja caducifolia. Las flechas señalan procesos que contribuyen a la mortalidad de manera importante, depredación (*flechas continuas*) y mortalidad de plántulas (*flechas punteadas*). ..... 68

**Figura 3.8** Porcentaje de la permanencia de plántulas de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* en un período de siete meses, bajo dos microambientes (Lejos y Cerca del cenote). Los datos representan promedio  $\pm$  ES. ANOVA de dos vías;  $P < 0.05$ . Los valores de permanencia cerca del cenote son cero, por ello no se muestra la barra en la figura. .... 69

**Figura 4.1** Representación del sitio de estudio donde se muestra la ubicación de los individuos de *Phyllostylon brasiliense* (*cuadrados*) y *Lysiloma latisiliquum* (*triángulos*), así como su distribución mediante polígonos dentro de la selva baja caducifolia. Mapa elaborado por C. Espadas y modificado de Chilpa-Galván, 2011. Escala 1:40.000, los números en el marco del mapa indican las coordenadas en UTM del sitio de estudio. .... 84

**Figura 4.2** Representación de la corteza de las especies arbóreas. Árboles hospederos (a) *Gymnopodium floribundum* y (b) *Phyllostylon brasiliense*. Árboles no hospederos: (c) *Lysiloma latisiliquum*, (d) *Mimosa bahamensis* (imagen izquierda muestra la corteza del tronco joven que es lisa e imagen derecha muestra la corteza del tronco maduro que es rugosa), (e) *Trichilia glabra*. Fotografías: a y c realizadas en Jardín Botánico de CICY; b, d y e realizadas en la selva baja caducifolia. .... 87

**Figura 4.3** Capacidad de Retención de Agua (CRA) de la corteza de cinco especies de árboles. Barras negras muestran a los árboles no hospederos y las barras blancas indican a los árboles hospederos. Valores promedio  $\pm$  ES. ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ . .... 93

**Figura 4.4** Porcentaje de germinación acumulado de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia*

---

*yucatan* sobre la corteza de cinco especies arbóreas, bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las especies de *Tillandsia* con las especies arbóreas en condición de alta HR (AHR), ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ . La condición de baja HR (BHR) no fue favorable para la germinación de las especies de *Tillandsia*. Valores expresados en porcentaje  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas. .... 94

**Figura 4.5** Crecimiento acumulado de plántulas de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatan* con un año de vida, representado mediante la longitud de la hoja más larga y la producción foliar bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las especies de *Tillandsia* con el sustrato de las especies arbóreas, ANOVA factorial;  $P < 0.05$ . La condición de alta HR presentó las condiciones más favorables para el crecimiento de ambas especies de *Tillandsia*. Valores expresados en promedio  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas. .... 96

**Figura 4.6** Porcentaje de supervivencia de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatan* sobre la corteza de cinco especies arbóreas, bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las especies de *Tillandsia* con las especies arbóreas, ANOVA factorial;  $P < 0.05$ . La condición de alta HR fue favorable para la supervivencia de *T. yucatan*. Valores expresados en porcentaje  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas. .... 97

**Figura 4.7** Tasa de crecimiento relativo de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatan* sobre la corteza de cinco especies arbóreas, bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las *Tillandsia* con las especies arbóreas. ANOVA factorial;  $P < 0.05$ . La condición de baja HR fue favorable para el crecimiento de las plántulas de *T. brachycaulos*. Valores expresados en promedio  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas. .... 98

---

**Figura 4.8** Porcentaje de germinación acumulado (a) y Porcentaje de establecimiento de plántulas (b) de dos especies de *Tillandsia* sobre la corteza de *L. latisiliquum* (no hospedero) y *P. brasiliense* (hospedero) bajo condiciones naturales. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas entre las especies arbóreas, ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ , no así entre las especies de *Tillandsia*. Valores expresados en porcentaje  $\pm$  ES. .... 100

**Figure 5.1** Photomicrograph seed 12 species of *Tillandsia* from a precipitation gradient in the Yucatan peninsula: seeds of A) *T. brachycaulos*; B) *T. juncea*; C) *T. polystachia*; D) *T. recurvata*; E) *T. schiedeana*; F) *T. yucatanana*; seeds within capsule of G) *T. recurvata*; H) schematic representation of the seed of *T. recurvata* with plumose coma deployed; I) seeds within capsule of *T. yucatanana* and J) schematic representation of the seed of *T. yucatanana* with plumose coma deployed. S – seed, PC – plumose coma, C – capsule. Scale bar corresponds to 2 mm for the seeds and 2 cm for the capsules (G and I)..... 119

**Figure 5.2** Seeds fall speed of six *Tillandsia* species. Data are percentages and error bars represent standard error ( $N =$  six species,  $n = 50$  seeds, one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ). ..... 120

**Figure 5.3** Relation between the percent of embryo and the seed mass of 11 species of *Tillandsia*. Data are means ( $N = 4$ ). *Tillandsia recurvata* is missing, because its coma morphology differed from that of the other eleven species. .... 122

**Figure 5.4** Photomicrographs of seeds of six species of *Tillandsia*: A) seed coat of *T. recurvata*; B) detail of a hair of the plumose coma of *T. schiedeana*; C) starch granules in cotyledon of *T. recurvata*; D) starch granules in endosperm of *T. schiedeana*; E) starch granules under polarized light in endosperm of *T. brachycaulos*; F) starch granules and crystals (yellow arrows) in endosperm of *T. juncea*; G) structures containing proteins and polysaccharide (proteins in blue and polysaccharides in magenta) in endosperm of *T. polystachia*; and H) proteins in cotyledon of *T. yucatanana*; I) lipid reserves (red) in hypocotyledon region of *T. recurvata*; and J) lipid reserves in the epidermis of the endosperm

---

of *T. yucatanana*. H– Hair, SC – seed coat, E – embryo, En – endosperm, Hr – hypocotyledon region, R – radicle, Ee – Endosperm epidermis. Figures A and B were obtained with scanning electron microscopy, C – D, G – J with light microscopy, using polarized light in figures E and F..... 123

**Figure 5.5** Cumulative germination of seeds of 12 species of *Tillandsia* over 16 days ( $N = 30$  seeds). Letters denote significant differences among the *Tillandsia* species, ANOVA factorial,  $P < 0.05$ . Data are percentages  $\pm$  SE, in most cases SE bars are smaller than the symbol..... 124

**Figure 5.6** Germination to 50 % of 12 *Tillandsia* species ( $N = 30$  seeds). Different letters denote significant differences among species, one-way ANOVA,  $P < 0.05$ . Data are percentages and error bars represent standard error..... 125

**Figure 5.7** Relationship between A) coma length, B) seed mass, C) embryo area, D) endosperm area, E) germination to 50 % and F) seed fall speed and the average precipitation where the species is present. *Tillandsia recurvata* is missing in panel A, B and E because its coma morphology differed from that of the other species. .... 126

---

## LISTADO DE CUADROS

<b>Table 2.1</b> Tree traits in plots with high (>50), low (<10) and zero abundance of epiphytic bromeliads in the seasonally dry forest of Dzibilchaltún. ....	39
<b>Table 2.2</b> Total number of adult individuals of each epiphytic bromeliad species and the percentage of individuals of each species in each vertical zone in the canopy strata of the tropical dry forest of Dzibilchaltún. ....	42
<b>Table 2.3</b> Mean values ( $\pm$ SE) for microclimatic variables at three vertical zones in the strata of a narrow–canopy host tree ( <i>Gymnopodium floribundum</i> ) and wide–canopy host ( <i>Phyllostylon brasiliense</i> ) during the wet (August) and late dry (April) seasons 2009–2010. ....	46
<b>Cuadro 3.1</b> Condiciones abióticas de una selva baja caducifolia a inicios de la temporada de lluvia. ....	63
<b>Cuadro 4.1</b> Condiciones abióticas bajo el dosel de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia a inicios de la temporada de lluvia. ....	99
<b>Table 5.1</b> Ecological characteristics of 12 species of <i>Tillandsia</i> from Yucatan peninsula. ....	113
<b>Table 5.2</b> Seed and coma length and ratio of 12 species of <i>Tillandsia</i> along a rainfall gradient in Yucatan peninsula. Data are means $\pm$ SE, N = 50. ....	118
<b>Table 5.3</b> Percent cross sectional area of seed occupied by the cotyledon and the endosperm in 12 <i>Tillandsia</i> species, and location and type of nutritional reserves. N = 4. ....	121

---

## ABREVIATURAS

$e$	Presión de vapor
$e_s$	Presión parcial de saturación de vapor de agua
moles $m^{-2} d^{-1}$	Moles por metro cuadrado por día
$e$	Déficit de presión de vapor
$t$	Delta tiempo
	$P_i$
AHR	Alta Humedad Relativa
ATP	Adenosina trifosfato
BHR	Baja Humedad Relativa
C	Capsule (en inglés) = Cápsula
C/L cenote	Cerca/Lejos del cenote
CAM	Metabolismo Ácido de las Crasuláceas o Crassulacean Acid Metabolism
PC	Plumose coma (en inglés) = Coma plumosa
$CO_2$	Dióxido de carbono
CRA	Capacidad de Retención de Agua
DFF	Densidad de flujo de fotones
E	Embryo (en inglés) = Embrión
$E_e$	Endosperm epidermis (en inglés) = Epidermis del endospermo
En	Endospermo (en inglés) = Endospermo
ES	Error estándar
FAA	Formaldehido, ácido acético, alcohol etílico
FFF	Flujo de Fotones para la Fotosíntesis
H	Hair (en inglés) = Cabello
h	Altura (Fórmula del volumen de un cilindro)
Hr	Hypocotyledon región (en inglés) = Región hipocotiledón
KPa	Kilopascales
ln	Logaritmo natural
MEB	Microscopio Electrónico de Barrido
NADPH	Dinucleótido de nicotinamida–adenina fosfato
R	Radicle (en inglés) = Radícula
r	Radio (volumen de un cilindro)

---

RGR	Relative Growth Rate (en inglés) = Tasa de crecimiento relativo
RUBISCO	Ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa
S	Seed (en inglés) = Semilla
SC	Seed coat (en inglés) = Testa
T	Temperatura
UTM	Universal Transverse Mercator (en inglés) = sistema de coordenadas universal transversal de Mercator
v	Volumen
W <sub>D</sub>	Dry weight (en inglés) = Peso seco
W <sub>F</sub>	Fresh weight (en inglés) = Peso fresco



---

## RESUMEN

Las epífitas presentan una gran variedad de formas de vida y de estrategias fisiológicas que les han permitido ocupar una gran diversidad de ambientes. Para comprender cómo se distribuyen las bromeliáceas epífitas en un determinado tipo de vegetación, se investigaron diferentes factores. 1) Se estudió la distribución horizontal (distribución de las especies hospederas en la selva baja caducifolia) y vertical (distribución en el árbol hospedero) de las bromeliáceas epífitas adultas en una selva baja caducifolia, que sirvió como marco referencial para investigar los mecanismos de establecimiento de dos especies de bromeliáceas epífitas. 2) Se estudió el establecimiento (germinación y crecimiento de la plántula) de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatana* en diferentes especies arbóreas (dos especies hospederas y una no hospedera) que difieren en disponibilidad de agua proveniente del manto freático, indicado por la cercanía a un cenote y que propicia condiciones microambientales distintas en la selva baja caducifolia. 3) Se evaluó la germinación y el crecimiento *ex situ* de semillas de *T. brachycaulos* y *T. yucatana* en secciones de ramas de especies arbóreas (dos especies hospederas y tres no hospederas) considerando diferencias en la textura y en la capacidad de retención de agua de sus cortezas. 4) Se evaluaron las características morfo-anatómicas de las semillas de doce especies de *Tillandsia* que se distribuyen en la selva baja caducifolia, la mediana subcaducifolia y subperennifolia en la península de Yucatán. El sitio de estudio principal fue la selva baja caducifolia en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Los resultados mostraron que los individuos adultos de las bromeliáceas epífitas se distribuyen preferencialmente en las especies arbóreas ubicadas en los cuadrantes cercanos al cuerpo de agua (cenote), donde el manto freático es más somero, y donde se registró una mayor humedad relativa nocturna, particularmente durante la transición de la temporada de lluvias a la temporada de sequía; lo cual podría disminuir la tasa de transpiración de las epífitas y ayudar a su supervivencia durante la sequía. Existieron especies arbóreas con gran cantidad de bromeliáceas epífitas (hospederos) y especies en las que no se encontró ninguna epífita (no hospederos). Sin embargo, cerca del cenote la distribución de las bromeliáceas epífitas fue directamente proporcional a la abundancia y tamaño de los árboles, sin importar la especie hospedera. Los experimentos de germinación tanto *in situ* como *ex situ* mostraron una germinación más alta de las semillas sobre la corteza de especies consideradas como no hospederas (i.e. *Trichilia glabra* y *Lysiloma latisiliquum*),

---

---

pero la supervivencia de plántulas fue significativamente menor que en las especies consideradas hospederas. Adicionalmente, las condiciones microambientales de las cámaras de germinación también influyeron sobre la germinación, siendo *T. brachycaulos* más sensible a la desecación. En el experimento *in situ* se observó que la depredación de semillas y plántulas en las especies arbóreas cercanas al cenote, tuvo un impacto negativo mayor que otros factores en el establecimiento de ambas especies de *Tillandsia*. Al comparar entre especies de epífitas se encontró que *T. yucatanana* tuvo una rápida germinación bajo el primer evento de precipitación, lo cual no fue benéfico para los individuos de esta especie, probablemente debido a que la lluvia fue aislada y seguida por varios días secos. En contraste, el comportamiento de las semillas de *T. brachycaulos* fue más conservador, germinando cuando las lluvias fueron más continuas, lo que garantizó una menor tasa de mortalidad en las plántulas. Al analizar las 12 especies de *Tillandsia*, se encontró que aquellas que habitan en sitios más secos, presentaban semillas más grandes, con un mayor porcentaje de germinación, con una coma más larga y un menor radio de endospermo: embrión. No se encontraron diferencias significativas en las sustancias de reserva entre especies, con la excepción de *Tillandsia recurvata* que presentó diferencias en la morfología de la coma plumosa y ausencia de endospermo. Se concluye que las bromeliáceas epífitas en el sitio de estudio se ven afectadas principalmente por las condiciones meso y microambientales, que resultan en diferencias estacionales particulares de una localidad y en diferencias a nivel de parches dentro de cada localidad (cerca o lejos del cenote). Estas condiciones son más relevantes que las encontradas entre diferentes hospederos, sin embargo, la supervivencia si se vió influenciada, aunque en menor grado, por las diferencias físicas entre las cortezas y posiblemente por las diferencias microambientales dadas por el dosel. La fase de germinación que se da durante la temporada de lluvias, es afectada por la distribución de los eventos de precipitación (esporádicos o continuos). Por otro lado, las especies de *Tillandsia* presentan diferencias en cuanto a su velocidad y tasa de germinación, así como en la estructura de las semillas que pueden relacionarse con su éxito bajo diferentes regímenes de precipitación.

---

---

## ABSTRACT

Epiphytes have a variety of life forms and physiological strategies that are concomitant with the great diversity of environments they inhabit. To understand how the epiphytic bromeliads are distributed in a particular type of vegetation, different factors were investigated. 1) We studied the horizontal (distribution among host species in the deciduous forest) and vertical (distribution in strata within the host tree) distribution of adult epiphytic bromeliads in a deciduous forest, which served as a framework for investigating the mechanisms of establishment of two species of epiphytic bromeliads. 2) We studied the establishment (germination and seedling growth) of *Tillandsia brachycaulos* and *Tillandsia yucatanana* in different tree species (two hosts and one non-host species) that differ in availability of water from the water table, indicated by the closeness to a cenote, which fosters different microenvironmental conditions in the deciduous forest. 3) We evaluated *ex situ* germination and growth of *T. brachycaulos* and *T. yucatanana* seeds in severed branches of five tree species (two host species and three non-host) considering differences in texture and the water holding capacity of bark. 4) We evaluated the morpho-anatomical features of seeds from 12 *Tillandsia* species that are distributed in the tropical deciduous, semi-deciduous and semi-evergreen forests in the Yucatán peninsula. The main study site was the tropical deciduous forest in the National Park of Dzibilchaltún. Results showed that adult individuals of epiphytic bromeliads were preferentially distributed in the tree species in quadrants close to the body of water (cenote) at Dzibilchaltún, where the water table is shallow. Close to the cenote, higher nighttime relative humidity was recorded, particularly during the transition from the wet to the dry season, which could decrease the rate of transpiration of epiphytes and contribute to higher drought survival rates. Some tree species (hosts) had a lot of epiphytic bromeliads while in others no epiphytes were found (non hosts). Close to the cenote the distribution of epiphytic bromeliads was directly proportional to the abundance and size of the trees, regardless of the species. Both *in situ* and *ex situ* germination experiments showed higher germination on the bark of species considered as non-hosts (i.e. *Trichilia glabra* and *Lysiloma latisiliquum*), however, the survival of *Tillandsia* seedlings in non-host species was significantly lower than in host species. Additionally, the microenvironmental conditions also influenced germination, with *T. brachycaulos* being more sensitive to desiccation as shown by reduced germination. In the *in situ* experiment, predation of seeds and seedlings close to the cenote had a greater impact on the

---

---

establishment of both species of *Tillandsia* than all other factors. When comparing among epiphytic species, *T. yucatanana* had rapid germination under the first precipitation event, which was not beneficial in this case, probably because the precipitation event turned out to be an isolated one and followed by several dry days. In contrast, the behavior of the seeds of *T. brachycaulos* was more conservative and only germinated when the rains were more continuous, ensuring lower seedling mortality. When analyzing the 12 species of *Tillandsia*, it was found that those confined to the drier sites had larger seeds, with a higher germination percentage, with a longer coma and a smaller radius of endosperm: embryo. No significant differences were found in the reserve substances between species, with the exception of *Tillandsia recurvata* which differed in the morphology of the coma and in the absence of an endosperm. In conclusion, the epiphytic bromeliads of tropical deciduous forests are affected mainly by the meso and micro-environmental conditions, resulting in particular seasonal differences from one locality and patch level differences within each locality (close to or far from the cenote). These conditions are more relevant for survival than those found among different hosts and between vertical strata within a tree. Survival can also be influenced by the physical differences between the bark types. The germination phase, which occurs during the wet season is affected by the distribution of precipitation events (sporadic or continuous). On the other hand, *Tillandsia* species differ in their speed and percent of germination and seed structure, all of which can be related to their success under different rainfall patterns.

---

## INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas se observan diversas interacciones bióticas, las cuales son importantes para determinar la estructura y dinámica de la comunidad (Martínez y García-Franco, 2008). Dentro de los ecosistemas tropicales destacan las epífitas, las cuales son plantas no parásitas que utilizan otras plantas (usualmente árboles y arbustos), como punto de apoyo para su germinación y crecimiento, sin tener contacto directo con los haces vasculares de los hospederos (Benzing, 1998; Lüttge, 1989). Algunos autores describen esta asociación como *comensalismo*, siendo la epífita beneficiada sin dañar al hospedero (Martínez y García-Franco, 2008; Lüttge, 1989) y otros como *mutualismo*, donde el árbol proporciona un hábitat a la epífita, y ésta a su vez, sirve de hábitat a la microfauna, por ejemplo hormigas, y éstas brindan protección a la epífita y al árbol ante la herbivoría (Benzing 1998; Dejean *et al.*, 1995).

Las epífitas representan cerca del 10 % de todas las plantas vasculares con aproximadamente 30,000 especies y en algunos ecosistemas representan el 25 % del total de las especies vasculares, con una amplia diversidad en sus formas de vida (Zotz, 2013; Nieder *et al.*, 2001; Benzing, 1990; Gentry y Dodson, 1987), donde el mayor número de especies epífitas pertenecen a las siguientes familias Araceae, Bromeliaceae, Polypodiaceae y Orchidaceae (Benzing, 1990). Dentro de las epífitas de la familia Bromeliaceae Juss. destaca el género *Tillandsia* L. que comprende una amplia gama de formas de vida, incluidas en tres tipos: tanque, atmosférica (Benzing, 1998) y nebulofita (Reyes-García *et al.*, 2012) y de las cuales se han realizado varios estudios sobre su fisiología (González-Salvatierra *et al.*, 2010; Reyes-García *et al.*, 2008; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Medina, 1974), estructura poblacional (Mondragón *et al.*, 2004), ecología (Cascante-Marín *et al.*, 2008; Bernal *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002; Dejean *et al.*, 1995; Pittendrigh, 1948) y filogenia (Givnish *et al.*, 2007; Smith y Downs ,1977).

Para que una especie de *Tillandsia* tenga éxito, es decir, que alcance una edad reproductiva y se reproduzca mediante descendencia (producción de semillas), intervienen diversos factores, desde ontogénicos, fisiológicos, ambientales y ecológicos. Su ciclo de vida inicia con la dispersión de las semillas, ubicadas en la infrutescencia de la planta madre

## INTRODUCCIÓN

---

(fuente), donde pequeñas corrientes de aire la desplazan hacia un sustrato (que por lo regular es la corteza de un árbol, distribución horizontal) adhiriéndose a éste por medio de su coma plumosa (Benzing, 2000). En esta etapa intervienen las *propiedades físicas* del árbol, como la arquitectura, la rugosidad de la corteza, la orientación y grosor de las ramas (Bernal *et al.*, 2005; Mehltreter *et al.*, 2005; Hernández-Rosas, 2000), así como del alcance de la semilla, serán determinantes para su éxito en su distribución vertical en el árbol hospedero.

Con la adherencia de la semilla en la corteza arbórea, y ante la presencia de agua (pluvial), el proceso de germinación en las especies de *Tillandsia* inicia cuando la semilla entra en contacto con el agua, de un evento lluvioso (Montes-Recinas *et al.* 2012), proceso que es influenciado por la escorrentía (observación personal) y la capacidad de retención de agua de la corteza (Valová y Bielešová, 2008). La absorción de agua por la semilla seca culmina cuando parte del embrión, el hipocotilo visible penetra rompiendo la testa, lo que se conoce como "germinación visible" (Sosa-Luría *et al.*, 2012; Herrera *et al.*, 2006; Lambers *et al.* 1998; Bewley, 1997). La semilla de estas epífitas cuenta con un paquete de reservas alimenticias que la hace independiente de los recursos ambientales para su supervivencia, donde los requerimientos de agua, oxígeno y una temperatura adecuada, son indispensables para la germinación y el establecimiento (Bewley, 1997).

Mientras ocurren los eventos anteriores, se involucra otro factor, el *microambiente* que propicia el árbol (luz, humedad relativa y temperatura; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade *et al.*, 2004), el cual también podría favorecer el desarrollo de la futura plántula, propiciando la formación y crecimiento de hojas y raíces, y su posterior establecimiento. Además de lo anterior, es importante considerar la distribución del árbol hospedero en un determinado hábitat, tanto en una meso–escala (tipo de vegetación) como micro–escala (disposición en el tipo de vegetación; Benavides *et al.*, 2011). Todo lo anterior, en conjunto, brindará las condiciones propicias para que la plántula pueda alcanzar una edad reproductiva e inicie nuevamente el ciclo.

La península de Yucatán se destaca por ser el hábitat de al menos 21 especies de *Tillandsia* (Ramírez *et al.*, 2004) que se encuentran distribuidas en sus diversos tipos de vegetación. Estos tipos de vegetación están determinados por un gradiente de precipitación, teniendo matorral de dunas costeras y manglares en la parte norte (~ 500 mm

de precipitación media anual), pasando por las selvas bajas caducifolias hasta las selvas altas sub-perennifolias y perennifolias en el sur (~1200 mm de precipitación media anual; Orellana *et al.* 1999). Las selvas tropicales secas de la península de Yucatán han sufrido diversas alteraciones debido a las actividades antropogénicas, destacando la deforestación para uso agrícola y el incremento de asentamientos humanos (Trejo y Dirzo, 2002). Debido a estas modificaciones en el hábitat, las especies de *Tillandsia* (bromeliáceas epífitas) se encuentran sujetas a ambientes más estresantes de luz y a una menor disponibilidad de humedad y agua (Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Benzing, 1990).

A pesar de que se conocen diversos aspectos de la vida de las especies de *Tillandsia*, todavía falta mucho por descubrir, dado que la mayoría de estos trabajos se enfocan a ejemplares adultos y se centran en la parte ecológica o fisiológica o en la dinámica poblacional (con trabajos en campo o laboratorio). Son pocos los estudios que involucran aspectos fisiológicos con la ecología y la dinámica poblacional, sobre todo en los primeros estadios de vida (semillas y plántulas), donde las plántulas de las epífitas son muy vulnerables a cambios drásticos en el ambiente y que por ello, se pueda estar limitando la distribución de las epífitas.

El propósito de este trabajo fue estudiar la distribución horizontal (distribución espacial del árbol hospedero en el tipo de vegetación) y vertical (distribución de las epífitas dentro del árbol hospedero) de ejemplares adultos de bromeliáceas epífitas. Así como estudiar la influencia del meso y el microambiente (dado por las especies hospederas), de acuerdo a la proximidad que puedan tener con el manto freático en una selva baja caducifolia. Adicionalmente, se evaluó la germinación de semillas y crecimiento de plántulas de especies de *Tillandsia* en diversos tipos de corteza de especies arbóreas (hospederas y no hospederas) bajo condiciones semi-controladas y condiciones naturales. Además, se caracterizó la morfología y anatomía de las semillas de especies de *Tillandsia* a través del gradiente de precipitación que se muestra en la península de Yucatán.





## CAPÍTULO I

### ANTECEDENTES

Las epífitas son elementos importantes en los ecosistemas tropicales y habitan en desiertos, dunas costeras, manglares, y bosques secos y siempre verdes (Gentry y Dodson, 1987), donde en algunos ecosistemas representan un 30 % de la biomasa foliar (Nadkarni, 1984). Así mismo, contribuyen en la dinámica funcional de los ecosistemas, teniendo un papel importante en el reciclaje de nutrientes y la captura de agua (Coxon y Nadkarni, 1995; Benzing, 1990) además de ser el hábitat de una gran diversidad de microfauna (Benzing, 1990). Las raíces de algunas especies de epífitas, por ejemplo de las bromeliáceas epífitas adultas presentan una función mecánica, ya que a través de sus hojas obtienen el agua por medio de la humedad atmosférica y nutrientes de las hojas caídas del dosel y polvo que se acumula sobre la roseta (Benzing, 1990).

Algunos estudios se han enfocado en los filtros o eventos limitantes de la distribución de las epífitas, tales como la ecofisiología de las semillas (dispersión, anclaje y germinación; Cascante-Marín *et al.*, 2008; Bernal *et al.*, 2005; Hietz *et al.*, 2002) y de las plántulas (crecimiento y establecimiento), así como la variabilidad fisiológica y ecológica que presenta cada especie. En condiciones naturales, se ha observado que las plántulas de epífitas en sus primeros meses de vida se pueden adecuar a las condiciones ambientales del tipo de vegetación (Bader *et al.* 2009; Winkler *et al.*, 2007). Sin embargo, en experimentos de germinación y supervivencia de plántulas tanto en condiciones naturales como en condiciones controladas, se ha encontrado un patrón similar, donde durante el primer año la tasa de supervivencia es mínima en condiciones naturales (Bader *et al.* 2009; Goode y Allen, 2009). En conjunto, los factores ambientales, la morfología y la fisiología propia de la epífita, determinan lo que la planta necesita para crecer (incremento de biomasa), establecerse (desarrollo de raíces) y ser una planta adulta con el potencial de reproducirse y dejar descendencia viable (semillas o brotes) para que la especie perdure en un determinado tipo de vegetación (Lambers *et al.*, 1998).

### 1. LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS

La familia Bromeliaceae constituye un grupo monofilético de monocotiledóneas con especies epífitas y terrestres (Givnish *et al.*, 2007), donde la subfamilia *Tillandsioideae* se caracteriza porque las semillas presentan comas plumosas que facilitan su dispersión anemócora (Givnish *et al.*, 2007; Smith y Downs, 1974). Esta familia es exclusiva de los trópicos y subtrópicos de América y con una sola especie al oeste de África (Acebey *et al.*, 2006; Smith y Downs, 1974), donde su abundancia y diversidad se relacionan directamente con el microambiente, la disponibilidad de luz y la cantidad de lluvia que presenta cada tipo de vegetación (Benzing, 2000). Las epífitas de la subfamilia *Tillandsioideae* (Bromeliaceae) presentan diversas modificaciones estructurales, las cuales se resaltan a continuación:

**a) modificaciones morfológicas:** las *hojas* presentan un arreglo en forma de roseta, similar a un pequeño embudo que le permite retener el agua y que pueda formar un pequeño tanque, de esta manera proporciona una vía alterna en la dinámica del agua y el ciclaje de nutrientes dentro del ecosistema. Aquellas que presentan un tanque bien desarrollado se clasifican dentro del tipo de vida *tanque*, mientras que las que no lo presentan se denominan *atmosféricas*. Las *raíces* en las bromeliáceas epífitas adultas tienen una función mecánica (anclaje) que no causa daño en la corteza del árbol o forofito, dado que no penetra en el sistema vascular, también se adhieren a las rocas (litófitas o rupícolas) o a cables eléctricos (Benzing, 1990).

**b) modificaciones anatómicas:** algunas especies presentan *suculencia*, la cual se debe al engrosamiento de la hoja debido a que el mesófilo presenta un parénquima clorofiliano y la hipodermis o un mesófilo acuoso. Tanto la hipodermis como el mesófilo acuoso son estructuras consideradas para el almacenamiento de agua, y le permiten a la planta una cierta pérdida de agua durante la temporada de sequía sin que el parénquima clorofiliano pierda turgencia; Casaña-Suárez y Jáuregui, 2011). Algunas especies desarrollan *cutículas gruesas* y producen *ceras* que forman una barrera impermeable a la pérdida de agua. Los *tricomas* son escamas foliares que cubren el total de la hoja (envés y haz; Hornung-Leoni 2011), cuya función es la captación y retención de agua y de nutrientes (Lüttge, 2010; Reyes-García y Griffiths, 2009; Reyes-García *et al.*, 2008a; Benzing, 1990). Los tricomas a su vez reflejan la luz protegiendo el fotosistema II ante moderadas intensidades de luz (Pierce, 2007) y ofrecen defensa contra los herbívoros (Benzing, 1976).

**c) modificaciones fisiológicas:** tal vez la más importante sea el desarrollo del llamado metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés), en donde los estomas abren durante la noche para captar el CO<sub>2</sub> con una pérdida mínima de agua, ya que la humedad relativa es más alta durante la noche que durante el día. En la ruta fotosintética CAM, el CO<sub>2</sub> es fijado al fosfoenol piruvato mediante la fosfoenol piruvato carboxilasa, produciendo un ácido de cuatro carbonos (generalmente málico) que es almacenado en las vacuolas. En presencia de luz solar, el CO<sub>2</sub> es entonces extraído del ácido y utilizado en la vía C<sub>3</sub> para formar azúcares (Andrade *et al.*, 2007; Taiz y Zeiger, 2006; Nobel, 1991). En la vía C<sub>3</sub> (presente en la mayoría de las especies de plantas y donde los estomas se mantienen abiertos durante el día) con los estomas cerrados en las plantas CAM, el CO<sub>2</sub> es fijado enzimáticamente por la ribulosa-1, 5-bifosfato carboxilasa (RUBISCO) con una molécula aceptora de cinco carbonos y que genera dos moléculas intermedias de tres carbonos (vía fotosintética C<sub>3</sub>). Esta molécula intermedia (3-fosfoglicerato) es reducida a carbohidrato, en donde se consume ATP y NADPH, los cuales fueron generados fotoquímicamente. El ciclo es completado por la regeneración del aceptor de cinco carbonos (ribulosa-1, 5-bifosfato; Taiz y Zeiger, 2006). La fotosíntesis CAM está presente en las epífitas de sitios más estacionales, o aquellas que tienden a encontrarse en lugares más expuestos (Benzing, 1990).

**d) modificaciones reproductivas:** las bromeliáceas epífitas desarrollan vistosas inflorescencias para la producción de semillas (reproducción sexual) y la mayoría de las especies presentan producción de rametos (reproducción asexual). Posteriormente a la dispersión de semillas, en ocasiones la planta madre muere y en su lugar deja a los rametos (Benzing, 2000). La ubicación de la planta madre (fuente) en el estrato vertical del árbol hospedero, proporciona las condiciones iniciales para el arreglo vertical de las semillas al colonizar otros micrositios, tanto cerca como lejos de la fuente, lo que favorece a la diversidad morfológica y fisiológica de estas epífitas (Chilpa-Galván, 2011; Cervantes *et al.*, 2005). Las abejas son consideradas como polinizadores potenciales de las bromeliáceas epífitas; sin embargo, existen reportes de colibríes y hormigas como visitantes florales de las bromeliáceas epífitas (Ramírez *et al.*, 2004; Benzing, 2000).

### 2. LAS SEMILLAS DE TILLANDSIA

Las semillas del género *Tillandsia* se encuentran protegidas en cápsulas trilobuladas (Benzing, 1990), que en el caso particular de *Tillandsia brachycaulos* Schldl. tiene una longitud de 4 cm (Mondragón y Calvo-Irabien 2006), aunque el tamaño puede variar de una especie a otra; el número de cápsulas es variable tanto entre individuos de la misma especie como entre especies, y la dispersión ocurre casi al final de la temporada de sequía (Benzing, 1990). La producción de semillas varía entre cada especie, por ejemplo *Tillandsia brachycaulos* produce en promedio 150 semillas en cada cápsula (Mondragón y Calvo-Irabien 2006).

La semilla presenta una longitud entre 1 a 2.5 mm y tiene una coma plumosa que facilita su dispersión por el viento al desplegarse en forma de paracaídas (Mondragón y Calvo-Irabien 2006; Benzing, 2000; Madison, 1977). La coma plumosa está constituida por cabellos individuales (Sosa-Luría *et al.*, 2012; Madison, 1977) con imbricaciones (ver Cap. V, Fig. 5.1.), los cuales pueden favorecer en la adhesión a la corteza del árbol, además absorben y conducen el agua hacia la semilla (Wester y Zotz, 2011), lo que favorece al proceso de germinación y contribuye al establecimiento de la plántula en los primeros meses hasta que ésta desarrolle raíces de sostén (estadio más vulnerable; Mondragón *et al.*, 2004; Benzing, 2000).

La semilla en su parte externa se encuentra cubierta por una capa de cabellos que se prolongan hasta la coma plumosa. Por debajo de esta capa, hay una serie de células muertas que contienen espacios vacíos, que se llenan de aire lo que favorece el desplazamiento por el viento (Madison, 1977). La anatomía interna muestra un embrión que siempre se ubica en el extremo opuesto al punto de inserción de la pared del ovario y ocupa entre  $\frac{1}{4}$  al total de la semilla (Sosa-Luria *et al.*, 2012; Benzing, 2000). El tamaño del embrión varía entre especies, mientras que el endospermo ocupa el resto del espacio, siendo que en algunas especies como en las semillas de *Tillandsia recurvata* (L.) L. se carece completamente de endospermo (Magalhães y Mariath, 2012). En el endospermo se concentran los nutrimentos como proteínas, polisacáridos, lípidos y oxalato de calcio (Cecchi-Fiordi *et al.*, 2001; Benzing, 1990). Tanto el embrión como el endospermo están rodeados por una capa de células, denominada capa de la aleurona (Corredor-Prado *et al.*, 2014; Cecchi-Fiordi *et al.*, 2001). El eje embrionario (raíz–hipocotilo–plúmula) es un área

estrecha conocida como “zona de constricción”, e indica la ausencia de la raíz primaria durante el proceso de germinación para las especies de *Tillandsia* (Magalhães y Mariath, 2012).

La importancia de la dispersión de las semillas en la dinámica poblacional de las especies, depende principalmente de la disponibilidad espacial (no homogéneo) dentro de la copa de los árboles y temporal en los micrositios adecuados para el establecimiento de la nueva progenie (Mondragón y Calvo-Irabien, 2006; Benzing, 2000). La concentración de las semillas es resultado de que permanecen cerca de la planta madre (López-Villalobos *et al.*, 2008), por lo que el establecimiento de las plantas depende del éxito de dispersión en un determinado hábitat y de la habilidad de supervivencia en la interacción con el medio circundante y la biota vecina (Lambers *et al.*, 1998). También, es importante considerar que el sustrato arbóreo para el establecimiento de las epífitas, es un ambiente inherentemente inestable, debido a las periódicas tormentas con vientos rápidos y a la caída de las ramas de los árboles hospederos (Mondragón y Calvo-Irabien, 2006). Adicionalmente, las semillas de las epífitas al no estar protegidas por una cama de suelo, están sujetas a la depredación por artrópodos, reptiles y mamíferos (Goode y Allen, 2009).

### **3. LA GERMINACIÓN EN LAS SEMILLAS DE TILLANDSIA**

La germinación es el evento que marca la transición entre dos estados de desarrollo de una planta: embrión y plántula, y para que ello ocurra, se requiere de agua, oxígeno y una temperatura adecuada, entre otros factores. En la mayoría de las plantas este proceso ocurre cuando parte del embrión, por lo general la radícula, penetra rompiendo la testa (Lambers *et al.*, 1998).

En el proceso de germinación se pueden distinguir tres fases: **1)** Fase de hidratación: consiste en la absorción de agua por parte de los distintos tejidos que forman la semilla y va acompañado de un aumento proporcional en la actividad respiratoria. Sin éste paso, la germinación no ocurre. **2)** Fase de germinación: en esta fase la absorción de agua se reduce considerablemente, llegando incluso a detenerse, para iniciar con las transformaciones metabólicas necesarias para el desarrollo de la plántula. **3)** Fase de crecimiento: esta fase se asocia con la emergencia de la radícula (cambio morfológico

visible), a través de un crecimiento intercalar cerca de la base del hipocotilo, que empuja parte de este órgano y la radícula adyacente a través de la cubierta de la semilla. Esta fase se caracteriza porque la absorción de agua vuelve a aumentar, así como la actividad respiratoria (Lambers *et al.*, 1998; Bewley y Black, 1994).

En la germinación de las epífitas, el proceso de emergencia de radícula – hojas (como ocurre en las plantas terrestres) es inverso, principalmente en las especies del género *Tillandsia*. En *Tillandsia yucatanana* Baker y *T. brachycaulos*, durante la hidratación, la cubierta de la semilla (testa) se rompe (Montes-Recinas *et al.*, 2012) entre tres a seis horas, después de entrar en contacto con el agua (observación personal bajo condiciones controladas) se puede apreciar la protrusión del hipocotilo en una coloración blanquesina que se va tornando verde (observación personal; Bader *et al.*, 2009). Entre dos o tres días después, se observó la elongación del escutelo, que es un cotiledón modificado que se encuentra unido al embrión y su función es transportar las sustancias nutritivas del endospermo al embrión, que es la plántula en desarrollo (Bewley y Black, 1994). En las semanas posteriores, se puede observar el crecimiento de las primeras hojas (observación personal; Benzing, 2000). Los primeros indicios del crecimiento de la raíz en las plántulas de *T. yucatanana* y *T. brachycaulos* ocurre cuando estas tienen un mes de edad, aproximadamente. Durante este retardo, la coma plumosa sirve de sostén a la plántula, en al menos los primeros meses de vida (observación personal).

#### **4. EL CRECIMIENTO EN LAS ESPECIES DE TILLANDSIA**

Las epífitas en general, se caracterizan por presentar un crecimiento lento, debido a que el ambiente epífita es limitante en agua y nutrimentos, y por ello son consideradas como organismos tolerantes al estrés. Se tienen reportes de especies de orquídeas y de bromeliáceas epífitas que alcanzan su madurez sexual después de una década, por ejemplo *Dimerandra emarginata* (G. Mey.) Hoehne requiere de 6 – 10 años, *Tillandsia paucifolia* Baker requiere de 8 – 10 años, *Tillandsia deppeana* Steud. requiere de 11 años, y *Encyclia tampensis* (Lindl.) Small requiere de 15 años (Hietz *et al.*, 2002; Benzing, 1990). Schmidt y Zotz (2002) evaluaron la tasa de crecimiento de plántulas de *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal mediante la longitud de la hoja más larga y determinaron

que en 10 meses, aproximadamente, estas alcanzan la talla de 0.5 cm. Hietz *et al.* (2002) evaluaron la tasa de crecimiento de los rametos mediante la longitud de la hoja más larga y determinaron que a partir de plántulas de rametos de *Tillandsia deppeana* con una talla de 0.5 cm pueden llegar a una edad reproductiva en el lapso de un año. Por su parte, Cervantes *et al.* (2005) al evaluar la tasa de producción mensual de hojas en ejemplares adultos de *T. brachycaulos* observaron que un individuo podría reemplazar la mayoría de sus hojas en un lapso de un año.

Se tienen reportes de factores limitantes que intervienen en el crecimiento y la supervivencia de las epífitas, como la arquitectura del dosel, la cual proporciona una estratificación vertical en donde cohabitan diversas especies de epífitas con diferentes adaptaciones morfo–fisiológicas a un microhabitat específico, siendo los micrositos de la región intermedia del dosel los más ocupados (De la Rosa *et al.*, 2014; Chilpa-Galván *et al.*, 2013; Zotz y Andrade, 2002; Cervantes *et al.*, 2005; Pittendrigh, 1948). A las epífitas se les puede clasificar por la posición que ocupan en el dosel, considerando los requerimientos morfo–fisiológicos de disponibilidad de agua (humedad relativa, rocío, neblina y lluvia; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003) y luz (sitios expuestos y sombreados; Cervantes *et al.*, 2005; Benzing, 1990; Pittendrigh, 1948). Winkler *et al.* (2005) reportaron un crecimiento mayor en plántulas de *Tillandsia deppeana*, *Tillandsia juncea* (Ruiz & Pav.) Poir. y *Tillandsia punctulata* Schltdl. & Cham. en sitios más expuestos, que aquellas plántulas de sitios sombreados. En el caso de las plántulas y juveniles de epífitas, presentaron una tasa de crecimiento relativo significativamente alta comparada con plantas adultas (Zotz y Asshoff, 2010). Heitz *et al.* (2002) encontraron que algunos individuos de *T. deppeana* alcanzaron una talla reproductiva en menor tiempo si estos estaban en sitios más expuestos en el dosel, comparado con los individuos que estaban en sitios sombreados. Bernal *et al.* (2005) encontraron que *T. recurvata* presentó tasas de germinación y crecimiento más altas en sitios externos e intermedios en el dosel que en sitios internos y altos. Godoy y Gianoli (2013) reportaron que individuos de *Sarmienta repens* Ruiz & Pav. (Gesneriaceae Rich. & Juss.), desarrolla un parénquima esponjoso más grueso (incrementa el almacenamiento de agua), así como una epidermis más gruesa y un área foliar específica más pequeña, cuando se ubica en sitios expuestos comparado con aquellas plantas que habitan en la sombra, teniendo así una mejor respuesta a altas intensidades lumínicas para reducir la pérdida de agua ante una demanda evaporativa mayor. Cervantes *et al.* (2005)

reportan que en un rango de 30 – 59 % de luz ambiental (densidad de flujo de fotones – DFF–) en la temporada de sequía, ejemplares adultos de *T. brachycaulos* mostraron un incremento mayor en la longitud de la hoja comparado con ejemplares que se encuentran muy expuestos al sol o en sitios más sombreados.

### **5. INFLUENCIA DE LAS PROPIEDADES DE LA CORTEZA DE LOS ÁRBOLES HOSPEDEROS EN LAS EPÍFITAS**

En la mayoría de los estudios sobre la distribución de epífitas, indican que ciertas especies arbóreas (distribuidas en diversos tipos de vegetación neotropical), presentan ciertas características que proporcionan un mejor establecimiento de epífitas más que otros (Wagner *et al.*, 2015; Benzing, 1990). La especificidad de la epífita por el hospedero puede estar fuertemente influenciada por las propiedades de la corteza de su hospedero. Dentro de éstas se destacan la textura (lisa o rugosa; Bernal *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002), el grosor de la corteza y la tasa de descortezamiento (López-Villalobos *et al.*, 2008), la capacidad de retención de agua (Mehltreter *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002; Andrade y Nobel, 1997) y los componentes químicos de las mismas (Valencia-Díaz *et al.*, 2010; Benzing, 1990; Frei y Dodson, 1972).

Callaway *et al.* (2002) resaltan que los árboles que presentan cortezas con textura rugosa presentan un alto éxito en la colonización de las semillas, puesto que ofrecen un mejor punto de anclaje, lo que favorece el establecimiento y la supervivencia de las epífitas. Además, estos árboles presentan un alto contenido de agua en la corteza (Wagner *et al.*, 2015). Ambas propiedades de la corteza, posiblemente se vinculen en mayor magnitud con la germinación de las epífitas. Tras un evento de precipitación, la escorrentía se desplaza por la corteza del árbol desde el estrato más alto pasando por las diversas ramas hasta llegar al suelo. En este proceso, el agua retenida en las ramas y en el tronco principal, desempeña un papel clave en la interceptación del agua de lluvia (Llorens y Gallart, 2000), ya que las superficies surcadas y las fisuras, intervienen en la adhesión de las moléculas de agua y pueden llenar el espacio de los poros dentro de la corteza. Por esto se considera que cortezas fisuradas tienen una alta retención de agua por unidad de volumen (Valová y Bielezová, 2008). De esta manera, la semilla llega al tronco al adherirse por su coma plumosa a las fisuras de la corteza, y esta corteza ya mojada por la escorrentía provee de



agua a la semilla, donde por medio de los cabellos individuales de su coma el agua se conduce hacia la semilla, desencadenando el proceso de germinación (Wester y Zotz, 2011). La capacidad de retención de agua de la corteza y la humedad disponible en el ambiente, pueden tener implicaciones importantes en la distribución y diversidad de las briofitas y líquenes (epífitas no vasculares; Levia *et al.*, 2011; Valová y Bielezová, 2008), las cuales pueden conservar la humedad en la corteza, proporcionando el agua y humedad requerida para la germinación de otras epífitas (Benzing, 2000).

## **6. LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN EL PARQUE NACIONAL DE DZIBILCHALTÚN**

Las selvas bajas caducifolias comprenden el 42 % de la comunidad vegetal tropical mundial y el 40 % de las selvas en México. Estas selvas se caracterizan por la presencia de árboles de baja estatura y se distribuyen en áreas que presentan una precipitación media anual desde 600 a 1800 mm, distribuidas entre 4 – 9 meses. Durante la temporada de sequía las especies arbóreas pierden parcialmente o en su totalidad las hojas, para evitar la pérdida de agua por medio de la transpiración, en comparación con la temporada de lluvias que da lugar al rebrote foliar y a una gran proliferación de herbáceas en el sotobosque. Esta comunidad vegetal se encuentra menos conservada que otros sistemas vegetales, ya que se estima que el 80 % de la madera sirve para combustible (Murphy y Lugo, 1986).

La península de Yucatán se caracteriza por presentar un gradiente de precipitación que va de noroeste a sureste, donde la parte noroeste presenta una menor precipitación y la vegetación que predomina es de matorrales de dunas costeras, manglares y selvas bajas caducifolias; conforme se incrementa la precipitación hacia el sureste, se localizan selvas medianas hasta selvas altas siempre verdes (Trejo y Dirzo, 2002; Orellana *et al.*, 1999). La selva baja caducifolia se caracteriza porque el 70 % de las especies arbóreas pierden sus hojas durante la temporada de sequía de siete meses aproximadamente, presenta una precipitación media anual de 700 mm y una temperatura media anual de 26 °C (Thien *et al.*, 1982). La estacionalidad está definida por una marcada temporada de sequía (marzo – mayo) seguida por la temporada de lluvias (junio – octubre) y una temporada de sequía con lluvias intermitentes (20 – 60 mm en total, noviembre – febrero) conocida localmente como “Nortes”, con temperaturas por debajo de 20 °C y donde hay formación de rocío (Orellana,

1999). Los árboles dominantes de esta vegetación presentan una altura promedio de ocho metros y están representados por 51 especies arbóreas, siendo más abundantes: *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Gymnopodium floribundum* Rolfe y *Phyllostylon brasiliense* Capan. (Thien *et al.*, 1982; Mondragón *et al.*, 2004).

El Parque Nacional de Dzibilchaltún, creado en 1987, se ubica en una porción de selva baja caducifolia localizada al noroeste (21°05' N, 89°99' O, 10 m s.n.m.) en el estado de Yucatán, México, con una extensión territorial de 539.43 hectáreas. Se creó con el propósito de proteger las 110 hectáreas de la zona arqueológica, así como la flora y fauna de las comunidades de Chablekal y Dzibilchaltún. Dentro del territorio se han encontrado ~100 pozos (naturales y artificiales), y el más conocido es el cenote *Xlach* “Pueblo viejo”, el cual presenta una forma elipsoidal con una extensión de 60 m<sup>2</sup>, con una profundidad de 0.5 – 45 m (dirección oriente – occidente; SEDUMA, 2002).

La palabra cenote proviene del vocablo maya *ts'ono'ot* o *d'zonot* que significa “caverna con depósito de agua” y en términos geológicos es una “dolina inundada de origen kárstico”. Esta dolina es una depresión geológica (espacio subterráneo) con agua, conectada al manto freático y debe tener una apertura hacia el exterior. Los cenotes se localizan en la mitad norte de la península, se distribuyen en semi-círculo (anillo de cenotes) y son el resultado geomorfológico de la roca kárstica que conforma la plataforma de la península (terrenos calizos, característicos por su alta permeabilidad) formados a través de una secuencia de eventos: disolución, colapso y construcción de la caliza, donde a través de los años el agua pluvial se infiltró y acumuló en el subsuelo (lente de agua dulce que flota sobre una masa de agua salina de origen marino; Beddows *et al.*, 2007; Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

En el Parque Nacional de Dzibilchaltún se han desarrollado diversos estudios en varias líneas de investigación: arqueología, etnobotánica, zoología, edafología, dinámica poblacional de epífitas, pero en su mayoría ecofisiológicos. En los estudios ecofisiológicos se destaca la influencia del cenote con la fenología de algunas especies arbóreas (Valdez-Hernández *et al.*, 2010) y la fisiología de especies de bromeliáceas epífitas en respuesta al estrés estival (Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003).

## 7. LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

Las epífitas se distribuyen en el Neotrópico, sin embargo, la riqueza de especies es menor en las selvas tropicales secas comparada con la riqueza de las selvas tropicales húmedas (Gentry y Dodson, 1987). México constituye un centro de diversificación para la familia Bromeliaceae, de la cual se tiene un registro de 18 géneros y más de 363 especies entre epífitas, terrestres y litófitas, donde el 72% aproximadamente son endémicas, siendo el género *Tillandsia* el que presenta un mayor número de especies (192 spp.; Espejo-Serna *et al.*, 2004). En la península de Yucatán se reportan hasta el momento 31 especies, de las cuales el 75% son epífitas y el resto son terrestres y litófitas. De los seis géneros presentes en la península de Yucatán el género *Tillandsia* es el más diverso con 21 especies (Ramírez *et al.*, 2004).

Las especies de bromeliáceas epífitas se distribuyen de acuerdo a su respuesta a los factores abióticos, principalmente en la disponibilidad de agua (patrón de precipitación y humedad atmosférica), intensidad lumínica y temperatura (Benzing, 1990; Pittendrigh, 1948) que cada tipo de vegetación presenta, desde el matorral de duna costera, manglar, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia, selva mediana subperennifolia, selva alta perennifolia, y selva baja inundable (“tintal” y “pucteal”; Ramírez *et al.*, 2004). Valdez-Hernández *et al.* (2010) reportaron que en la selva baja caducifolia de Dzibilchaltún, la presencia de un cenote (dolinas inundadas; Schmitter *et al.*, 2002), formado por las condiciones geológicas de la roca kárstica de la península, propicia algunos cambios en la fenología de cinco especies arbóreas durante la temporada de sequía. Estas especies arbóreas localizadas en la cercanía del cenote, tardan en perder sus hojas en comparación con otras especies arbóreas que pierden sus hojas al inicio de la sequía, y que se localizan donde la profundidad del manto freático fue mayor (alejadas del cenote, cerca a la construcción principal en el Parque Nacional de Dzibilchaltún).

Debido a las condiciones en la temporada de sequía, en donde al menos el 50 % o 75 % de las especies arbóreas pierden sus hojas (Ceballos *et al.*, 2010), las epífitas se encuentran más expuestas a la radiación solar, la cual es más intensa comparada con la menor intensidad lumínica durante la temporada de lluvia (Graham y Andrade, 2004). También se ha reportado que en estas selvas subcaducifolias, las bromeliáceas epífitas tipo tanque presentan una preferencia por la región alta del dosel, lo que les permite

interceptar el agua de lluvia, en comparación con las de tipo atmosférico que se localizan en las regiones internas del dosel, siendo más tolerantes a la sombra (Reyes-García *et al.*, 2012; Graham y Andrade, 2004). En un estudio realizado en la selva baja caducifolia correspondiente al Parque Nacional de Dzibilchaltún, se observó la presencia de ocho especies de bromeliáceas epífitas, de las cuales siete pertenecen al género *Tillandsia*, siendo *Tillandsia brachycaulos* la especie más abundante y una especie del género *Aechmea* Ruiz & Pav., donde cada especie presenta una distribución en un estrato vertical diferente en las 15 especies arbóreas hospederas, siendo *Phyllostylon brasiliense* Capan. la especie arbórea que presenta una mayor riqueza y abundancia de bromeliáceas epífitas, así como la ausencia de bromeliáceas epífitas en especies como *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (Chilpa-Galván, 2011). En dicho estudio se observó una distribución asimétrica de las bromeliáceas, con algunos sitios que presentaban mucha abundancia, mientras que en otros estaban prácticamente ausentes. Las razones para esta asimetría no han sido propiamente estudiadas, aunque en un estudio previo se sugirió que podría derivar de una mala dispersión a larga distancia por parte de las bromeliáceas epífitas (Comunicación personal Demetria Mondragón).

### **JUSTIFICACIÓN.**

Existen diversos estudios sobre las bromeliáceas epífitas en los que se analiza su distribución en el estrato vertical, el microambiente que requieren para su establecimiento y crecimiento (Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003), su importancia ecológica (Benzing, 1998), así como su fisiología (Lüttge, 2010; Reyes-García *et al.*, 2008; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Benzing, 1990). Sin embargo, se desconocen cuáles factores intervienen o influyen en la germinación y posterior establecimiento de las plántulas, siendo este último el estadio más vulnerable en las poblaciones vegetales, y que determina el estado de la población de una especie de epífita (Benzing, 1990).

El estudio de los ejemplares adultos de las bromeliáceas epífitas, proporciona información sobre la distribución vertical y horizontal de una especie, así como la fisiología de cada individuo presente en determinado estrato en del dosel (Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Benzing, 1990), sin embargo, las condiciones ambientales a una

meso–escala (tipo de vegetación) pueden ser muy diferentes en comparación con la micro–escala (árbol). Por ello, es importante poder determinar si la distribución de las bromeliáceas epífitas está relacionada con la distribución, el microambiente y las propiedades arquitectónicas de los árboles hospederos en una selva baja caducifolia.

Son pocos los estudios que describen a las semillas de las bromeliáceas epífitas, se sabe que las semillas de especies de *Tillandsia* presentan una coma plumosa y la semilla de *Tillandsia brachycaulos* (sin el aparato dispersor) mide 4mm (Mondragón y Calvo-Irabien, 2006), y de su anatomía el tamaño del embrión y endospermo varía entre las especies (Magalhães y Mariath, 2012). Recientemente, se han enfocado en estudiar la morfología de las semillas de las bromeliáceas epífitas, desde de la coma plumosa, la cubierta que protege a la semilla y en la anatomía de la semilla (Magalhães y Mariath, 2012; Wester y Zotz, 2011; Cechi-Fiordi *et al.*, 2001), pero no relacionan las características de la semilla (coma plumosa y anatomía interna) con la germinación y el desarrollo de la plántula. Por ello, es importante realizar estudios que integren la anatomía y morfología de la semilla de especies de *Tillandsia* para conocer las diferencias que existen entre las especies de *Tillandsia* y cómo esas diferencias influyen en su establecimiento y supervivencia en los diversos tipos de vegetación, donde además del aporte filogenético, posiblemente las condiciones ambientales, principalmente el régimen pluvial esté determinando su distribución.

Al estudiar el establecimiento de las epífitas vasculares, los estudios ecológicos centran su atención a las especies arbóreas hospederas, donde destacan la arquitectura y la textura de la corteza en relación a la alta abundancia y la competencia entre las especies de epífitas (Wagner *et al.*, 2015; Callaway *et al.*, 2002). Aunque en esos estudios también mencionan a las especies arbóreas como no hospederas, las descartan por no tener evidencia de presencia de epífitas vasculares. Por ello, resulta importante incluir a esas especies arbóreas no hospederas dentro de los estudios de establecimiento de epífitas, para poder evaluar la información que proporcionen y así poder descartar variables, como pueden ser las microambientales o las propiedades físicas de la corteza, ya sea desde la textura, la capacidad de retención de agua o el descortezamiento, que no permitan un establecimiento éxito de epífitas vasculares.

Con base en lo anterior, los datos obtenidos en este estudio proporcionarán

información acerca de la distribución vertical y horizontal de las especies de *Tillandsia*, el microambiente que proporciona la cercanía del manto freático (definido por la distancia al cenote), el porcentaje de germinación de las especies de *Tillandsia* y las propiedades físicas de la corteza vinculadas a este proceso. Así mismo, la morfología y la anatomía que diferencia a las semillas de cada especie de *Tillandsia*. Para ello, se plantearon los siguientes objetivos:

### **OBJETIVOS.**

#### **OBJETIVO GENERAL.**

Evaluar el efecto de factores extrínsecos (microambiente, especie del hospedero, herbivoría) e intrínsecos (tasas de crecimiento, resistencia al estrés, características morfológicas y anatómicas de la semilla) en la germinación y el establecimiento de especies de *Tillandsia* de diversos tipos de vegetación de la península de Yucatán.

#### **OBJETIVOS PARTICULARES.**

1. Caracterizar la distribución horizontal de las bromeliáceas epífitas, asociada a la ubicación espacial de los árboles potencialmente hospederos en una selva baja caducifolia, considerando la profundidad del manto freático (indicado por la distancia cerca y lejos a un cenote) y que debido a ello se propician diferencias microambientales.
2. Caracterizar el meso- y microambiente (temperatura y humedad) en sitios cercanos y lejanos al cenote local.
3. Evaluar el porcentaje de germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* sobre individuos de un árbol hospedero [*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.] distribuidos en dos condiciones microambientales (lejos y cerca del cenote) en una selva baja caducifolia.

4. Cuantificar bajo condiciones semi-controladas el porcentaje de germinación de semillas y el crecimiento de plántulas (longitud de la hoja, producción de hojas y tasa de crecimiento relativo) de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* sobre secciones de corteza de cinco especies arbóreas: *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *P. brasiliense* (hospederos), *L. latisiliquum*, *Mimosa bahamensis* Benth. y *Trichilia glabra* L. (no hospederos), con diferencias físicas en la corteza y que presentan densidades contrastantes de bromeliáceas epífitas en condiciones naturales.
5. Identificar las propiedades físicas (textura de la corteza y capacidad de retención del agua) de los árboles hospederos (con alta abundancia de bromeliáceas epífitas) y los no hospederos.
6. Evaluar el porcentaje de germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (supervivencia) de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* sobre la corteza de *P. brasiliense* (árbol hospedero y distribuido cerca del cenote) y de *L. latisiliquum* (árbol no hospedero y distribuido lejos del cenote) en una selva baja caducifolia.
7. Describir y comparar la micromorfología de las semillas de 12 especies de *Tillandsia*, así como la anatomía e histoquímica (almidón, lípidos y proteínas) que presentan las semillas.
8. Evaluar la estructura morfológica, la anatomía, la tasa y velocidad de germinación de semillas de 12 especies de *Tillandsia* con el rango de precipitación en que habita cada especie de *Tillandsia* en la península de Yucatán.

## **DISEÑO EXPERIMENTAL**

Con el propósito de cumplir con los objetivos planteados, se llevó a cabo un diseño experimental dividido en tres factores complementarios entre sí: ecológicos, fisiológicos y morfo-anatómicos (Fig. 1.1), los cuales se describen en los capítulos que conforman los resultados de este trabajo. A continuación se presentan las preguntas correspondientes a cada tema.

### Factores ecológicos

En el **capítulo II** se presentan datos y su respectivo análisis sobre la distribución horizontal dentro de la selva baja caducifolia y vertical dentro del árbol hospedero de ocho especies de bromeliáceas epífitas, el microambiente que presentan las especies hospederas en el estrato vertical, y la distribución de los árboles hospederos considerando la profundidad del manto freático (indicado por la distancia a un cenote) que se presenta en la selva baja caducifolia. Las preguntas a responder fueron:

¿Cómo es la distribución vertical y horizontal de las bromeliáceas epífitas en relación a la distribución de los árboles hospederos, considerando la profundidad del manto freático, indicado por la distancia cerca y lejos al cenote local en una selva baja caducifolia?

Si el manto freático influye en la fenología de los árboles hospederos, ¿será el microambiente favorable para una mayor abundancia de las bromeliáceas epífitas?

### Factores fisiológicos

En el **capítulo III** se presentan resultados bajo condiciones naturales sobre la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de bromeliáceas epífitas, así como la influencia que pueda tener el microambiente de una especie arbórea hospedera y su ubicación respecto a la distancia con el cenote. Para ello se plantearon las siguientes preguntas:

¿Sí la distribución de las especies de bromeliáceas epífitas es asimétrica, y sí al considerar dos microambientes en la selva baja caducifolia, cerca y lejos al cenote local. ¿El microambiente lejano al cuerpo de agua (cenote) propiciará condiciones microambientales en el estrato vertical de las especies arbóreas que sean favorables para la germinación de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*?

Durante el establecimiento de las plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* en las especies arbóreas localizadas en el área lejana al cenote ¿éstas perecerán debido a la menor humedad relativa presente en ese microambiente?

En el **capítulo IV** se presentan resultados sobre las propiedades físicas de la corteza de



diferentes especies arbóreas (condiciones semi-controladas) y su influencia sobre la germinación, el establecimiento y crecimiento de las plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*. También se proporciona información respecto a la germinación y establecimiento de ambas especies de *Tillandsia* bajo condiciones naturales. Las preguntas a responder fueron:

Sí se consideran sólo las propiedades físicas de la corteza como la textura y la capacidad de retención de agua:

¿Qué especie arbórea tendrá las mejores características en su corteza que favorezca la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*?

En condiciones semi-controladas ¿el microambiente de luz y humedad serán importantes para el establecimiento de plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*?

Sí bajo condiciones naturales se tiene una especie hospedera y una no hospedera, con una distribución asimétrica en el sitio de estudio será que:

¿Son importantes el microambiente o la especie de árbol hospedero para determinar el arreglo de las *Tillandsia* en la selva baja caducifolia? ¿Podrían ser buenos hospederos las especies arbóreas que se encuentran lejos del cenote si la dispersión o el microambiente permitieran la germinación de semillas y establecimiento de plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*?

### **Factores morfo-anatómicos**

En el **capítulo V** se presentan resultados sobre la morfología de las semillas de diversas especies de *Tillandsia* con base en su distribución respecto al gradiente de precipitación de la península, así como la anatomía y composición bioquímica de las semillas. Además, de la relación que estas características tienen en la germinación. Las preguntas a responder fueron:

¿Cuál es la diferencia entre las semillas de las especies de *Tillandsia* respecto al gradiente de precipitación que presenta la península de Yucatán?

¿Existirán diferencias en el tiempo de germinación en las especies de *Tillandsia* de la península de Yucatán?

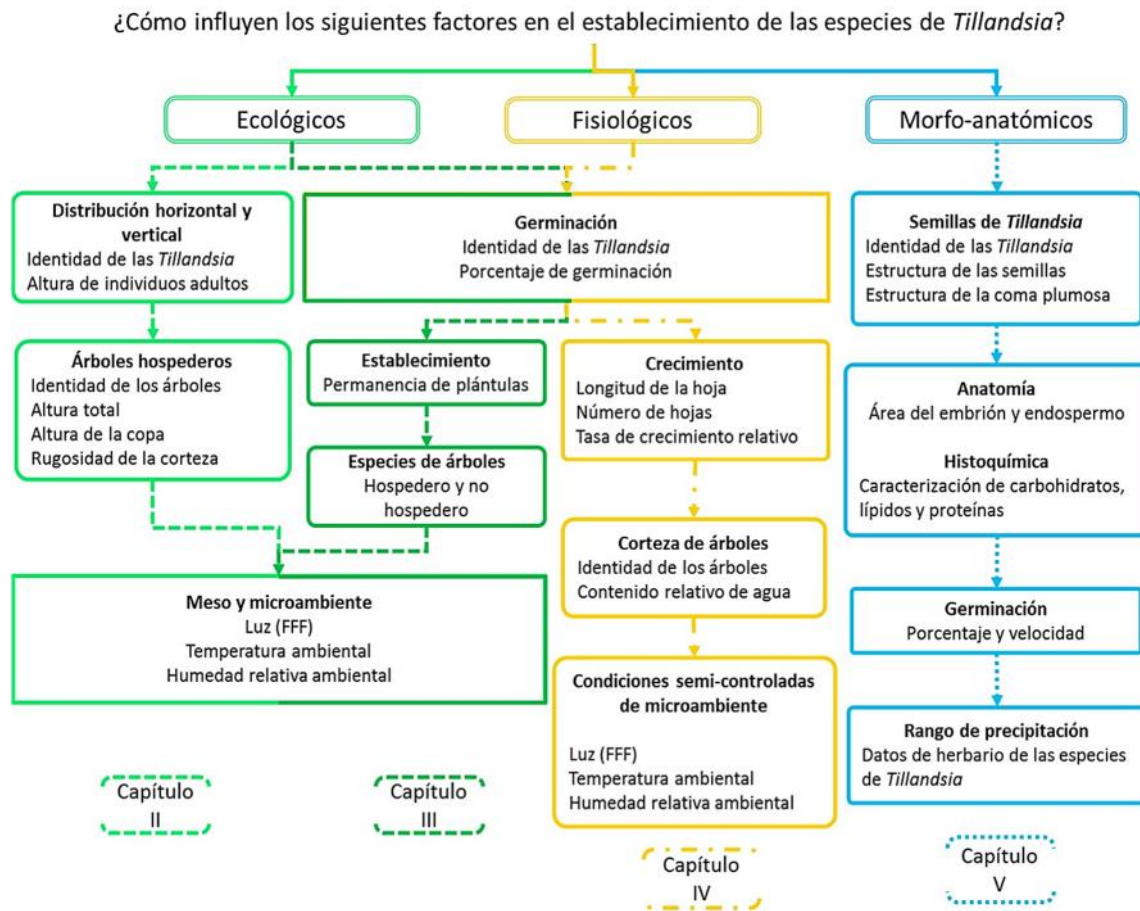


Figura 1.1 Diseño metodológico utilizado para el desarrollo de cada capítulo de este trabajo

## BIBLIOGRAFÍA

- Acebey, A., Kessler, M., Maass, B. L. y Krömer, T. (2006). Aráceas y bromeliáceas de Bolivia, en: Botánica Económica de los Andes Centrales, Morales, R.M., Øllgaard, B., Kvist, L.P., Borchsenius, F. y Balslev, H. (eds). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. pp. 434 – 448.
- Andrade, J.L. y Nobel, P. (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica*, 29(3), 261 – 270.

- 
- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 479 – 488.
- Andrade, J.L., Graham, E.A. y Zotz, G. (2004). Determinantes morfofisiológicos y ambientales de la distribución de epífitas en el dosel de bosques tropicales. En: H. M. Cabrera (Ed.). *Fisiología Ecológica en Plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Chile. 285 p.
- Bader, M.Y., Menke, G. y Zotz, G. (2009). Pronounced drought tolerance characterizes the early life stages of the epiphytic bromeliad *Tillandsia flexuosa*. *Functional Ecology*, 23(3), 472 – 479.
- Beddows, P.A. Blanchon, P., Escobar, E. y Torres-Talamante, O. (2007) Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 16(83), 32 – 35.
- Benavides, A.M., Vasco, A., Duque, A.J., Duivenvoorden, J.F. (2011). Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 27(3), 223 – 237.
- Benzing, D.H. (1976). Bromeliad trichomes – Structure, function, and ecological significance. *Selbyana*, 1(4), 330 – 348.
- Benzing, D.H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Benzing, D.H. (1998). Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic Change*, 39(2 – 3), 519 – 540.
- Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 690p.
- Bernal, R., Valverde, T. y Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238 – 1247.
- Bewley, J.D. (1997). Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9(7), 1055 – 1 066.
- Bewley, J.D. y Black, M. (1994). *Seeds: Physiology of development and germination*. Second edition, Plenum Press. New York, London. 399p.
- Callaway, R.M., Reinhart, K.R., Moore, G.W., Moore, D.J. y Pennings, E.C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2), 221 – 230.
- Casañas-Suárez, O.L. y Jáuregui, D. (2011). Morfoanatomía foliar de epífitas presentes en un bosque nublado, Altos de Pipe, estado Miranda, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, 34 (1), 153 – 175.
- Cascante-Marín, A., Wolf, J.H.D., Oostermeijer, J.G.B. y Den Nijs, J.C.M. (2008). Establishment of epiphytic bromeliads in successional tropical premontane forests in Costa Rica. *Biotropica*, 40(4), 441 – 448.

- Cecchi-Fiordi, A., Palandri, M.R., Turicchia, S., TANI, G. y Di Falco, P. (2001). Characterization of the seed reserves in *Tillandsia* (Bromeliaceae) and ultrastructural aspects of their use at germination. *Caryologia*, 54(1), 1 – 16.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J. y Dirzo, R. (2010). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Primera edición. Fondo de Cultura Económica–CONABIO.
- Cervantes, S.E., Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179(1), 107 – 118.
- Chilpa-Galván, N. (2011). Distribución y ecofisiología de bromeliáceas epífitas en dos selvas de la península de Yucatán, México. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 91 p.
- Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Andrade, J.L. y Reyes-García, C. (2013). Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 214(8), 1037 – 1048.
- Corredor-Prado, J.P., Schmidt, E.C., Steinmacher, D.A., Guerra, M.P., Bouzon, Z.L., Dal-Vesco, L.L. y Pescador, R. (2014). Seed morphology of *Vriesea friburgensis* var. *paludosa* L.B. Sm. (Bromeliaceae). *Hoehnea*, 41(4), 553 – 562.
- Coxson, D. S. y Nadkarni, N. M. (1995). Ecological role of epiphytes in nutrient cycles, en: *Forest Canopies*, Lowman, M. D. y Nadkarni, N. M. (eds). Academic Press, New York. pp. 495 – 543.
- Dejean, A., Olmsted, I. y Snelling, R.R. (1995). Tree–epiphyte–ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica*, 27(1), 57 – 70.
- De La Rosa-Manzano, E., Andrade, J.L., Zotz, G. y Reyes-García, C. (2014). Respuestas fisiológicas a la sequía, de cinco especies de orquídeas epífitas, en dos selvas secas de la península de Yucatán. *Botanical Sciences*, 92(4), 607 – 616.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B.K., Luther, H.E., Till, W. (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25(1), 33 – 86.
- Frei, J.K. y Dodson, C.H. (1972). The chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphytic orchids. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 99(6), 301 – 307.
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V. y Serrano, H. (2003). Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlan Valley, Puebla, México. *Plant Ecology*, 166(2), 207 – 215.
- Gentry, A.H. y Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular

- epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205 – 233.
- Givnish, T.J., Millam, K.M., Berry, P.E. y Sytsma, K.J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. *Aliso*, 23(1), 3 – 26.
- Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 99(5), 699 – 706.
- Godoy, O. y Gianoli, E. (2013). Functional variation of leaf succulence in a cold rainforest epiphyte. *Plant Ecology and Evolution*, 146 (1), 167 – 172.
- González-Salvatierra, C., Andrade, J.L., Escalante-Erosa, F., García-Sosa, K., Peña-Rodríguez, L.M. (2010). Antioxidant content in two CAM bromeliad species as a response to seasonal light changes in a tropical dry deciduous forest. *Journal of Plant Physiology*, 167(10), 792 – 799.
- Goode, L.K. y Allen, M.F. (2009). Seed germination conditions and implications for establishment of an epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology*, 204(2), 179 – 188.
- Hernández-Rosas, J.I. (2000). Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 20(3), 43 – 60.
- Herrera, J., Alizaga, A., Guevara, E. y Jiménez, V. (2006). Germinación y crecimiento de la planta: Fisiología de la producción de los cultivos tropicales. Vol. 4. Editorial Universidad de Costa Rica, 47p.
- Hietz, P., Ausserer, J. y Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 177 – 191.
- Hornung-Leoni, C.T. (2011). Anatomía foliar de *Tillandsia complanata* Benth. *Pittieria* 35(1): 133 – 142.
- Kress, W. J. (1986). The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana*, 9(1), 2 – 22.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. y Pons, T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer, Nueva York, EUA. 604 p.
- Levia, D.F., Van Stan, J.T., Siegert, C.M., Inamdar, S.P. Mitchell, M.J., Mage, S.M., McHale, P.J. (2011). Atmospheric deposition and corresponding variability of stemflow chemistry across temporal scales in a mid-Atlantic broadleaved deciduous forest. *Atmospheric Environment*, 45(18), 3046 – 3054.
- Llorens, P. y Gallart, F. (2000). A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of Hydrology*, 240(1 – 2), 131 – 144.

- López-Villalobos, A., Flores-Palacios, A. y Ortiz-Pulido, R. (2008). The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecology*, 198(2), 265 – 274.
- Lüttge U (1989). Vascular epiphytes: Setting the scene. The evolution of epiphytism. en: *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*, Lüttge U (ed). *Ecological Studies* 76. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 1 – 14.
- Lüttge, U. (2010). Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB PLANTS* 2010: plq005, doi:10.1093/aobpla/plq005.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2(1), 1 – 13.
- Magalhães, R. y Mariath, J.E.A. (2012). Seed morphoanatomy and its systematic relevance to *Tillandsioideae* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 298(10), 1881 – 1895.
- Martínez, M.L. y García-Franco, J.G. (2008). Plant–plant interactions in coastal dunes, en: *Coastal dunes*, Martínez, M y Psuty, N. (eds) *Ecological Studies* 171. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 205 – 220.
- Medina, E. (1974). Dark CO<sub>2</sub> fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution*, 28(4), 677 – 686.
- Mehltreter, K., Flores-Palacios, A., García-Franco, J.G. (2005). Host preferences of low–trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6), 651 – 660.
- Mondragón, D.M.C., Durán, R. Ramírez, I, y Valverde, T. (2004). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189 – 200.
- Mondragón, D. y Calvo-Irabien, L.M. (2006). Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(4), 462 – 470.
- Mondragón, D., Valverde, T. and Hernández-Apolinar, M. (2015). Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology*, 56(1), 1 – 39.
- Montes-Recinas, S., Márquez-Guzmán, J. y Orozco-Segovia, A. (2012). Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. *Plant Ecology*, 213(7), 1069 – 1079.
- Murphy, P.G. y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 67 – 88.
- Nadkarni, N. (1984). Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest.

- Biotropica, 16(1), 249 – 256.
- Nieder, J., Prosperí, J. y Michaloud, G. (2001). Epiphytes and Their Contribution to Canopy Diversity. *Plant Ecology*, 153(1/2), 51 – 63.
- Nobel, P.S. (1991). Tansley Review No. 32 Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. *New Phytologist*, 119(2), 183 – 205.
- Orellana, R. (1999). Evaluación climática (Climatología de la península de Yucatán), en: Atlas de procesos territoriales de Yucatán, García de Fuentes A., Ordóñez, C.Y. y Chico Ponce de León, P. (eds). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, México. pp. 162 – 182.
- Orellana, R., Espadas, C., Conde, C. y Gay, C. (2009). Atlas: Escenarios de cambio climático en la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 111 p.
- Pierce, S. (2007). The jeweled armor of *Tillandsia*—multifaceted or elongated trichomes provide photoprotection. *Aliso*, 23(1), 44 – 52.
- Pittendrigh, C.S. (1948). The bromeliad–anopheles–malaria complex in Trinidad. I–The bromeliad flora. *Evolution*, 2(1), 58 – 89.
- Ramírez, I. Carnevali, G. y Chi, F. (2004). Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica, A.C., Mérida. 124p.
- Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincón, E. y Huante, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2), 168 – 175.
- Reyes-García, C. y Griffiths, H. (2009). Ecophysiological studies of perennials of the Bromeliaceae family in a dry forest Strategies for survival, en: Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel, De la Barrera, E. y Smith, W.K. (eds). Editorial UNAM, México. pp. 121 – 152.
- Reyes-García, C., Mejia-Chang, M. y Griffiths, H. (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*, 193 (3), 745 – 754.
- Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente (SEDUMA). (2002). Dirección de Conservación de la Biodiversidad. Parque Nacional Dzibilchaltún. Ficha Técnica. Gobierno del Estado de Yucatán.
- Schmidt, G. y Zotz, G. (2002). Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: A demographic approach. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 527 – 534.
- Schmitter-Soto, J.J., Comín, F.A., Escobar-Briones, E., Herrera-Silveira, J., Alcocer, J., Suárez-Morales, E., Elías-Gutiérrez, M., Díaz-Arce, V., Marín, L.E. y Steinich, B.

- (2002). Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467(1 – 3), 215 – 228.
- Smith, L. B. y Downs, R. J. (1974). *Flora Neotropica Monograph No. 14*, part 1, 2, 3. Hafner Press New York, 1 – 2142 p.
- Smith, L.B. y Downs, R.J. (1977). *Tillandsioideae* (Bromeliaceae), en: *Flora Neotropica Monograph 14*. Hafner Press, New York, v.2, pp. 661 – 1492.
- Sosa-Luría, D., Chávez-Servia, J.L., Mondragón-Chaparro, D., Estrada-Gómez, J.A. and Ramírez-Vallejo, P. 2012. Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Revista fitotecnia Mexicana*, 35(5), 37 – 42.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology: Cap. 8: Photosynthesis: carbon reactions*, Sinauer Associates, Sunderland, USA, 4th Edition, 764 p.
- Thien, L.B., Bradburn, A.S. y Welden, A.L. (1982). The woody vegetation of Dzibilchaltun a–Maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. Middle American Research Institute, Occasional paper 5. Tulane University, New Orleans.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11(11), 2063 – 2048.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J.L., Jackson, P.C., Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329(1 – 2), 155 – 171.
- Valencia-Díaz, S. Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, Ventura-Zapata, E. y Jiménez-Aparicio, A. (2010). Effect of host bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*, 26(6), 571 – 581.
- Valová, M. y Bielešová, S. (2008). Interspecific variations of bark´s water storage capacity of chosen types of trees and the dependance on occurrence of epiphytic mosses. *GeoScience Engineering*, 54(4), 45 – 51.
- Wagner, K., Mendieta-Leiva, G. y Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB PLANTS*, doi: 10.1093/aobpla/plu092.
- Wester, S. y Zotz, G. (2011). Seed comas of bromeliads promote germination and early seedling growth by wick–like water uptake. *Journal of Tropical Ecology*, 27(1), 115 – 19.
- Winkler, M., Hülber, K. y Hietz, P. (2005). Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a mexican humid montane forest. *Annals of Botany*, 95(6), 1039 – 1047.
- Winkler, M., Hülber, K. y Hietz, P. (2007). Population dynamics of epiphytic bromeliads: Life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology*, 8(2), 183 —



196.

- Zotz, G. y Andrade, J.L. (2002). La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas, en: *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Guariguata, M.R. y Kattan, G.H. (eds.), Libro Universitario Regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica, San José, Costa Rica. 271p.
- Zotz, G. y Asshoff, R. (2010). Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology*, 12(1):108 – 113.
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3), 453 – 481.



## CAPÍTULO II

**WATER TABLE DEPTH MAY INFLUENCE THE ASYMMETRIC ARRANGEMENT OF EPIPHYTIC BROMELIADS IN A TROPICAL DRY FOREST<sup>1</sup>**

**Abstract** Studies of metapopulations of epiphytic bromeliads have been useful to test dispersal limitations and niche effects on the distribution of species, but most studies have been done in wet forests. To advance understanding of these processes in dry environments and using additional microclimatic data, we examined the horizontal distribution, vertical stratification and abundance of epiphytic bromeliads in trees from a dry forest and tested whether water table depth (indicated by the distance to an exposed underground lake, cenote) influenced the microenvironment or structure of the vegetation. Seasonal microenvironmental variables (relative humidity, temperature and light) were characterized among sites, two tree species and three vertical canopy strata. Epiphytes and trees were surveyed in plots, and various tree traits were recorded. Epiphyte density decreased with distance from the cenote (water hole) as the water table became farther from the ground surface and thus unavailable to trees. Sites close to the cenote had higher nighttime humidity, irrespective of the tree species identity. Within the same tree species, the base of the canopy was lower at sites close to the cenote, denoting that the cenote influenced the structure of the canopy. These factors may determine the distribution of the epiphytes by positively influencing the water status of these nocturnally transpiring plants with Crassulacean acid metabolism. Epiphytes were distributed randomly among all the species of trees close to the cenote, but they exhibited a species specific vertical stratification, which may reflect physiological differences among the epiphyte species.

**Keywords** Dry forest • Epiphytic bromeliads • Microenvironment • Water table • Drought

---

<sup>1</sup> Nahlleli Chilpa-Galván • Manuela Tamayo-Chim • José Luis Andrade • Casandra Reyes-García. Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology* (2013) volume 214, issue 8:1037 – 1048.

Received: 28 August 2012 / Accepted: 17 June 2013 / Published online: 27 June 2013. DOI 10.1007/s11258–013–0229–3

**FINANCIAL SUPPORT:** PhD scholarship from CONACYT 224268 and SEP–CONACYT project 80181

### 2.1. INTRODUCTION.

In a currently changing world, we need to understand the factors that drive and limit the distribution of plant species to ensure their conservation. Epiphytes, living in trees that represent spatially isolated communities of epiphytes, which must then disperse within a matrix of potentially less suitable habitats to find other suitable trees, make interesting models to study the effects of dispersal, chance events and environmental control (niche amplitude) on distribution (i.e. Laube and Zotz 2006; Benavides et al. 2011; Reyes-García et al. 2012a). In numerous studies, some tree species were found to support a much higher density of epiphytes than others did (Laube and Zotz 2006; Reyes-García et al. 2008a; Benavides et al. 2011). Yet the studies were inconclusive as to what processes may be affected by the tree host species (dispersal or physiological limitation for establishment) and usually lacked microenvironmental data to characterize the differences. Among the host attributes that have been related to a high density of epiphytes are those that may increase the probability of colonization (dispersal limitation) such as age, size, architecture and bark texture and those that may influence the microenvironment (niche differentiation) such as tree height and leaf traits (Hietz and Hietz-Seifert 1995; Wolf and Könings 2001; Reyes-García et al. 2008a).

Epiphytes, having no link to soil water sources and being subject to discontinuous water supply in the form of rain, dew or fog, face challenges for establishment (Andrade 2003; Reyes-García et al. 2008a; Guevara-Escobar et al. 2011). The stresses are particularly great in seasonally dry forests, where precipitation is limiting and trees are deciduous, increasing radiation for epiphytes under drought conditions (Reyes-García et al. 2008a), which may lead to photoinhibition (Reyes-García et al. 2012a). High temperatures and low relative humidity increase transpiration, causing desiccation. To cope, some epiphytic bromeliads exhibit crassulacean acid metabolism (CAM, opening stomata at night when temperature is lower and humidity is higher compared to daytime values, reducing transpiration; Martin 1994), accumulate photoprotective pigments (González-Salvatierra et

al. 2010), show high nonphotochemical quenching (Griffiths and Maxwell 1999) or succulence (Reyes-García et al. 2012a).

Besides horizontal segregation of the epiphytes and differential seasonal performance, vertical segregation within the host trees may provide varied microenvironments that can be selectively colonized by the species. Vertical stratification allows those species limited to lower canopy strata to avoid excess radiation (Griffiths and Maxwell 1999; Graham and Andrade 2004; Reyes-García et al. 2012a), while top canopy species are more exposed to precipitation, having higher local fog interception and dew formation (Barradas and Glez-Medellín 1999; Andrade 2003; Reyes-García et al. 2012a).

Some neotropical dry forests have a seasonal progression described as a wet season and a late dry season, that contrast in water availability and air temperature and are separated by an early dry season during the winter, when low temperatures diminish the dew point, promoting fog and dew formation (Andrade 2003; Reyes-García et al. 2008a). This intermediate season may allow photosynthesis to continue in some species and delay desiccation and be fundamental to their survival during the late dry season when stomata close to conserve water (Reyes-García et al. 2012a). In the secondary dry forest of Dzibilchaltún, water is a limiting factor during the 7-month dry season. In this forest, there is a marked zone with abundant epiphytes and another with no epiphytic bromeliads, an uneven distribution that Mondragón et al. (2004) suggested is the result of dispersal limitation. The area is flat with no elevation shifts or evident natural barriers. The site with abundant epiphytes seems to be close to a permanent superficial water source, called “cenote” or water hole. Across the National Park of Dzibilchaltún, Valdez-Hernández et al. (2010) measured a progression in water table depth, from only 2 m below the surface near the cenote to 10–12 m deep at the opposite, western edge of the Park. Water table depth was found to influence tree leaf phenology and may directly or indirectly affect epiphytic bromeliad distribution.

We set out to characterize the distribution of bromeliad epiphytes in the dry forest of Dzibilchaltún and to analyze the factors influencing their distribution. Our goals were to determine (1) horizontal distribution of the bromeliads, abundance in plots varying in their distance to the local cenote; (2) distribution between host trees; (3) stratification in vertical canopy strata; (4) mesoenvironment in sites near and far from the cenote, and (5)

microenvironment in vertical strata of two host trees. We hypothesized that (1) near the cenote, the water table will provide additional water, influencing the possible host trees and the mesoenvironment, promoting higher epiphytic bromeliad abundance; (2) the bromeliad species will be more abundant in host trees with rough bark and larger crown volume and stem diameter, all traits related to higher colonization frequency (dispersal limitation) along with a more shaded microenvironment, that will allow survival in this stressful habitat (niche limitation); (3) because there are several bromeliad species with different morphologies, we expect these to exhibit specific vertical stratification related to microenvironmental differences in the canopy that will reflect physiological differences.

Plots were surveyed for all trees and epiphytic bromeliads. Tree traits were determined. Photosynthetic photon flux density (PPFD), temperature and humidity were measured in plots near and far from the cenote and in three strata of two host tree species during the wet, early and late dry seasons.

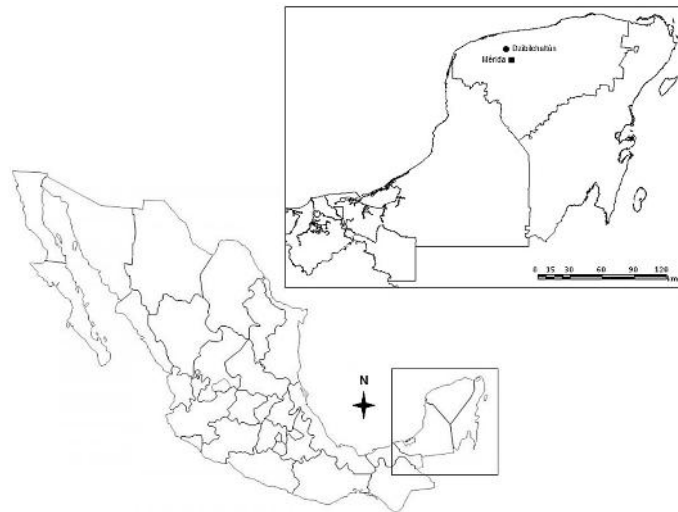
## **2.2. MATERIALS AND METHODS.**

### **2.2.1. STUDY SITE**

The National Park of Dzibilchaltún (21°05' N, 89°35' W, 8 m elevation) is a tropical, dry, deciduous forest on the Yucatan peninsula, Mexico (Fig. 2.1). Mean annual rainfall and temperature are 700 mm and 25.8 °C, respectively (Thien et al. 1982). A marked dry season (March–May; when most of the trees are leafless) is separated from the wet season (June–October) by an early dry season (November–February) characterized by scattered rainfall and dew formation (20–60 mm; Orellana 1999). Permeable limestone soils prevent the formation of rivers or lakes (Thien et al. 1982), but there is a permanent water source, called cenote or water hole, measuring approximately 100 x 200 m across. The cenote is the result of the proximity of the water table to the surface and the collapse of a limestone layer that covered a previously underground lake.

### 2.2.2. HORIZONTAL DISTRIBUTION OF EPIPHYTIC BROMELIADS

Eleven plots measuring 10 x 10 m were established from east to west, similar to the transect of water table depth determined by Valdez-Hernández et al. (2010). All trees with a diameter at breast height (DBH) >4 cm were surveyed, recording epiphytic bromeliads that measured >8 cm in height (following Mondragón et al. 2004). For all trees, total tree height, crown base height (height of the lowest live branch), crown height (from lowest live branch to top of the crown), width of the crown (maximum and minimum distance, Gentry 1982), crown volume (assuming an ellipsoidal shape) and bark texture were recorded. Bark texture was assessed on a scale of 1 for smooth bark to 4 for rough bark (Reyes-García et al. 2008a). Single leaf area represents leaflet area of compound leaves.



**Figure 2.1** Map of the study area in Dzibilchaltún National Park, Yucatan, Mexico.

To assess distribution of epiphytic bromeliads, we normalized tree substrate availability and epiphyte occurrence to be expressed as ratios. A ratio scale helps visualize the similarities between changes in magnitude; if a single tree species represents 50 % (or a fraction of 0.5) of the available tree substrate and holds half of the epiphytic bromeliads (also a fraction of 0.5), the distribution of bromeliads does not deviate from random, under the expected assumption of a 1:1 relationship between epiphyte occurrence and available substrate. These graphs are similar to those used to compare modeled vs observed data. The ratio of bromeliads represents the proportion of bromeliads found on each tree species,

with 1 being the sum of all individual bromeliads in all plots. The ratio of tree substrate represents the sum of all DBHs for each tree species (a measure of both size and abundance per species) per plot, with 1 being the sum of all DBHs from all the trees in all the plots. In this analysis, only plots with epiphytic bromeliads were included.

### **2.2.3. VERTICAL STRATIFICATION WITHIN THE CANOPY**

An arbitrary vertical zonation within each tree was established (Johansson 1974 as modified by Kelly et al. 2004) to standardize the relationship between bromeliad height and the tree height and architecture (trunk or canopy position) in a forest canopy with a very uneven maximal height. The zones represent I = base of tree, IIa = lower trunk, IIb = upper trunk, III = lower canopy, IV = middle canopy, V = upper canopy (Supplementary figure; Anexo 1).

### **2.2.4. MESO- AND MICROENVIRONMENTAL DATA**

To assess the mesoenvironment, we chose two sites with comparable canopy height (5–6 m) close to (103 m) and far from (647 m) the cenote. Relative humidity and temperature were recorded within the canopy of two host species, one with a thin canopy, *Gymnopodium floribundum* Rolfe, and one with a wide canopy, *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth ( $N= 3$  per site, per species). iButtons (Maxim iButton, Silicon Valley, CA, USA) were placed at the height where most epiphytes established (2 m). The sensors simultaneously recorded data every 30 min for 42 days starting after the last heavy rains of the wet season (October to November 2012), characterizing the beginning of the dry period when leaf fall begins and also the season of maximum dew deposition.

Microclimate was measured in the two most common host tree species, that also had contrasting canopy traits, the thin canopy species *G. floribundum* and the wide canopy species *Phyllostylon brasiliense* Capan., by recording relative humidity, temperature and PPFD per species. For each species, sensors were placed at 1.5, 3, 4.5 m above the ground and above the top of the canopy of three trees that were ~6 m tall (the mean tree height found at the site). Data were recorded every 10 min for 72 h during August 2009 (wet



season) and April 2010 (dry season). Vapor pressure deficit (VPD) was calculated from relative humidity and temperature. We used different sets of sensors, which were previously test-run in parallel to assure comparable measurements. For relative humidity and temperature, we used iButtons (Maxim iButton, Silicon Valley, CA, USA) and HOBO sensors and data logger (Cape Cod, Massachusetts, USA) and, for PPF, quantum sensors connected to a data logger (Moni-PAM Walz, Effeltrich, Germany) and photodiodes connected to a data logger (CR10X, Campbell Scientific, Logan, UT, USA) and previously calibrated against a quantum sensor (LI190S, LI-COR, Lincoln, NE, USA).

### **2.2.5. STATISTICAL ANALYSES**

Regressions were performed to describe epiphytic and tree abundance and traits (mean DBH) per plot and the distance to the cenote. An analysis of variance (ANOVA) was used to test differences in tree traits between plots, with trees being the sampling units and the classes high (>50 bromeliads per plot), low (>10 bromeliads) or no bromeliads being the grouping variable.

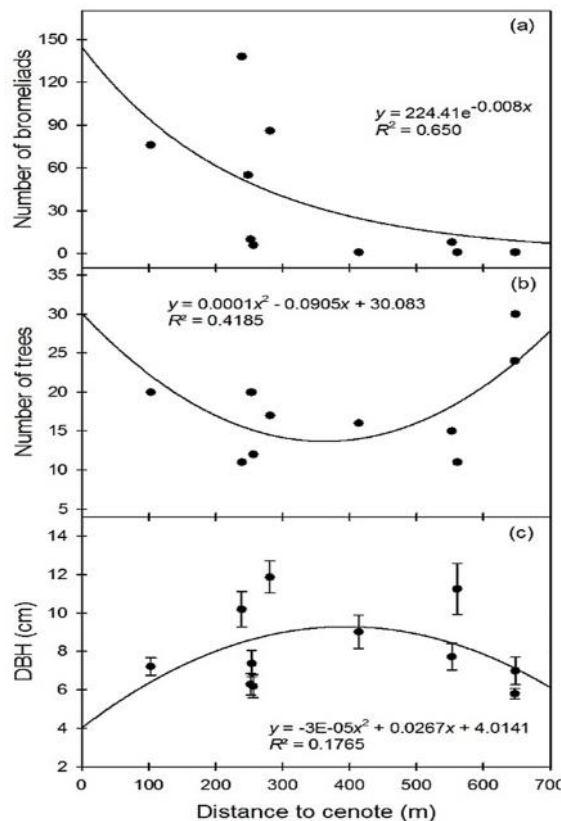
A canonical correspondence analysis (CCA) was run using tree trait variables and distance from the cenote. This test compares the distribution of a set of species to a suite of environmental variables. The test was run using data for species abundance per plot, excluding the species with an  $N < 10$ . All variables were log-transformed to reduce skewness and differences in scale. Variables with high colinearity values were removed. The Monte Carlo permutation test was performed to assess the significance of the CCA. A Chi square analysis was performed to assess distribution of the epiphytic species between vertical strata, applying the Yates's correction for species with cells having values  $< 5$ .

A repeated measures ANOVA was used to test differences in microclimate between host species, seasons and strata, and in mesoclimate between host species, location (close and far from the cenote) and time (weeks). Regressions were run using the program SPSS 11.5 (Chicago, IL, USA), ANOVAs using STATISTICA 7 (Tulsa, OK, USA) and for the CCA, CANOCO (ver. 4.5A, Ter Braak, Wageningen, Netherlands).

## 2.3. RESULTS.

### 2.3.1. SPATIAL DISTRIBUTION WITHIN THE FOREST

Of the 11 plots sampled, four plots had high bromeliad abundance (56–137 individuals), three plots had low bromeliad abundance (5–9 individuals), and four plots had no epiphytic bromeliads. An exponential equation ( $R^2 = 0.650$ ,  $P < 0.05$ ) showed that the number of epiphytic bromeliads was negatively correlated in a nonlinear fashion with the distance to the cenote, showing a sudden drop in the number of bromeliads above 250 m of distance ( $P = 0.01$ ; Fig. 2.2a). Epiphyte abundance was not related to higher tree substrate, since neither tree abundance ( $P = 0.01$ ; Fig. 2.2b) nor mean DBH values per plot had distribution curves similar to the epiphytes ( $P > 0.05$ ; Fig. 2.2c).



**Figure 2.2** Relation between epiphytic bromeliad abundance and (a), tree abundance (b) mean tree diameter at breast height (DBH), and (c) tree abundance per plot in relation to the distance to the cenote (water hole). Symbols represent each 10 x 10 m plot. Regressions (a) and (b) were significant at  $P < 0.05$ ; regression (c) was not significant.

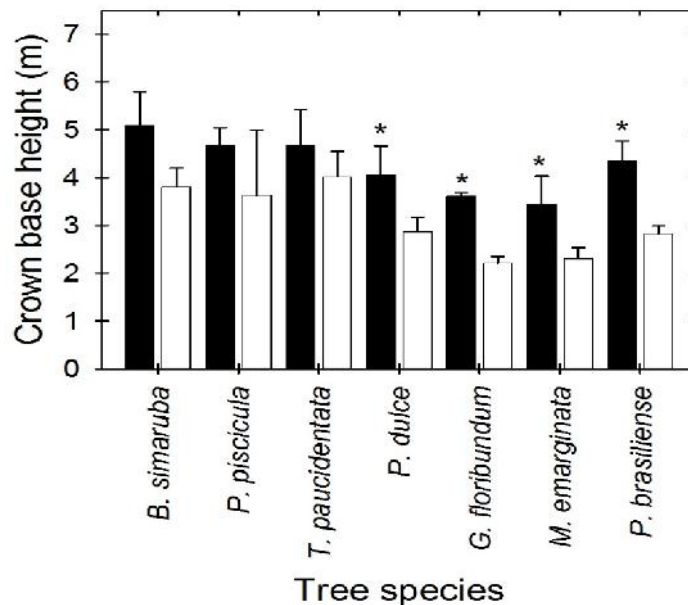
In comparisons of tree traits among plots (Table 2.1), sites with high bromeliad abundance (also closer to the cenote) had a lower crown base height (3 m) than plots without bromeliads (3.9 m) and higher crown height (2.7 and 2.1 m, in the high abundance and no bromeliads plots, respectively). Mean leaf size of the trees within the high abundance plots was lower ( $12.5 \pm 1.6 \text{ cm}^2$ ) compared to those with no bromeliads ( $21.1 \pm 1.1 \text{ cm}^2$ ). Bark texture was lower in the sites with high abundance (median of 2) than in the sites with no bromeliads (median of 4). Other traits differed statistically among the plots, but the values were similar in the two categories most contrasting in epiphyte numbers.

**Table 2.1** Tree traits in plots with high (>50), low (<10) and zero abundance of epiphytic bromeliads in the seasonally dry forest of Dzibilchaltún.

Tree traits	Bromeliad abundance (distance from cenote)					
	High (Near)	Low (Intermediate)	None (Far)	DF	<i>F</i>	<i>P</i>
DBH (cm)	8.4 ± 0.5a	6.5 ± 0.4b	7.8 ± 0.5ab	2	3.2	0.042
Tree height (m)	5.6 ± 0.2ab	5.2 ± 0.2b	6.0 ± 0.1a	2	3.08	0.023
Crown base height (m)	3.0 ± 0.1b	3.0 ± 0.2b	3.9 ± 0.09a	2	20.07	0.000*
Crown height (m)	2.7 ± 0.1a	2.2 ± 0.1b	2.1 ± 0.1b	2	4.8	0.005*
Width of the crown (m <sup>2</sup> )	11.0 ± 1.1	6.9 ± 1.1	11.6 ± 1.2	2	3.98	0.020*
Crown volume (m <sup>3</sup> )	46.6 ± 7.3	25.3 ± 7.6	38.8 ± 6.0	2	2.02	N.S.
Leaf area (cm <sup>2</sup> )	12.5 ± 1.6b	15.5 ± 2.1b	21.1 ± 1.1a	2	9.57	0.000*
Bark texture	2 ± 0.1b	4 ± 0.2a	4 ± 0.1a	2	19.21	0.000*
Distance to water hole (m)	213.9 ± 8.9 b	349.1 ± 20.6c	589.7 ± 10.2a	2	265.16	0.001*

Notes: Plots measured 10 x 10 m, four plots presented high abundance ( $N = 67$  trees), three plots had low abundance ( $n = 50$ ) and four plots had zero abundance ( $N = 83$ ). Asterisks show variables that differed significantly between plots with high and zero abundance. Values are shown as mean ± SE except for bark texture, which is rank variable and is expressed as a median; *NS* not significant, *DF* degrees of freedom

Most of the tree species that were found were present in plots with and without bromeliads. Among the shared species, we analyzed the traits of those that had at least three individuals in plots with bromeliads (Fig. 2.3). In plots with bromeliads (plots near the cenote), four of seven tree species had crown bases that were significantly closer to the ground, compared with individuals located in plots without bromeliads (far from the cenote).

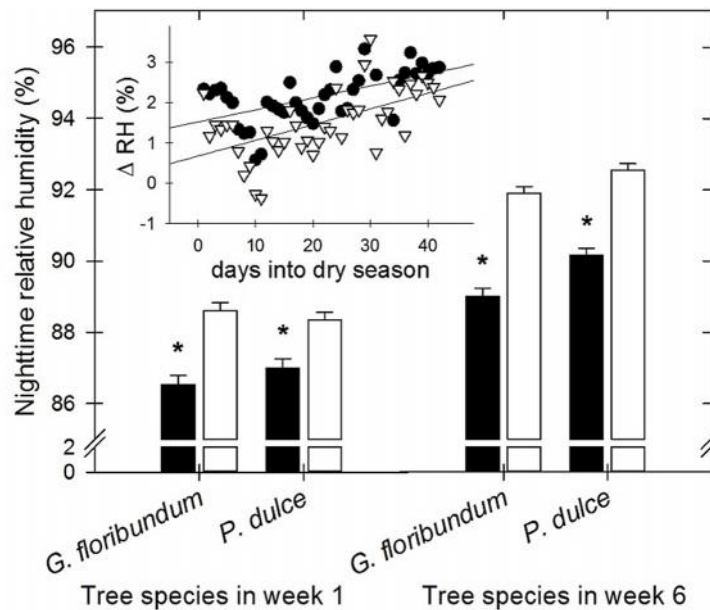


**Figure 2.3** Height of crown base from ground of tree species from plots close to and far from the cenote (with and without bromeliads, respectively). *Black bars* show data for plots far from the cenote ( $N = 67$  trees, plots without bromeliads); *white bars* show data for plots near the cenote ( $N = 72$  trees, plots with high bromeliad abundance). Species shown are *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Thouinia paucidentata* Radlk., *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Malpighia emarginata* DC., *Phyllostylon brasiliense* Capan. Asterisks denote significant differences in crown base height from ground within each species at  $P < 0.05$ .

### 2.3.2. MESOCLIMATIC DATA

During the progression from the wet to dry season (early dry season), both the narrow (*G. floribundum*) and wide (*P. dulce*) canopy tree species had significantly higher nighttime relative humidity in individuals located close to the cenote (means of 89 – 92 %), compared to those farther from the cenote (86 – 89 %,  $P < 0.05$ ; Fig. 2.4). *G. floribundum* had lower

humidity values than *P. dulce* did at sites far from the cenote. Relative humidity tended to be very similar for both species near the cenote. Differences in relative humidity ( $\Delta$  RH) increased as the temperatures dropped in the winter (early dry season with fog formation), with a maximum difference of 3.5 %. Nighttime vapor pressure deficit was lower at the site, close to the cenote, even though the temperature was higher at this site ( $P < 0.05$ , data not shown).



**Figure 2.4** Nighttime relative humidity during the first and the sixth week into the early dry season (October to November 2012) for two host species, *Gymnopodium floribundum* and *Pithecellobium dulce*, far from (black bars) and close to (white bars) the cenote. The species contrast in canopy width, with *G. floribundum* having a narrower canopy than *P. dulce*. Bars show the mean nighttime relative humidity  $\pm$  SE, asterisks denote significant differences ( $P < 0.05$ ) within each species among trees that are far from and close to the cenote. Regressions show the differences in relative humidity ( $\Delta$  RH) close to and far from the cenote trees of both *G. floribundum* (closed circles) and *P. dulce* (open triangles). Regressions: *G. floribundum* beta = 0.579,  $R^2 = 0.335$ ,  $P = 0.001$ ; *P. dulce* beta = 0.577,  $R^2 = 0.333$ ,  $P = 0.001$ .

### 2.3.3. BROMELIACEAE SPECIES IDENTITY AND DISTRIBUTION

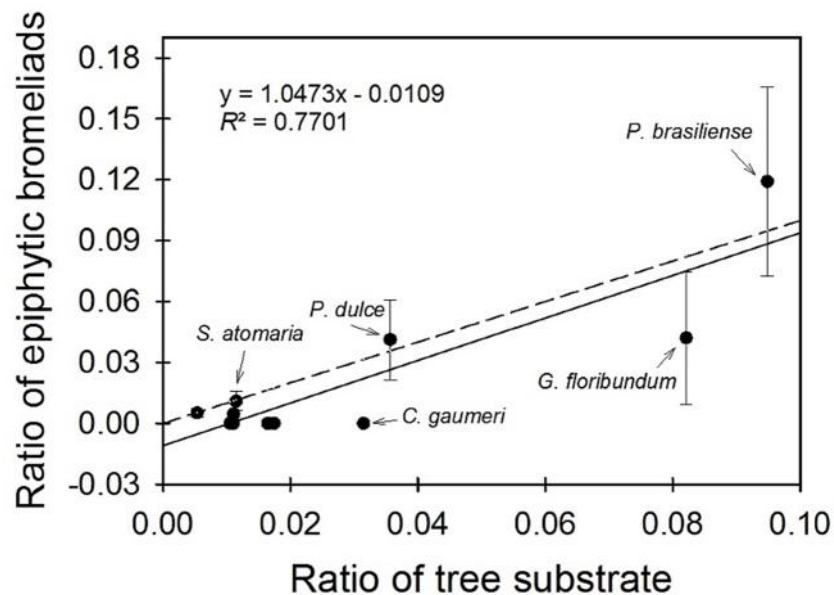
All but one (*Aechmea bracteata*) of the epiphytic bromeliad species belonged to the genus *Tillandsia* (Table 2.2). The dominant species was *T. brachycaulos*, with 289 individuals, representing 77 % of all epiphytic bromeliads.

**Table 2.2** Total number of adult individuals of each epiphytic bromeliad species and the percentage of individuals of each species in each vertical zone in the canopy strata of the tropical dry forest of Dzibilchaltún.

Epiphytic bromeliad	No. of adults	Percentage of species per zone					
		I	IIa	IIb	III	IV	V
<i>Aechmea bractetata</i> (Sw.) Griseb	8	14	0	73	14	0	0
<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult & Schult F.	13	0	9	46	14	23	9
<i>Tillandsia brachycaulos</i> Schtdl.	289	<b>7</b>	<b>20</b>	<b>29</b>	<b>26</b>	<b>11</b>	<b>7</b>
<i>Tillandsia elongata</i> Kunth var. <i>subimbricata</i> (Baker) L.B. Sm.	9	<b>0</b>	<b>13</b>	<b>67</b>	<b>21</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.	4	0	0	45	27	27	0
<i>Tillandsia yucatanana</i> Baker	1	0	0	0	100	0	0
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	29	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>17</b>	<b>38</b>	<b>25</b>	<b>21</b>
<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.	20	<b>6</b>	<b>24</b>	<b>70</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Total percentage per zone		5.9	17.2	33	25.2	11.8	7

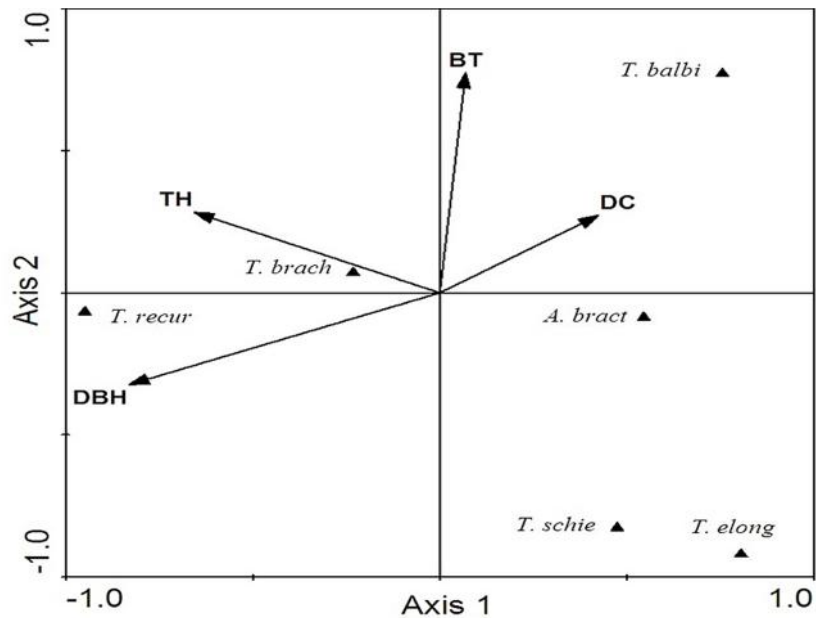
Notes: Ramets and seedlings are not included. Values in bold correspond to values that differ from the expected abundances in a Chi square analysis of the raw data

The ratio of epiphytic bromeliads within a particular tree species increased proportionally to the ratio of available substrate on that tree (represented as the sum of all DBHs for that species, see methods) within the plots with bromeliads (Fig. 2.5). The linear regression plotted on the data ( $R^2 = 0.77$ ,  $P < 0.01$ ) was not statistically different from a 1:1 ratio regression, implying a random distribution of epiphytes among tree species. Thus, bigger and/or more abundant trees housed more epiphytes. The only exception was *G. floribundum*; the standard error of this species did not intercept the broken line that showed the 1:1 relationship, meaning that given its abundance, it had fewer epiphytes than expected.



**Figure 2.5** Relation between the ratio of epiphytic bromeliads per tree species and the ratio of tree substrate per tree species. Tree substrate is defined as the sum of all diameters at breast height of each species located within plots that have epiphytic bromeliads. The *solid line* represents the regression of the data; the *broken line* represents a 1:1 relation, which assumes random use of available substrate on the different tree species. The tree species labeled are *Caesalpinia gaumeri* Greenm., *Gymnopodium floribundum*, *Phyllostylon brasiliense*, *Pithecellobium dulce*, *Senna atomaria* (L.) Irwin & Barneby. Regression was significant ( $P < 0.01$ ). Values are means of the plots where each tree species was found and standard error.

The CCA, which related the tree traits and the distance to the cenote with bromeliad species distribution was significant (Monte Carlo test  $P = 0.04$ ) and had a high amount of variance explained in the first two axes (eigenvalues, axis 1 = 0.379; axis 2 = 0.201, Fig. 2.6), with the cumulative percentage variance of the species–environment relation being 63 and 96 %. *Tillandsia balbisiana* and *T. schiedeana* were positively associated with both the distance to the cenote and bark texture, whereas *T. brachycaulos* and *T. recurvata* were positively associated with tree height and DBH.



**Figure 2.6** Ordination biplot of the canonical correspondence analysis showing four epiphytic bromeliad species of the dry forest of Dzibilchaltún in relation to tree traits and site influence. Constraining environmental variables (tree traits and site) are indicated by vectors. Species ordination scores are indicated with *triangles*. Environmental variable codes are BT, bark texture; DBH, diameter at breast height; DC, distance from the cenote; TH, tree height. *T. balbi*, *Tillandsia balbisiana*; *T. brach*, *Tillandsia brachycaulos*; *T. recur*, *Tillandsia recurvata*; *T. schie*, *Tillandsia schiedeana*

The vertical distribution of the epiphytic bromeliads was not random; all species were more abundant around the upper trunk (zone IIb, 33 % of bromeliads) and at the base of the crown (III, 25.2 % of bromeliads; Table 2.2). For some species, such as *A. bracteata* (species  $\chi^2 = 14.6$ , degrees of freedom,  $df = 5$ ,  $P < 0.05$ ) and *T. schiedeana* (species  $\chi^2 = 39.6$ ,  $df = 5$ ,  $P < 0.05$ ), strata IIb and III represented the upper limit, with other individuals present in the lower trunk. In contrast, for *T. recurvata* (species  $\chi^2 = 15.1$ ,  $df = 5$ ,  $P < 0.05$ ), these strata represented the lower limit, and individuals could be found all the way to the top canopy (zone V). *Tillandsia brachycaulos* was found throughout the whole vertical strata, though it was more abundant in zones IIb and III (species  $\chi^2 = 83.2$ ,  $df = 5$ ,  $P < 0.05$ ). Other species showed no significant stratification in the Chi square test.



---

#### 2.3.4. MICROCLIMATIC DATA IN CANOPY STRATA

During the wet season, high microclimatic variation was found among the strata of two host tree species. PPFD was consistently higher in *G. floribundum* during both the wet and late dry seasons, compared with *P. brasiliense* ( $P < 0.05$ ; Table 2.3). During the wet season, the upper stratum (4.5 m) of *G. floribundum* received 66 % (mean of  $35 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) of the total above– canopy PPFD, while *P. brasiliense* received only 27 % ( $13 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ). Progressive light extinction towards the lower stratum was observed in *G. floribundum*, whereas total light was 13 % at the 3 and 1.5 m heights in *P. brasiliense*.

During the late dry season, light penetration through the canopy increases as a result of leaf fall ( $P < 0.05$ ; Table 2.3). Light penetration was 78 % ( $39 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) and 28 % ( $14 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) at the 4.5 m and 1.5 m height in *G. floribundum*, respectively. *Phyllostylon brasiliense* had lower light penetration ( $P < 0.05$ ), though the differences among the species were less evident than in the wet season. Values were 47 % ( $24 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) and 31 % ( $15 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) at 4.5 and 1.5 m in the latter species, respectively ( $P < 0.05$ ).

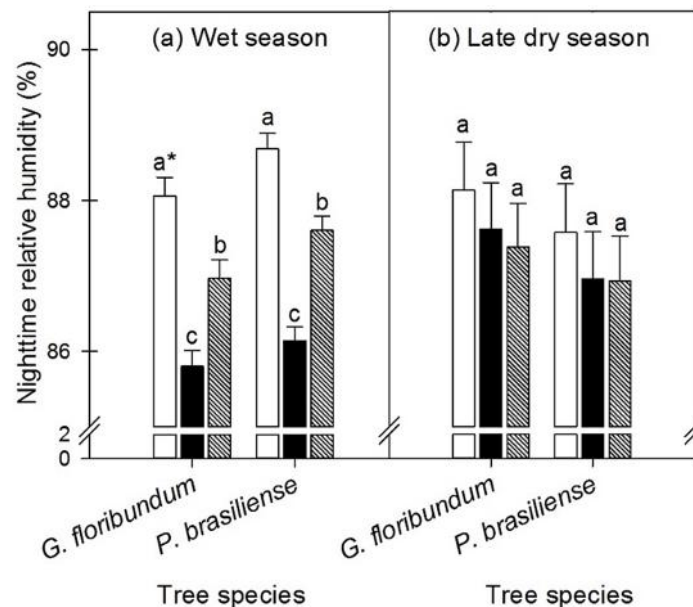
Other microclimatic variables varied less; during both the wet and late dry seasons, mean temperature did not differ among the strata. There was, however, a significant species effect in the ANOVA ( $P < 0.001$ ), shown by higher temperatures in *G. floribundum* during the wet season ( $27.9 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) compared with *P. brasiliense* ( $27.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Maximum temperatures showed no species or strata effect, but were higher in the dry season ( $38.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) compared with the wet season ( $34.9 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Relative humidity was higher during the wet season (79 %) than in the late dry season (72 %), with no species effect. Relative humidity was higher at 4.5 m for *P. brasiliense* (80 %) and at 3 m (80 %) for *G. floribundum*. VPD was lower during the wet season (0.93 kPa) than in the late dry season (1.5 kPa). During the dry season, VPD did not differ for the strata of either species; in the wet season VPD was higher in the lower stratum of *G. floribundum* (1.1 kPa) and in the mid stratum of *P. brasiliense* (1.2 kPa).

**Table 2.3** Mean values ( $\pm$ SE) for microclimatic variables at three vertical zones in the strata of a narrow-canopy host tree (*Gymnopodium floribundum*) and wide-canopy host (*Phyllostylon brasiliense*) during the wet (August) and late dry (April) seasons 2009–2010

Variable	Wet season						Late dry season					
	<i>G. floribundum</i>			<i>P. brasiliense</i>			<i>G. floribundum</i>			<i>P. brasiliense</i>		
	1.5 m	3 m	4.5 m	1.5 m	3 m	4.5 m	1.5 m	3 m	4.5 m	1.5 m	3 m	4.5 m
PPFD (mol m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	13 $\pm$ 3.0c	19 $\pm$ 3.6b	35 $\pm$ 1.3a	6 $\pm$ 1.6c	19 $\pm$ 3.6b	35 $\pm$ 1.3a	14 $\pm$ 2.5c	25 $\pm$ 2.4b	39 $\pm$ 3.7a	15 $\pm$ 3.3c	18 $\pm$ 1.0c	24 $\pm$ 3.4b
Tmean (°C)	27.8 $\pm$ 0.2a	27.9 $\pm$ 0.1a	27.9 $\pm$ 0.1a	27.0 $\pm$ 0.1b	27.2 $\pm$ 0.2b	27.1 $\pm$ 0.1b	27.8 $\pm$ 0.2a	27.8 $\pm$ 0.2a	27.8 $\pm$ 0.2a	27.5 $\pm$ 0.2a	27.7 $\pm$ 0.2a	27.6 $\pm$ 0.2a
Tmax (°C)	35.6 $\pm$ 1.3a	35.7 $\pm$ 1.3a	35.9 $\pm$ 1.3a	38.6 $\pm$ 1.3a	34.5 $\pm$ 1.4a	34.2 $\pm$ 1.2a	39.7 $\pm$ 1.3a	38.4 $\pm$ 1.3a	38.9 $\pm$ 1.3a	38.7 $\pm$ 1.3a	38.9 $\pm$ 1.3a	37.4 $\pm$ 1.3a
RH (%)	77 $\pm$ 0.6c	80 $\pm$ 0.3a	78 $\pm$ 0.3b	79 $\pm$ 0.4ab	74 $\pm$ 0.6b	80 $\pm$ 0.3a	72 $\pm$ 0.7a	72 $\pm$ 0.7a	72 $\pm$ 0.7a	72 $\pm$ 0.6a	71 $\pm$ 0.7a	73 $\pm$ 0.7a
VPD (KPa)	1.1 $\pm$ 0.04a	0.9 $\pm$ 0.02c	1.0 $\pm$ 0.02b	0.9 $\pm$ 0.02c	1.2 $\pm$ 0.04a	0.8 $\pm$ 0.02c	1.6 $\pm$ 0.05a	1.6 $\pm$ 0.05a	1.5 $\pm$ 0.05a	1.4 $\pm$ 0.04a	1.5 $\pm$ 0.04a	1.4 $\pm$ 0.04a

Notes: N = 3 individuals per species, letters denote significant differences among the strata and the species within seasons (ANOVA,  $P < 0.05$ )  
 PPFD photon flux density, Tmean mean temperature, Tmax maximum temperature, RH relative air humidity, VPD vapor pressure deficit

Nighttime relative air humidity differed significantly among canopy strata and among species during the wet season, with the higher strata of *P. brasiliense* having the highest values of 89 % ( $P < 0.05$ ; Fig. 2.7a). The driest stratum was at 3 m, where the mean relative humidity dropped to 86 %; *G. floribundum* showed the same patterns, with lower values. Differences in nighttime relative humidity were not significant in the dry season, either for the strata or the species (Fig. 2.7b).



**Figure 2.7** Nighttime relative humidity among three vertical strata of host tree species with a narrow (*Gymnopodium floribundum*) and a wide (*Phyllostylon brasiliense*) canopy during the wet (a) and late dry (b) seasons (August 2009 and April 2010, respectively). The strata were characterized at 4.5 m (open bars), 3 m (closed bars) and 1.5 m (dashed bars). Means and standard errors are shown. Columns showing the same letter are not statistically different; comparisons were made within each season.

## 2.4. DISCUSSION.

In agreement with our first hypothesis, there was a negative correlation between distance to the cenote (water hole) and the abundance of epiphytic bromeliads within the dry forest of Dzibilchaltún (Fig. 2.2a). Plots closer to the cenote housed most of the epiphytic bromeliads at the study site, with a sudden drop in individuals in plots farther than 250 m from this permanent water source. The distance at which the epiphytic abundance drops corresponds with the approximate distance at which the water table drops from 2 to 10 m below ground

level, as found in a transect analyzed by Valdez-Hernández et al. (2010). In this seasonal forest with a prolonged drought, proximity to the water table influences those trees that can tap this to the water table influences those trees that can tap this permanent water source, since consolidated limestone prevents root penetration as the water table becomes deeper (Querejeta et al. 2006). The asymmetrical distribution of the epiphytes was unrelated to higher availability of substrate for colonization, as neither tree abundance nor tree DBH followed the same pattern (Fig. 2.2b, c).

As stated in our first hypothesis, both tree structure and microenvironment were found to be influenced by the distance to the cenote. Trees near the cenote had lower canopy bases compared to those of the same species located far from the cenote (Fig. 2.3). A lower canopy base may result in greater leaf area in the tree, that may influence epiphyte microenvironment. In plots near the cenote, there was also an increased nighttime relative humidity (measured in the transition from wet to dry seasons, Fig. 2.4), which may be caused by nocturnal transpiration in trees (Reyes-García et al. 2012b) and/or by changes in canopy structure. During the dry season, epiphytic bromeliads, being perennial, are physiologically stressed by increased temperature and light and diminished humidity that results from the seasonal climate and from leaf-fall from trees in tropical dry forests (Reyes-García et al. 2008a; González-Salvatierra et al. 2010). In these seasonal environments, as in many others, water is the most limiting factor for epiphyte survival (Laube and Zotz 2003; Graham and Andrade 2004). All bromeliad species in this dry forest exhibit CAM, and thus the water status of these epiphytes is unaffected by daytime humidity and VPD; transpiration rates depend on the nighttime values of these factors and are very sensitive (Reyes-García et al. 2008b). A 15 % decrease in nighttime relative humidity can be lethal to a nebulophytic species of the genus *Tillandsia* (a species that harvests fog droplets to maintain water status), and the consequent desiccation delimits its stratification in the canopy (Reyes-García et al. 2012a). Consequently, the small, but consistent difference in relative humidity found within the tree canopies near the cenote may enable epiphyte survival by decreasing transpiration rates under the harsh conditions of the dry season, particularly during the cooler first months.

The increased nighttime humidity near the cenote may also promote longer periods of dew and/or fog formation, compared to the sites far from the cenote. Dew has been found

to be an important water source in the annual water budget of epiphytes in this forest (Andrade 2003). Dew condensation is enhanced by the lower night temperatures during the winter (Barradas and Glez-Medellín 1999), corresponding to the early dry season, when low air temperatures reduce the dew point and allow a higher relative humidity under equal or lower absolute humidity values. The differences in relative humidity among the sites (close and far from the cenote) increased as the temperatures cooled from October to November and thus may favour higher condensation locally.

Further into the late dry season (February to May), the increasing temperatures, diminished absolute humidity, and concomitant leaf fall will then reduce the relative humidity (Table 2.3; Fig. 2.7). During these phases, the cenote may influence the epiphyte microenvironment by delaying leaf fall in some trees (Valdez-Hernández et al. 2010). Our microclimatic data show that leaf deciduousness can have a very high impact in VPD and in light penetration to the lower strata of the canopy, where the epiphytes are abundant; consequently, a delay in leaf fall may promote epiphyte survival.

Instead of the microenvironmental constraints expressed in our first hypothesis, an alternative explanation to the asymmetrical distribution of the epiphytic bromeliads in this forest would be dispersal limitation. Because this is a forest regenerating from disturbance, patches of different ages are found, and bromeliads could be dispersing from an old forest site (60 year old or more) to new regenerating sites (35 year old or more; González-Iturbe et al. 2002). With no apparent barriers to dispersal, we would expect a more gradual change from colonized to noncolonized areas. Annual recruitment has been observed in the areas close to the cenote, yet no dispersion has been observed beyond the current areas (N. Chilpa-Galván and C. Reyes-García, unpublished data). Sites with low bromeliad abundance have the lowest DBH, tree height and tree numbers of all the plots (Table 2.1; Fig. 2.2), which may indicate recent disturbance events and may be the cause of the low epiphyte numbers.

The increase in nighttime humidity observed near the cenote was independent of the tree species, even when two species with contrasting canopy structure, *G. floribundum* with a thin canopy and *P. dulce* with a wide canopy, were selected for the study. The overriding effect of the site over the tree species to determine the microclimate, at least for nighttime relative humidity, may explain the random distribution of the epiphytic bromeliads on

available trees (Fig. 2.5). Several studies have found evidence of an uneven distribution of epiphytes among possible host trees, finding positive correlations between some tree attributes and epiphyte occurrence (García-Suárez et al. 2003; Laube and Zotz 2006; Reyes-García et al. 2008a; Benavides et al. 2011). Thus, contrary to our second hypothesis, we found that, when we considered only the trees in the plots that have bromeliads, the epiphytes were randomly distributed among the existing substrates, independent of the tree species identity (Fig. II 5). The distribution of epiphytes among the tree species was represented by a 1:1 relationship between the probability of finding the tree species and the proportion of bromeliads found in that tree species. Some studies have found similar random patterns, particularly in disturbed environments with few host tree species (Flores-Palacios and García-Franco 2006; Zotz and Vollrath 2003). Results would suggest that the microclimatic differences exerted by the proximity to the cenote are more important to epiphytic establishment than are differences among trees.

The CCA also showed that the variables influencing the distribution of the different species were mainly related to space and availability of substrate (Fig. 2.6), also rejecting our second hypothesis in which we expected some host tree species to be favored due to their attributes. To obtain a statistically significant CCA and improve its predictive capacity, we discarded several variables (Oliveira-Filho and Fontes 2000), retaining only four variables. Tree height and DBH, variables again associated with availability of substrate for colonization were positively related to the distribution of *T. brachycaulos* and *T. recurvata*. *Tillandsia schiedeana* and *T. balbisiana* were positively associated with bark texture, which is related to dispersal by promoting the anchorage of wind-dispersed seeds that have a plumose coma (Hietz and Hietz-Seifert 1995; Castro-Hernández et al. 1999). Yet the distribution of these two species was also positively related to the distance to the cenote. Other variables that may determine microenvironmental differences such as leaf size or canopy width of the trees were not significant.

In agreement with our third hypothesis, the different species also showed differences in their dispersal strategies and/or physiological requirements by having a particular vertical stratification within the canopy (Table 2.2). Most *Tillandsia* species were found at the crown base (zone IIb) and lower canopy (zone III), zones typically inhabited by shade-tolerant species in wet forests, where most species stratification has been described (Pittendrigh

1948; Johansson 1974), but a significant amount of light is received in this open forest. *Aechmea bracteata* was found mostly in the lower zones of the canopy where lower VPD and incident light may enable establishment, but also where thicker branches and trunks have the mechanical strength to support this large bromeliad. In contrast, *T. recurvata* was associated with the upper canopy; the species possibly benefited from higher dew deposition at the top canopy during the dry season, while being tolerant of excess light (Andrade 2003; Graham and Andrade 2004).

The microclimatic differences found among the strata and among host species were more marked in the favorable, wet season (Table 2.3; Fig. 2.7) because in the late dry season trees are leafless. The microclimate among trees and strata in the wet season may have a smaller influence on epiphytic establishment than the increased nighttime relative humidity resulting from the proximity to the cenote (Fig. 2.4). Only light incidence (PPFD) differed significantly during the dry season and may be the main climatic factor, along with mechanical strength, that limits some of the epiphytic species that are prone to photoinhibition to the lower strata (González-Salvatierra et al. 2010; Reyes-García et al. 2012a).

In conclusion, epiphyte distribution in this forest was highly influenced by the water table depth (indicated by the distance to the cenote). Bromeliad epiphyte distribution was limited to the sites close to the cenote, which offered higher nighttime humidity that may be important in lowering transpiration rates in these CAM plants and increase the duration and frequency of fog and/or dew events, particularly during the early dry season. The epiphytic bromeliads were randomly distributed among the available trees near the cenote, where we nevertheless found differences in the vertical stratification of the species within the canopy, which may reflect differences in drought and light tolerance.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

We thank the National Park Dzibilchaltún–INAH. Filogonio May, Celene Espadas, Robert Us and Luis Sima helped during field work and processing data. Thanks to Alejandro Flores-Palacios for reviewing an earlier version of this manuscript and to Raymond Froend and two

anonymous reviewers for providing comments to substantially improve the manuscript. Research was funded by Fondo SEP–CONACYT 80181 and SEMARNAT–CONACYT 107916 to Reyes-García. N. Chilpa received a Masters scholarship from CONACYT (224268).

## 2.5. REFERENCES

- Andrade JL (2003) Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *J Trop Ecol* 19:479–488
- Barradas VL, Glez-Medellín MG (1999) Dew and its effect on two heliophile understory species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *Int J Biometeorol* 43:1–7
- Benavides AM, Vasco A, Duque AJ, Duivenvoorden JF (2011) Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of Colombian Amazonia. *J Trop Ecol* 27:223–237
- Castro-Hernández JC, Wolf JHD, García-Franco JG, González-Espinosa M (1999) The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Rev Biol Trop* 47:763–773
- Flores-Palacios A, García-Franco JG (2006) The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *J Biogeogr* 33:323–330
- García-Suárez MD, Rico-Gray V, Serrano H (2003) Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecol* 166:207–215
- Gentry AH (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol Biol* 15:1–84
- González-Iturbe JA, Olmsted I, Tun-Dzul F (2002) Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, México. *For Ecol Manage* 167:67–82
- González-Salvatierra C, Andrade JL, Escalante-Erosa F, García-Sosa K, Peña-Rodríguez LM (2010) Antioxidant content in two CAM bromeliad species as a response to seasonal light changes in a tropical dry deciduous forest. *J Plant Physiol* 167:792–799
- Graham EA, Andrade JL (2004) Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Am J Bot* 99:699–706
- Griffiths H, Maxwell K (1999) In memory of C. S. Pittendrigh: does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Funct Ecol* 13:15–23
- Guevara-Escobar A, Cervantes-Jiménez M, Suzán-Azpíri H, González-Sosa E, Hernández-



- 
- Sandoval L, Malda-Barrera G, Martínez-Díaz M (2011) Fog interception by ball moss (*Tillandsia recurvata*). *Hydrol Earth Syst Sci* 15:2509–2518
- Hietz P, Hietz-Seifert U (1995) Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico. *J Veg Sci* 6:487–498
- Johansson D (1974) Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr Suec* 59:1–136
- Kelly DL, O'Donovan G, Feehan J, Murphy S, Drangeid SO, Marcano-Berti L (2004) The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *J Trop Ecol* 20:643–666
- Laube S, Zotz G (2003) Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Funct Ecol* 17:598–604
- Laube S, Zotz G (2006) Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a panamanian lowland forest. *Ann Bot London* 97:1103–1114
- Martin CE (1994) Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Bot Rev* 60:1–82
- Mondragón DMC, Duran R, Ramírez I, Valverde T (2004) Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *J Trop Ecol* 20:189–200
- Oliveira-Filho AT, Fontes AAL (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793–810
- Orellana R (1999) Evaluación climática. In: García A, Córdova J (eds) *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida
- Pittendrigh CS (1948) The bromeliad–anopheles–malaria complex in Trinidad. I–The bromeliad flora. *Evolution* 2:58–89
- Querejeta JI, Estrada-Medina H, Allen MF, Jiménez-Osornio JJ, Ruenes R (2006) Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in dry tropical climate. *Plant Soil* 287:187–197
- Reyes-García C, Griffiths H, Rincón E, Huante P (2008a) Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica* 40:168–175
- Reyes-García C, Mejia-Chang M, Jones GD, Griffiths H (2008b) Water vapour isotopic exchange by epiphytic bromeliads in tropical dry forests reflects niche differentiation and climatic signals. *Plant Cell Environ* 31:828–841
- Reyes-García C, Mejia-Chang M, Griffiths H (2012a) High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytol* 193:745–754
- Reyes-García C, Andrade JL, Simá JL, Us-Santamaría R, Jackson PC (2012b) Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree use in dry forest legume and non-legume trees.

Trees Struct Funct 26:1317–1330

Thien LB, Bradburn AS, Welden AL (1982) The woody vegetation of Dzibilchaltun, a Maya archeological site in Northwest Yucatan. Middle American Research Institute, Tulane University, New Orleans

Valdez-Hernández M, Andrade JL, Jackson PC, RebolledoVieyra M (2010) Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. Plant Soil 329:155–171

Wolf JHD, Könings CJF (2001) Toward the sustainable harvesting of epiphytic bromeliads: a pilot study from the highlands of Chiapas, Mexico. Biol Conserv 101:23–31

Zotz G, Vollrath B (2003) The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*—correlations with tree size, tree age, and bryophyte cover. J Trop Ecol 19:81–90

**CAPÍTULO III****GERMINACIÓN Y SUPERVIVENCIA IN SITU DE DOS ESPECIES DE TILLANDSIA EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA****3.1. INTRODUCCIÓN.**

Las especies del género *Tillandsia* son comunes en los bosques tropicales estacionales del neotrópico, donde las condiciones ambientales son de pocos meses de lluvia y una temporada de sequía con altas temperaturas (Benzing, 1990; Pittendrigh, 1948). Las semillas de las especies de *Tillandsia* presentan una coma plumosa que permite la dispersión por viento, proceso que se vincula con el término de la temporada de sequía y el inicio de la temporada de lluvias (Mondragón *et al.*, 2015; Montes-Recinas *et al.*, 2012). Algunas especies de ambientes xéricos (desiertos, dunas costeras y selvas estacionales) aprovechan las primeras precipitaciones pluviales para desencadenar el proceso de germinación, como el caso de las semillas de *Tillandsia* (Bader *et al.*, 2009). En estos ambientes estacionales, las lluvias suelen ser un poco esporádicas aun en la temporada de lluvias, por lo que las semillas están expuestas a una hidratación y deshidratación parcial, y estas variaciones pueden resultar en una germinación retardada o prevenir por completo la germinación (Montes-Recinas *et al.*, 2012). Como el tiempo de obtención de agua es muy corto, las epífitas han desarrollado diversas estrategias para almacenarla de forma rápida en sus tejidos (suculencia) y tener la fotosíntesis CAM que les permitirá sobrevivir a largos periodos de desecación. Sin embargo, esta situación puede ser diferente para las plántulas de epífitas, cuya morfología y fisiología foliar puede variar de plántulas a adultos (Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

La germinación es un proceso que inicia con la entrada del agua a la semilla seca y termina con la elongación del eje embrionario (Bewley, 1997; Bewley y Black, 1994). Diversos estudios se han concentrado en la germinación y el establecimiento de las epífitas, por ejemplo, se tienen resultados de un 100 % de semillas germinadas y el 60 % de supervivencia de plántulas bajo condiciones controladas (Mondragón *et al.*, 2015; Bader *et al.*, 2009; Goode y Allen, 2009; Mondragón y Calvo-Irabien, 2006), mientras que en condiciones naturales se presenta un 0.2 hasta un 97 % de semillas germinadas (Cascante-

Marín *et al.*, 2009; Bader *et al.*, 2009; Castro-Hernández *et al.*, 1999). Sin embargo, durante los primeros meses de desarrollo de la plántula la supervivencia puede alcanzar el 40 %, lo que reduce el establecimiento de las epífitas (Mondragón *et al.*, 2015).

El microambiente (luz, temperatura y humedad relativa) que proporcionan los árboles hospederos es importante para la germinación y el establecimiento de las epífitas (Goode y Allen, 2009). Valdez-Hernández *et al.* (2010) realizaron un estudio del perfil del manto freático en una selva baja caducifolia, así como la fenología de cinco especies arbóreas, y encontraron que la profundidad del manto freático es de solo dos metros en el área cercana a un cenote (dolina inundada de origen kárstico). Esta condición geológica beneficia a las especies arbóreas, ya que tienen mayor disponibilidad de agua, incluso en la temporada de sequía, y también a las epífitas, ya que los árboles conservan por mayor tiempo sus hojas. Sin embargo, en sitios lejanos al cenote cuando el perfil se desplaza 10 m de profundidad y los árboles no tienen tanta disponibilidad de agua, el efecto es contrario (Valdez-Hernández *et al.*, 2010, lo cual también afecta negativamente a las epífitas (Chilpa-Galván *et al.*, 2013, cap.II).

De acuerdo con lo anterior y tras observaciones realizadas en la porción de selva baja caducifolia que comprende el sitio de estudio, así como la presencia del cenote, se observó una mayor presencia de especies de *Tillandsia* en el área cercana al cenote, mientras que las zonas alejadas a éste, la abundancia es menor o inexistente. Al realizar mediciones de humedad relativa del aire en ambas zonas, se detectó una humedad relativa menor en la zona lejana del cenote, comparada con los alrededores del cuerpo de agua, posiblemente debido a una mayor transpiración por parte de los árboles o una mayor área foliar en los árboles cercanos al cenote (Cap. II). En este capítulo se pretendió responder sí la distribución de las especies de bromeliáceas epífitas es asimétrica y sí al considerar dos microambientes en la selva baja caducifolia, cerca y lejos al cenote local, ¿el microambiente lejano al cuerpo de agua (cenote) propiciará condiciones microambientales en el estrato vertical de las especies arbóreas que sean favorables para la germinación de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*? Y por último sí durante el establecimiento de las plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* en las especies arbóreas localizadas en el área lejana al cenote ¿éstas perecerán debido a la menor humedad relativa presente en ese microambiente?

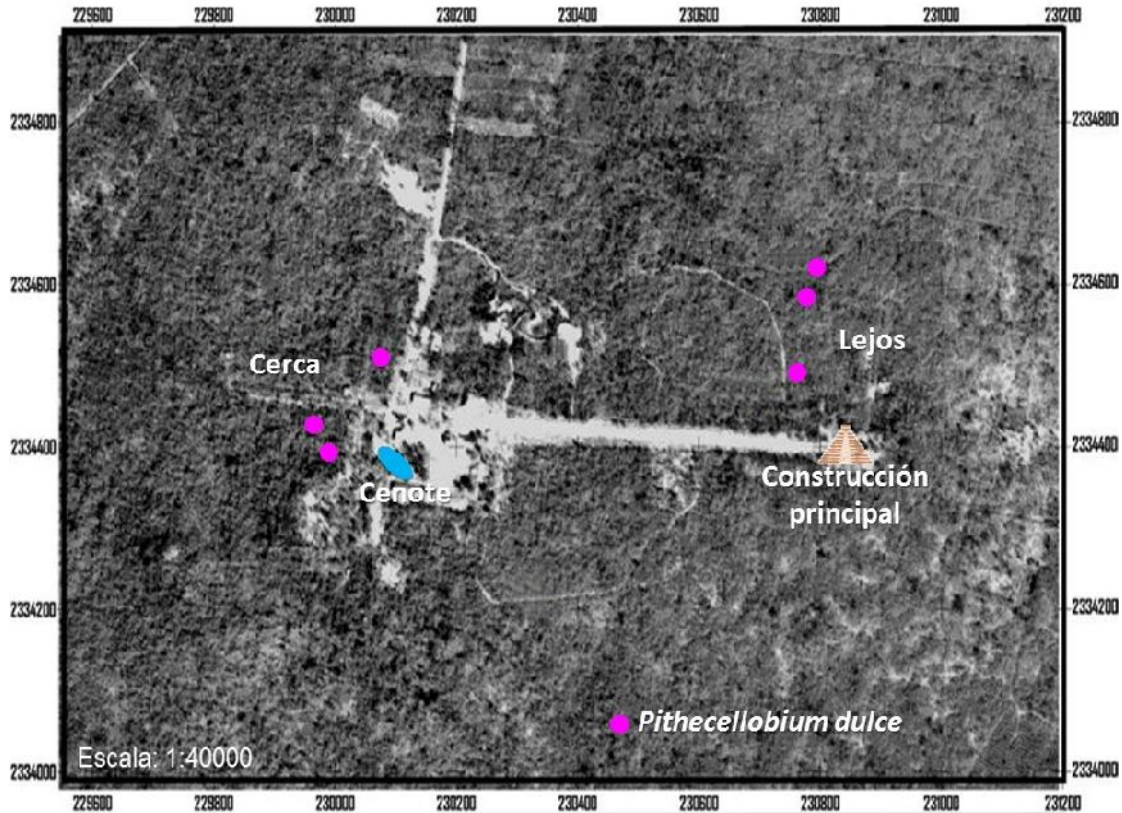
Los objetivos que se plantearon fueron los siguientes: **1)** Evaluar el porcentaje de germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* sobre individuos de un árbol hospedero [*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.] distribuidos en dos condiciones microambientales (lejos y cerca del cenote) en una selva baja caducifolia, y **2)** Caracterizar el microambiente de luz (flujo de fotones para la fotosíntesis – FFF), humedad relativa y temperatura bajo el dosel de los árboles hospederos durante la germinación de semillas de ambas especies de *Tillandsia*. Dentro de las hipótesis se tienen las siguientes: **1)** Por estudios previos se sabe que en los alrededores del cenote la humedad relativa es mayor respecto a otras áreas de la selva baja caducifolia, y dado que la germinación en especies de *Tillandsia* es rápida y con un periodo de crecimiento limitado en la selva baja caducifolia, se espera que las semillas de estas especies aprovechen las primeras precipitaciones pluviales y presenten altas tasas de germinación en *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* en los árboles ubicados cerca del cenote, mientras que lejos del cenote las tasas de germinación serán menores para ambas especies. Y **2)** La temporada de lluvias crea condiciones favorables no solo para la germinación, sino un ambiente más húmedo que evita la desecación de las plántulas en desarrollo, y dado que *T. brachycaulos* es la especie más abundante en la selva baja caducifolia, se espera que presente mayores tasas de germinación y de establecimiento desde las primeras semanas de inicio del experimento, mientras que la germinación y el establecimiento será menor y más lento en *T. yucatanana*, cuyos óptimos ambientales pueden no situarse en esta selva baja caducifolia.

## **3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.**

### **3.2.1. SITIO DE ESTUDIO**

El Parque Nacional de Dzibilchaltún está localizado en una porción de selva baja caducifolia al norte de la Ciudad de Mérida, en el estado de Yucatán, México (Ver descripción del área en el cap. I y II). En el sitio se localiza el cenote *Xlakah* (Pueblo Viejo), y de acuerdo a las mediciones de microambiente y densidad de bromeliáceas epífitas, se designaron dos microambientes: 1) cerca: los árboles fueron seleccionados a una distancia < 100 m del

cuerpo de agua y 2) lejos: los árboles se seleccionaron a una distancia > 700 m del cuerpo de agua (Fig. 3.1).



**Figura 3.1** Representación del sitio de estudio donde se muestra la ubicación de los individuos de *Pithecellobium dulce* (círculos) en el microambiente lejos (> 700m) y cerca del cenote (< 100m). Mapa elaborado por C. Espadas y modificado de Chilpa-Galván, 2011. Escala 1:40.000, los números en el marco del mapa indican las coordenadas en UTM del sitio de estudio.

### 3.2.2. ESPECIES DE ESTUDIO

Las especies de *Tillandsia* fueron seleccionadas de acuerdo a la disponibilidad de infrutescencias presentes durante el periodo de fructificación. ***Tillandsia brachycaulos*** es una epífita, originaria del sur de México y América Central hasta Panamá. Sus hojas forman una roseta sin tallo, y se tornan de color rojo carmesí en el momento de la floración con flores de color lila, los frutos son cápsulas cilíndricas que contiene ~151 semillas en cada fruto. Posterior a la dispersión, la roseta muere y produce 1 o 2 nuevas rosetas en la parte basal de la planta (Fig. 3.2a; Mondragón *et al.*, 2004b; Uteley 1994). Y ***Tillandsia yucatanensis***

es una epífita, originaria de la península de Yucatán. Las poblaciones de esta planta se localizan en individuos solitarios o en conglomerados. Sus hojas son de color gris–plateado, recurvadas y semi–suculentas que forman un pseudobulbo ancho. La inflorescencia en forma de espiga presenta de 2 – 15 flores de color azul lavanda, los frutos son cápsulas y se encuentran sujetos a brácteas florales (Fig. 3.2b; FNA, 2015).



**Figura 3.2** Bromeliáceas epífitas tipo atmosféricas: a) *Tillandsia brachycaulos*, b) *Tillandsia yucatanana*. Fotografías realizadas en la selva baja caducifolia.

**Pithecellobium dulce (Roxb.) Benth.** Pertenece a la familia Leguminosae. Se distribuye en una amplia variedad de condiciones climáticas, principalmente en los trópicos y subtropicos, con precipitaciones de 450 a 1,650 mm (Sir Hooker, 1844). Es un árbol con una altura de hasta 20 m, presenta una copa ancha y su corteza es de color gris verdoso de aspecto granuloso (presencia de lenticelas), en las ramas jóvenes presentan pelos y espinas por pares (Monroy y Colín, 2004; Fig. 3.3).

### 3.2.3. COLECTA DE SEMILLAS DE TILLANDSIA

Con base en la fenología de *Tillandsia brachycaulos* propuesta por Mondragón *et al.* (2004b), se realizó la búsqueda y colecta de individuos adultos con infrutescencias de *T.*



*brachycaulos* y *T. yucatanana* ( $N = 15$  individuos por especie). Los ejemplares se trasladaron al invernadero de CICY donde cada ejemplar fue cubierto con una bolsa de tul para evitar la dispersión de las semillas y facilitar su colecta. El proceso de dispersión de las semillas de bromeliáceas epífitas, ocurrió a finales del mes de marzo y concluyó a finales del mes de mayo de 2014, que coincide con el fin de la sequía.



**Figura 3.3** Representación de la a) arquitectura de *Pithecellobium dulce* especie hospedera en la selva baja caducifolia, b) corteza del árbol y c) semillas de *Tillandsia yucatanana* adheridas a la corteza por medio de su coma plumosa (flechas amarillas). Fotografías realizadas en la selva baja caducifolia.

### 3.2.4. EVALUACIÓN DE LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO DE TILLANDSIA (in situ)

Por estudios previos se sabe que a una altura entre 1.5 a 3 m se localiza a la mayoría de las bromeliáceas epífitas en la selva baja caducifolia (Chilpa-Galván, 2011; Cervantes *et*



*al.*, 2005); por ello, en los árboles seleccionados y a una altura de dos metros se colocaron 60 semillas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*, adheridas a la corteza del árbol por medio de su coma plumosa, y para evitar su dispersión, pero permitir el paso de agua, luz y viento fueron cubiertas con tul blanco. El registro de la germinación se llevó a cabo durante dos meses (junio – agosto de 2014), con dos visitas por semana. Sin embargo, desde el inicio del experimento, solo en las especies arbóreas ubicadas en el área cercana al cenote se observó depredación de semillas de las especies en estudio, por ello se estuvo realizando la siembra de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* cada semana durante el mes de junio de 2014. Además, se modificó la posición del lugar de siembra (dentro del mismo árbol) y sobre la corteza se colocó una capa delgada de resistol 850, donde fueron adheridas por medio de su coma plumosa (método sugerido por Bernal *et al.*, 2005) y se cubrieron con tul blanco. Pese a modificar la estrategia de siembra, la depredación continuó, por ello se tomó la decisión de sólo utilizar los datos de 32 días (18 julio a 18 de agosto de 2014), donde la depredación de semillas fue menos frecuente. Se determinó la germinación de las semillas mediante la protrusión del hipocotilo. El establecimiento de plántulas fue evaluado mediante la presencia y ausencia de plántulas a lo largo de siete meses (agosto 2014 – marzo 2015), teniendo un registro mensual.

### 3.2.5. MEDICIÓN DEL MESO Y MICROAMBIENTE

Para caracterizar el mesoambiente de la selva baja caducifolia y el microambiente del árbol hospedero, se realizaron mediciones de humedad relativa (HR), temperatura (iButton Maxim, California, Estados Unidos) y flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF; S-LIA-M003, Massachusetts, Estados Unidos; conectados a un registrador HOBO de estación meteorológica) con sensores ubicados a 2 metros de altura. El registro de datos fue cada 10 minutos durante 74 días. Sin embargo, se consideraron 32 días, duración del registro de la germinación. Para caracterizar la luz, se obtuvo la integral en moles  $m^{-2} d^{-1}$  de los días de medición, tanto en el árbol hospedero como en los datos de la estación meteorológica en Dzibilchaltún. Una vez obtenida la integral se promediaron los días de medición y se dividió con el promedio de la estación (ambiente total) para obtener el porcentaje de luz que recibe la zona. La demanda evaporativa, se obtuvo siguiendo la metodología propuesta por Andrade (2003) para el déficit de presión de vapor ( $e$ ) siguiendo las ecuaciones de Jones

(1992): 1)  $e = RH \times e_{s(T)}$ , donde RH es la humedad relativa y  $e_{s(T)}$ , es la presión parcial de saturación de vapor de agua a una temperatura (T) en °C. El valor de  $e_{s(T)}$  es en KPa, y se estimó mediante la siguiente ecuación empírica: 2)  $e_{s(T)} = a \exp [(bT)/(c + T)]$ , donde T es en °C, y los coeficientes  $a = 0.61121$ ,  $b = 17.502$  y  $c = 240.97$ . El déficit de presión de vapor ( $e$ ) se obtuvo de la siguiente forma: 3)  $e = e_{s(T)} - e$ .

### 3.2.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar las posibles diferencias en los tratamientos sobre la germinación y la supervivencia, se realizó un ANOVA de dos vías teniendo la especie de *Tillandsia* y la zona (Lejos / Cerca del cenote) como variables independientes, y el porcentaje de germinación o la supervivencia como variables respuesta (no fue necesario transformar los datos ya que cumplieron con los supuestos de normalidad). Para el microambiente de ambas zonas se realizó una ANOVA de una vía teniendo la zona lejos y cerca del cenote como variable independiente y el promedio de temperatura, humedad relativa,  $DPV_{\text{día}}$  y  $DPV_{\text{noche}}$  como variables respuesta. El análisis estadístico se realizó con el programa STATISTICA 7 (Tulsa, Estados Unidos).

## 3.3. RESULTADOS.

### 3.3.1. CARACTERIZACIÓN DEL MICROAMBIENTE

Los datos de microambiente bajo el dosel de *Pithecellobium dulce*, no mostraron diferencias estadísticamente significativas en ambas zonas, durante los 32 días de evaluación de la germinación de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* (Cuadro 3.1). El parámetro flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) presentó valores de 15 % ( $63 \text{ moles m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) en los árboles cercanos al cenote, mientras que los árboles lejanos al cenote presentó un FFF de 4 % ( $18 \text{ moles m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). La temperatura promedio ( $T_{\text{prom}}$ ) cerca y lejos del cenote fue de  $28 \text{ °C} \pm 0.8$  y  $28 \text{ °C} \pm 0.8$ , respectivamente, y la humedad relativa promedio ( $RH_{\text{prom}}$ ) lejos y cerca del cenote fue de  $84 \pm 2.8 \%$  y  $83 \pm 2.9 \%$ , respectivamente, ambos parámetros

ambientales no mostraron diferencias significativas entre ambas zonas (ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ ). Dado que el DPV se obtiene a partir de la T y la HR, los datos se dividieron en día y noche, donde los valores promedios de día y noche no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ambas zonas (ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ ).

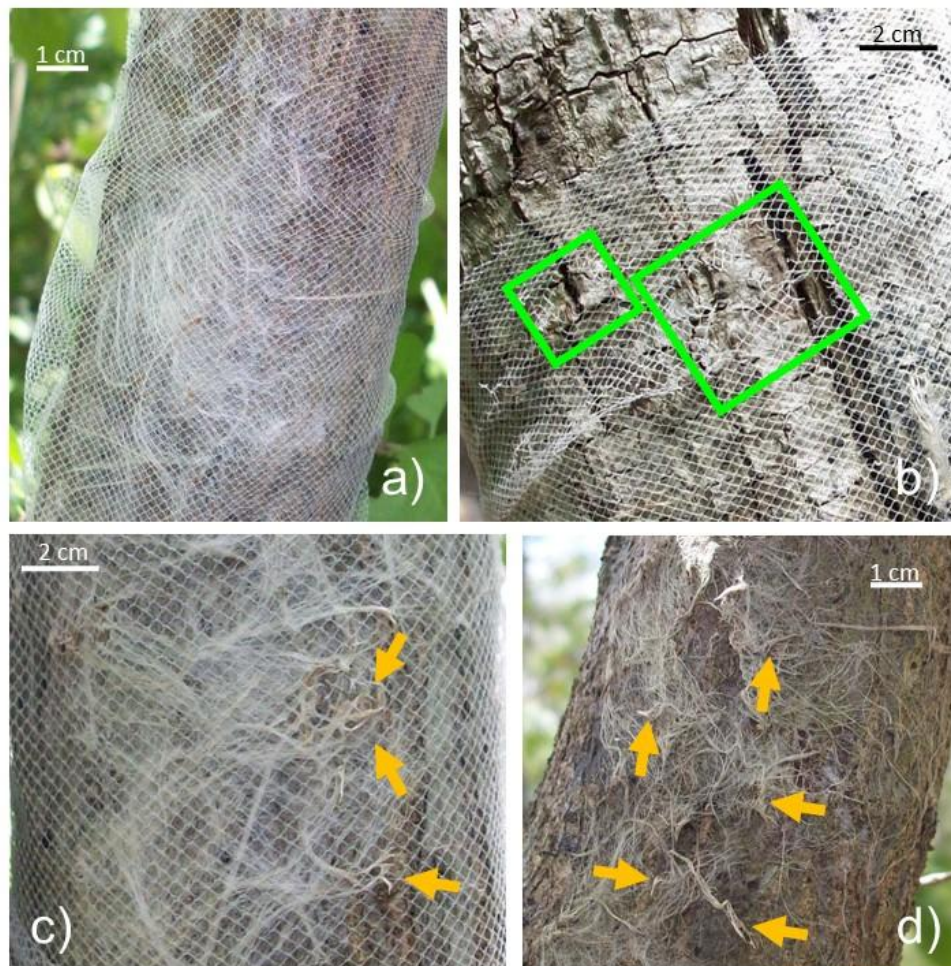
**Cuadro 3.1** Condiciones abióticas de una selva baja caducifolia a inicios de la temporada de lluvia.

Microambientes	FFF (%)	T <sub>prom</sub> (° C)	T <sub>mín</sub> (° C)	T <sub>máx</sub> (° C)	RH <sub>prom</sub> (%)	HR <sub>mín</sub> (%)	VPD <sub>prom día</sub> (kPa)	VPD <sub>prom noche</sub> (kPa)	VPD <sub>máx día</sub> (kPa)	VPD <sub>máx noche</sub> (kPa)
Lejos	4	28 ± 0.8a	22	36	84 ± 2.8a	54	2.3 ± 2.3a	3.2 ± 0.9a	3.2	2.3
Cerca	15	28 ± 0.8a	23	35	83 ± 2.9a	52	2.3 ± 2.3a	3.2 ± 0.9a	3.2	2.3

Temperatura promedio (T<sub>prom</sub>), Humedad relativa promedio (RH<sub>prom</sub>) y Déficit de presión de vapor promedio (VPD<sub>prom</sub>) son reportados ± error estándar (ES; ANOVA de una vía,  $P > 0.05$ ). Valores de día y de noche son reportados para el VPD. Los valores se obtuvieron de las mediciones en campo considerando los 32 días en que se registró la germinación de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana*.

### 3.3.2. GERMINACIÓN DE LAS ESPECIES DE TILLANDSIA

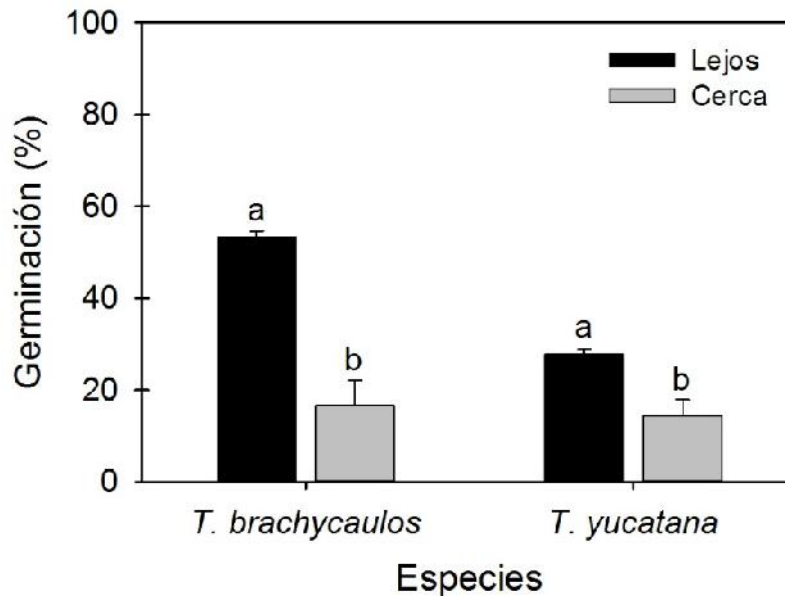
Solo en los árboles de *P. dulce* ubicados cerca al cenote, se observó una constante depredación desde las semillas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*, de las semillas recién germinadas y las plántulas con pocas semanas de emergencia hasta el final del experimento (Fig. 3.4).



**Figura 3.4** Imágenes que muestran la depredación de semillas de *Tillandsia* en individuos de *Pithecellobium dulce* cerca del cenote. a) semillas de *Tillandsia yucatana* adheridas a la corteza arbórea de *P. dulce* por medio de resistol y tul blanco. b) se muestra el tul desgarrado indicado por polígonos verdes y sin semillas de *T. yucatana*, c y d) se muestra la depredación de semillas donde se aprecia la testa desgarrada, semillas germinadas donde el embrión fue extraído y de plántulas a pocos días de emergencia de *T. yucatana*, indicados por flechas.

El microambiente lejano al cenote mostró un 41 % de germinación acumulada de bromeliáceas epífitas en comparación con un 16 % de germinación acumulada de bromeliáceas epífitas en el microambiente cercano al cenote (ANOVA dos vías,  $P < 0.05$ ; Fig. 3.5), no así entre las especies de *Tillandsia*, donde *T. brachycaulos* presentó un 35 % de germinación y *T. yucatana* presentó un 21 % de germinación. Sin embargo, *T. brachycaulos* presentó en promedio un 53 % de semillas germinadas y *T. yucatana* presentó un 28 % de semillas germinadas en los árboles lejanos al cenote, siendo así los

valores más altos entre ambos microambientes. En los árboles cercanos al cenote, *T. brachycaulos* presentó un 17 % y *T. yucatanana* un 14 % de semillas germinadas (Fig. 3.5), porcentajes bajos debido a la depredación.

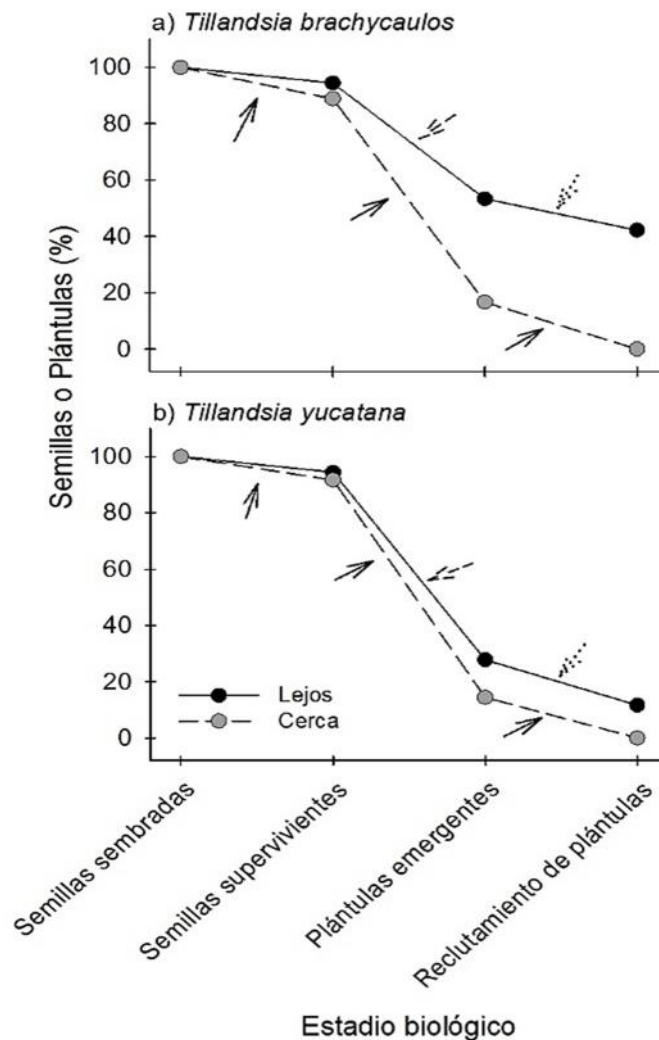


**Figura 3.5** Porcentaje de germinación acumulada de semillas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* sobre la corteza de *P. dulce* considerando la ubicación del árbol en dos microambientes (cerca y lejos del cenote). Las observaciones fueron registradas por 32 días, del 18 de julio al 18 de agosto de 2014. Los datos representan el promedio  $\pm$  ES ( $N = 60$  semillas por especie). Las letras indican diferencias significativas entre los microambientes (ANOVA anidado;  $P < 0.05$ ) no así entre las especies de *Tillandsia*.

Cabe resaltar, que aunado a la desaparición de las semillas, la precipitación pluvial cesó en el primer mes de medición (junio) y se reanudaron en el mes de julio. A pesar de observar las primeras semillas germinadas en *T. yucatanana*, éstas al parecer presentaron un estado de latencia, es decir, se mantuvo la protrusión del hipocotilo sin llegar a desarrollar el escutelo o primer cotiledón, hasta la reanudación de la lluvia.

Posterior a la siembra de ambas especies de *Tillandsia*, y considerando la suma de los valores absolutos se obtuvo el porcentaje para los estadios, siendo *T. brachycaulos* la epífita que presentó un 94 % de semillas supervivientes en los árboles lejanos al cenote y de éstas un 53 % fueron semillas germinadas; debido a la baja humedad ambiental se obtuvo un 42 % de plántulas vivas en el último mes de medición. En el caso de los árboles

cercanos al cenote, se obtuvo un 88 % de semillas supervivientes pero solo un 17 % germinaron y debido a la continua depredación ninguna de las plántulas sobrevivió más de dos meses (Fig. 3.6a). Para *T. yucatanensis* en los árboles lejanos al cenote se obtuvo un 94 % de semillas supervivientes y solo un 27 % germinaron, pero debido a las bajas condiciones de humedad en el último mes de medición se obtuvo un 12 % de plántulas vivas. En los árboles cercanos al cenote, se obtuvo un 92 % de semillas supervivientes, pero debido a la depredación solo un 14 % presentó germinación y ninguna alcanzó el estadio plántula debido a la depredación (Fig. 3.6b).

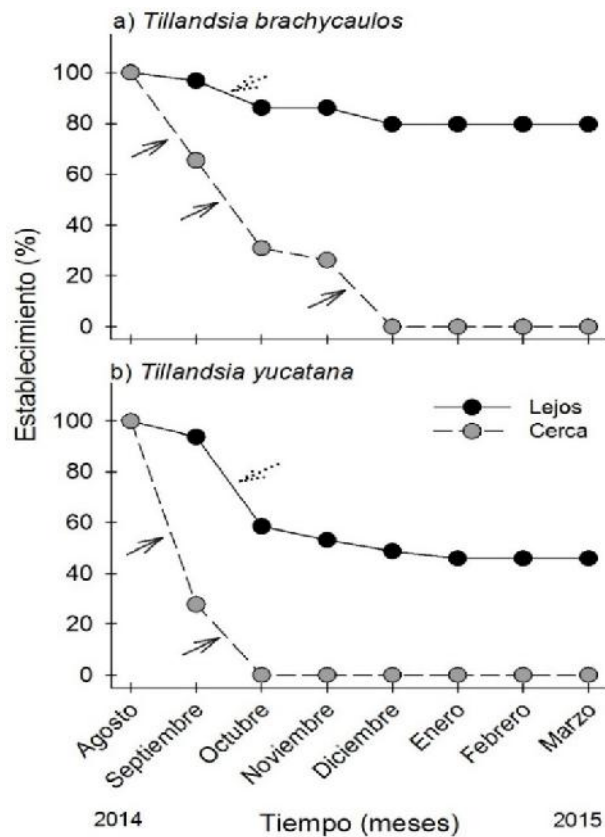


**Figura 3.6** Porcentaje de semillas y plántulas en diferentes etapas de la vida: a) *Tillandsia brachycaulos* y b) *Tillandsia yucatanensis* en dos microambientes (cerca / lejos) respecto al cenote en una selva baja caducifolia. Entre cada etapa ocurrieron eventos de depredación (flechas continuas), desecación de semillas (flechas discontinuas) y mortalidad de plántulas (flechas punteadas).

También se observó que en los diferentes estadios de ambas especies de *Tillandsia* la depredación fue diferente, lo que nos hace suponer que se trata de dos tipos de depredadores: de semillas y de plántulas, ya que la depredación de semillas y de aquellas recién germinadas fue más frecuente y continua, en comparación con aquellas que presentaban el escutelo donde la depredación fue menos frecuente pero continua.

### **3.3.3. ESTABLECIMIENTO DE LAS PLÁNTULAS DE TILLANDSIA**

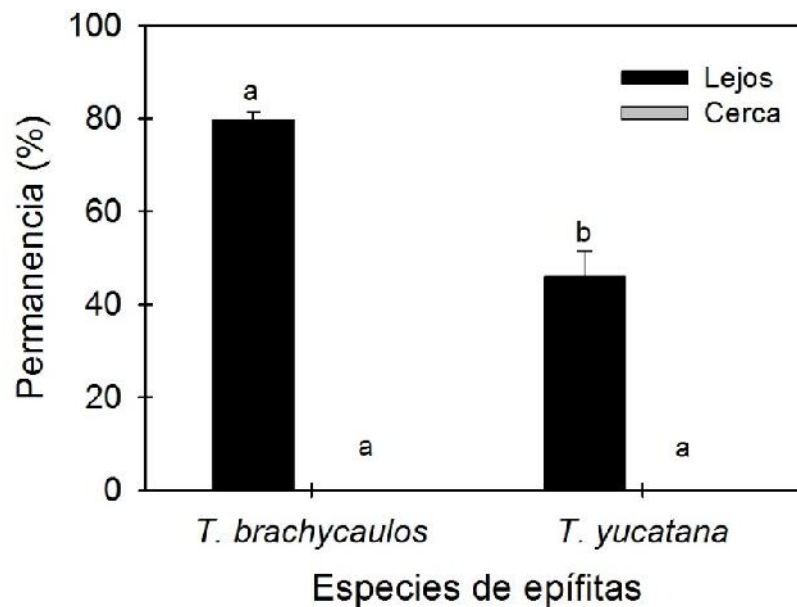
Para el establecimiento de plántulas se consideraron las semillas germinadas como un 100 %, y el seguimiento se realizó durante siete meses (agosto 2014 – marzo 2015). *Tillandsia brachycaulos* y *T. yucatanana* en los árboles ubicados lejos del cenote fueron las más exitosas al llegar al estadio de plántula, con un 97 y 80 %, respectivamente (Fig. 3.7a) y un 94 – 46 % de plántulas, respectivamente (Fig. 3.7b). En el caso de los árboles ubicados cerca del cenote *T. brachycaulos* presentó un 65 – 26 % de plántulas (Fig. 3.7a), mientras que *T. yucatanana* solo alcanzó un 28 % de plántulas en el primer mes de monitoreo (Fig. 3.7b). El bajo porcentaje de establecimiento de *T. yucatanana* posiblemente se deba a que es una especie que germina pronto y los depredadores aprovecharon las plántulas.



**Figura 3.7** Porcentaje de establecimiento acumulado de plántulas en un tiempo de siete meses: a) *Tillandsia brachycaulos* y b) *Tillandsia yucatanana* en dos microambientes (cerca / lejos) respecto al cenote en una selva baja caducifolia. Las flechas señalan procesos que contribuyen a la mortalidad de manera importante, depredación (flechas continuas) y mortalidad de plántulas (flechas punteadas).

La permanencia de las especies de *Tillandsia* en la zona lejana al cenote presentó el mayor porcentaje de supervivencia hasta el último mes de medición. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los dos microambientes y entre las especies de *Tillandsia*, obteniendo un 80 % de plántulas de *T. brachycaulos* y un 46 % de plántulas para *T. yucatanana* (ANOVA de dos vías;  $P < 0.05$ ). La permanencia de ambas especies de *Tillandsia* en la zona cercana al cenote fue de cero, ya que fueron completamente depredadas (Fig. 3.8). A lo largo del experimento, en ambos microambientes (Lejos / cerca del cenote) se observó la presencia de semillas secas, en algunos casos la cubierta de la semilla (testa) vacía, y restos de la testa con la plántula ya emergida, así como de plántulas con al menos dos hojas formadas, pero secas.





**Figura 3.8** Porcentaje de la permanencia de plántulas de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* en un período de siete meses, bajo dos microambientes (Lejos y Cerca del cenote). Los datos representan promedio  $\pm$  ES. ANOVA de dos vías;  $P < 0.05$ . Los valores de permanencia cerca del cenote son cero, por ello no se muestra la barra en la figura.

### 3.4. DISCUSIÓN.

Contrario a lo esperado, la germinación de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* fue mayor en el microambiente lejano al cenote comparado con el bajo porcentaje de germinación en el microambiente cercano al cenote. Se obtuvo un 53 % de semillas germinadas de *T. brachycaulos* y un 28 % de semillas germinadas de *T. yucatanana* en los árboles lejanos al cenote. Ambas especies de *Tillandsia* presentaron  $< 20$  % de semillas germinadas en los árboles cercanos al cenote (Fig. 3.5). Por estudios previos, se conoce que la germinación en las semillas de especies de *Tillandsia* se desencadena al contacto con el agua (Mondragón *et al.*, 2015; Goode y Allen, 2009; Benzing, 1990), por ello, la dispersión de las semillas ocurre antes de la temporada de lluvias, lo cual beneficia el proceso de germinación, sugiriendo también la falta de latencia en la semilla (Winkler *et al.*, 2005). En el presente estudio, se aceptó parcialmente la primera hipótesis, ya que solo *T. yucatanana* presentó germinación durante las primeras precipitaciones pluviales. Posterior a la siembra y tras la primera precipitación en el sitio de estudio (un día después de la siembra), y se observaron las primeras semillas germinadas a los siete días de iniciado el

experimento. Por lo contrario, las semillas de *Tillandsia brachycaulos* presentaron una fisiología más conservadora ante la primera precipitación, la cual fue la única en el mes de junio 2014 y se reanudaron siendo más frecuentes en el mes de julio, donde los primeros días de este mes se observaron semillas germinadas de ésta especie de *Tillandsia*.

También, se observó que las semillas germinadas de *T. yucatanana* al parecer entraron en un posible estado de latencia durante la falta de precipitación en el área. Dubrovsky (1996) observó las semillas de algunas especies de cactus en el desierto, tras un periodo corto de hidratación, y un periodo largo de deshidratación (2 meses aproximadamente) y encontró que las semillas pueden tolerar y detener los cambios fisiológicos de la germinación para reanudar las funciones cuando un periodo de precipitación hidrata nuevamente a la semilla, fenómeno que se conoce como “memoria de hidratación de la semilla”. Correa y Zotz (2014) observaron este mismo patrón bajo condiciones controladas en cuatro especies de bromeliáceas epífitas (*Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez, *Tillandsia fasciculata* Sw., *Tillandsia flexuosa* Sw. y *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal) donde aparentemente se detiene el proceso de germinación ante periodos de hidratación y sequía, como una estrategia ante la desecación. Hegarty (1978) propuso que los ciclos de hidratación y secado en las semillas de especies de ambientes áridos pueden dar lugar a una germinación más rápida cuando ocurre una precipitación sustancial. Este puede ser el caso de *T. brachycaulos*, en la cual las semillas germinaron cuando las lluvias fueron más constantes.

En varios estudios realizados bajo condiciones naturales, se han reportado bajos porcentajes de germinación en diversas especies de epífitas, comparados con un 100 % de germinación obtenido bajo condiciones controladas (Mondragón *et al.*, 2015). En el presente estudio, *T. brachycaulos* la especie más exitosa en su colonización y establecimiento y ampliamente distribuida en la península de Yucatán, obtuvo no más de un 50 % de semillas germinadas en ambos microambientes (Lejos / Cerca del cenote; Fig. 3.5), aunque Mondragón y Calvo-Irabién (2006) para esta epífita reportaron un 100 % de germinación en la selva baja caducifolia. Castro-Hernández y colaboradores (1999) reportaron un 98 % para *Tillandsia guatemalensis* L.B.Sm. y Benzing (1978) reportó un 90 % para *Tillandsia paucifolia* Baker. Por lo anterior aceptamos nuestra segunda hipótesis, y aunque no se alcanzó el 100 % de semillas germinadas para *T. brachycaulos*, la

germinación fue mayor comparada con la que obtuvo *T. yucatanana*. El bajo porcentaje de germinación se puede deber a varios factores, que van desde las condiciones microambientales de la planta madre, la viabilidad de la semilla, así como la colecta y resguardo de las semillas (Sosa-Luria *et al.*, 2012).

La depredación de semillas, determinada por la desaparición parcial o total de estas, principalmente en el área cercana al cenote fue el factor que más influenció en el bajo porcentaje de semillas germinadas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* (Fig. 3.4, 3.6). Aun cuando se tuvieron semillas germinadas de ambas especies de *Tillandsia*, la depredación continuó incluso con las plántulas (Fig. 3.4), por lo que este factor influyó más en este experimento que la desecación, la cual se esperaba fuera importante en esta selva baja caducifolia. De acuerdo a otros estudios en los que se evaluó la depredación de semillas post-dispersión en especies tropicales, los depredadores de semillas reportados son los roedores, hormigas y aves (García *et al.*, 2005), aunque son pocos los estudios en condiciones naturales que reportan la depredación de semillas y plántulas. Goode y Allen (2009) reportan depredación de semillas de *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. por hormigas en bosques jóvenes y abiertos, mientras que Mondragón *et al.* (2004a) reportaron pequeñas larvas (3 – 5 mm; Curculionidae) en la zona meristemática de adultos de *T. brachycaulos*, lo cual supone sean las causantes de su mortalidad en una selva baja caducifolia en la península de Yucatán. Por lo anterior, se requiere de un método y monitoreo más constante para poder identificar a los predadores de las semillas de *Tillandsia*, y dicho estudio se torna importante al ver el impacto que tiene sobre la regeneración de las poblaciones.

El análisis de las variables ambientales al inicio de la temporada de lluvias no mostró diferencias estadísticamente significativas en ambos microambientes (Cuadro 3.1). Sin embargo, en otros estudios se ha reportado que el déficit de presión de vapor se correlaciona con la tasa de germinación de *Tillandsia viridiflora* (Beer) Baker, y en una débil correlación negativa con la temperatura y una correlación positiva con la humedad relativa (Heitz *et al.*, 2012). Son pocos los estudios en los que se considera la presencia de un cuerpo de agua cercano a la vegetación. Debido a la poca profundidad del manto freático, las raíces de las especies arbóreas tienen mayor disponibilidad de agua y esto proporciona una alta humedad relativa que resulta favorable para la vegetación circundante, incluyendo las epífitas (Flores y Espejel, 1994). En el presente estudio, al parecer el agua de la

escorrentía está en mayor contacto con la semilla, e influye más en la germinación y en el crecimiento de las plántulas, hasta que agoten sus recursos almacenados y sean capaces de adquirir los nutrimentos del ambiente. También se puede considerar la orientación dentro del dosel, siendo el noreste el que presenta un 32 % de individuos de *T. brachycaulos* en una selva baja caducifolia (Cervantes *et al.*, 2005). Aunado a todo ello, la calidad de luz también influye en la germinación y crecimiento de las epífitas, ya que en los diversos micrositios del dosel puede variar desde longitudes del rojo lejano hasta condiciones de oscuridad (Toledo-Aceves *et al.*, 2012; Graham y Andrade, 2004; Benzing, 1978).

Considerando las semillas germinadas, se evaluó el establecimiento durante siete meses, en los cuales la depredación de plántulas para ambas especies de *Tillandsia* continuó en los árboles cercanos al cenote (Fig. 3.7), mientras que en las plántulas de los árboles lejanos al cenote se presentó alta mortalidad por desecación. Contrario a lo esperado, de ambas especies de *Tillandsia*, *T. yucatanana* fue la especie más sensible a la desecación, aun cuando es una especie que habita en comunidades vegetales que presentan una menor precipitación. *Tillandsia yucatanana* solamente alcanzó el 46 % de plántulas vivas en el último mes (Fig. 3.7b; Fig. 3.8), en comparación con el 80 % de plántulas de *T. brachycaulos* (Fig. 3.7a; Fig. 3.8). Para la mayoría de las epífitas el establecimiento es importante, por ello las plántulas se consideran el estadio más vulnerable, como se observó en las plántulas de *T. yucatanana*, donde la succulencia en sus hojas es visible, comparada con las hojas menos succulentas de *T. brachycaulos* (observación personal). De acuerdo, a las observaciones tanto en condiciones controladas como en condiciones naturales, estas especies presentan estrategias del modelo pulso-reserva: *T. yucatanana* se puede considerar como una especie “optimista” ya que ante la precipitación pluvial obtiene carbono en un corto período de tiempo, es decir, se incrementa su biomasa debido al desarrollo de la plántula. Sin embargo, con el cese de la precipitación pluvial en el mes de junio, esta epífita perdió ese carbono invertido, probablemente utilizándolo para mantener sus funciones metabólicas así como el agua almacenado en las primeras hojas (succulencia) de la plántula, reteniendo el crecimiento, en “espera” de la siguiente precipitación pluvial y que provocó la desecación de las plántulas e influyó en el bajo porcentaje de supervivencia (Fig. 3.7b, 3.8). Mientras que *T. brachycaulos* puede ser considerada como “pesimista” ya que tiene un umbral más alto de respuesta a los eventos de lluvia, y no activó sus procesos metabólicos para invertir en carbono. Sin embargo,

cuando la precipitación pluvial se reanudó, esta especie “esperó” a que las lluvias fueran constantes para llevar a cabo la germinación y crecimiento (Reyes-García y Griffiths, 2009). Estas estrategias pueden estar influyendo en la demografía actual de las especies de *Tillandsia* en el sitio de estudio, donde por censos anuales realizados en la selva baja caducifolia (datos no publicados), la densidad de *T. yucatanana* es menor y casi restringida a la cercanía del cenote, comparada con la amplia distribución de *T. brachycaulos* y *Tillandsia recurvata* (L.) L. en dicha selva.

Los estudios fisiológicos se han enfocado a individuos adultos, los cuales presentan diversas estrategias para aclimatarse a las condiciones microambientales en el estrato vertical y poder sobrevivir a la temporada de sequía en los ambientes tropicales, donde se puede observar un incremento en la tasa de mortalidad para las diversas especies, por ello, una ventaja es la mayor producción de semillas que pueda garantizar el éxito de unos cuantos individuos (Montes-Recinas *et al.*, 2012; Mondragón *et al.*, 2004b). Durante la depredación de especies de *Tillandsia* en el experimento, las semillas fueron las más cotizadas ante los depredadores, probablemente debido a que son semillas amiláceas (carbohidratos en el endospermo; cap. V, Fig. 5.3d y 5.3e) y sea una “potencial” fuente de alimentación. Las plántulas recién emergidas, teniendo solo el escutelo e incluso aquellas con dos a tres hojas fueron menos depredadas (observación personal), y esto supone que sea posible que las hojas de las plántulas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* puedan contener sustancias desfavorables al paladar de los “depredadores de semillas”. Dado que no hay reportes de ello es importante realizar más estudios al respecto, y así poder tener un panorama más completo del ciclo de vida de las especies de *Tillandsia*, donde se incluyan los depredadores, tanto pre- como post-dispersión.

Se concluye que en el estudio realizado las especies de *Tillandsia* pueden establecerse sobre los individuos de *P. dulce* en el área lejana al cenote, pero se debe considerar la dispersión de las semillas (limitante a la dispersión) de cada especie de *Tillandsia* o epífita en un determinado tipo de vegetación, así como realizar un seguimiento de la mortalidad de plántulas durante toda la sequía para evaluar la importancia de estos procesos sobre el establecimiento en sitios lejanos al cenote. El proceso de germinación de las semillas de *T. brachycaulos* es más conservadora al esperar que la precipitación pluvial fuera más constante, favoreciendo el éxito en el establecimiento, en comparación con *T.*

*yucatanana* que aprovechó el primer evento de lluvia para germinar, y ante eventos de sequía prolongada el establecimiento de plántulas se vió afectado. La depredación de semillas post-dispersión fue una constante en el área cercana al cenote, por lo que es importante determinar a los “posibles” depredadores para estas especies. En los árboles circundantes al cenote, se observó una gran abundancia de plántulas de *T. brachycaulos* y en menor abundancia las plántulas de *T. yucatanana*, lo que supone que los depredadores se concentran en el interior de la selva en comparación a los sitios más expuestos de la selva. La poca abundancia de plántulas de *T. yucatanana* es posible que se deba a que las semillas quedan adheridas a la infrutescencia (por ende a la planta madre) y germinen pero perezcan a los pocos meses debido a la caída del conglomerado.

### 3.5 BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 479 – 488.
- Bader, M.Y., Menke, G. y Zotz, G. (2009). Pronounced drought tolerance characterizes the early life stages of the epiphytic bromeliad *Tillandsia flexuosa*. *Functional Ecology*, 23(3), 472 – 479.
- Benzing, D.H. (1978). Germination and early establishment of *Tillandsia circinata* Schlecht. (Bromeliaceae) on some of its hosts and other supports in Southern Florida. *Selbyana*, 5(1), 95 – 106.
- Benzing, D.H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Bernal, R., Valverde, T. y Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238 – 1247.
- Bewley, J.D. (1997). Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9(7), 1055 – 1 066.
- Cascante-Marín, A., von Meijenfeldt, N., de Leeuw, H.M.H., Wolf, J.H.D., Oostermeijer, J.G.B. y den Nijs, J.C.M. (2009). Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25(1), 63 – 73.
- Castro-Hernández, J.C., Wolf, J.H.D., García-Franco, J.G. y González-Espinosa, M. (1999). The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47(4), 763 – 773.

- 
- Cervantes, S.E., Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179(1), 107 – 118.
- Chilpa-Galván, N. (2011). Distribución y ecofisiología de bromeliáceas epífitas en dos selvas de la península de Yucatán, México. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 91p.
- Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Andrade, J.L. y Reyes-García, C. (2013). Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 214(8), 1037 – 1048.
- Correa, S. y Zotz, G. (2014). The influence of collecting date, temperature and moisture regimes on the germination of epiphytic bromeliads. *Seed Science Research*, 24(4), 353 – 363.
- Dubrovsky, J.G. (1996). Seed hydration memory in Sonoran desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83(5), 624 – 632.
- Flora of North America (FNA). (2015). Family List | FNA Vol. 22 | Bromeliaceae | *Tillandsia*. [www.efloras.org](http://www.efloras.org).
- Flores G.J.S. y Espejel C.I. (1994). Tipos de vegetación de la península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Fascículo 3. Ediciones de la Universidad Autónoma de Yucatán–Sostenibilidad Maya. 135p.
- García, D., Ramón Obeso, J. y Martínez, I. (2005). Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. *Oecologia*, 144(3), 435 – 446.
- Goode, L.K. y Allen, M.F. (2009). Seed germination conditions and implications for establishment of an epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology*, 204(2), 179 – 188.
- Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 99(5), 699 – 706.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G.F., Hernández-García, M.Á. y Sánchez-González, A. (2003). Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 9(2), 101 – 111.
- Hegarty, T.W. (1978). The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination: a review. *Plant, Cell and Environment*, 1(2), 101 – 119.
- Hietz, P., Winkler, M., Scheffknecht, S. y Hülber, K. (2012). Germination of epiphytic bromeliads in forests and coffee plantations: microclimate and substrate effects. *Biotropica*, 44(2), 197 – 204.

- Mondragón, D.M.C., Calvo-Irabien, L.M. y Benzing, D.H. (2004a). The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1), 97 – 104.
- Mondragón, D.M.C., Duran, R. Ramírez, I, y Valverde, T. (2004b). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189 – 200.
- Mondragón, D. y Calvo-Irabien, L.M. (2006). Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(4), 462 – 470.
- Mondragón, D., Valverde, T. and Hernández-Apolinar, M. (2015). Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology* 56(1), 1 – 39.
- Monroy, R. y Colín, H. (2004). El guamúchil *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth, un ejemplo de uso múltiple. *Madera y Bosques*, 10(1) 35 – 53.
- Montes-Recinas, S., Márquez-Guzmán, J. y Orozco-Segovia, A. (2012). Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. *Plant Ecology*, 213(7), 1069 – 1079.
- Pittendrigh, C.S. (1948). The bromeliad–anopheles–malaria complex in Trinidad. I–The bromeliad flora. *Evolution*, 2(1), 58 – 89.
- Reyes-García, C. y Griffiths, H. (2009). Ecophysiological studies of perennials of the Bromeliaceae family in a dry forest Strategies for survival, en: *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel*, De la Barrera, E. y Smith, W.K. (eds). Editorial UNAM, México. pp. 121 – 152.
- Sir Hooker, W.J., K.H. L.L.D. F.R.A. and L.S. (1844). *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. 1844. — MIMOSACEAE —. *London Journal of Botany*, 3(1), 199p.
- Sosa-Luría, D., Chávez-Servia, J.L., Mondragón-Chaparro, D., Estrada-Gómez, J.A. and Ramírez-Vallejo, P. 2012. Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Revista fitotecnia mexicana* 35(5), 37 – 42.
- Toledo-Aceves, T., García-Franco, J.G., Landero-Lozada, S., León-Mateos, M.L. y MacMillan, K. (2012). Germination and seedling survivorship of three *Tillandsia* species in the cloud–forest canopy. *Journal of Tropical Ecology*, 28(04), 423 – 426.
- Utlley, J. F. (1994). Bromeliaceae, en: *Flora Mesoamericana*, Davidse, G., Sousa, M. y Chater, A. (eds). Vol. 6. Universidad Nacional Autónoma de México – Instituto de Biología, Missouri Botanical Garden and Natural History Museum (London). UNAM. México. Pp. 89 – 156.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J.L., Jackson, P.C., Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of



environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329(1 – 2), 155 – 171.

Winkler, M., Hülber, K. y Hietz, P. (2005). Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a mexican humid montane forest. *Annals of Botany*, 95(6), 1039 – 1047.



**CAPÍTULO IV****EFFECTO DE LA CORTEZA DE POTENCIALES HOSPEDEROS  
SOBRE LA GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE DOS  
ESPECIES DE TILLANDSIA****4.1. INTRODUCCIÓN.**

Las epífitas presentan gran variedad de formas, estrategias y preferencias en cuanto a las condiciones ambientales (luz, humedad, sustrato) ideales para su desarrollo, y por ello las especies propicias para ser árboles hospederos son abundantes (Castro-Hernández *et al.*, 1999; García-Franco, 1996; Benzing, 1990). La arquitectura de los árboles (caracteres de historia de vida como la forma y tamaño de la copa, tipo y arreglo de las hojas) proporciona una amplia gama de microhábitats con sus distintos microambientes (luz, temperatura, humedad relativa y la disponibilidad de agua que intercepta – lluvia, rocío o neblina –; Reyes-García *et al.*, 2008; Andrade *et al.*, 2007; Callaway *et al.*, 2002; Oldeman, 1983). También pueden proveer a la epífita de un ambiente que estimule o afecte de manera negativa su establecimiento en las diferentes etapas de su ciclo de vida.

Durante el establecimiento la epífita entra en contacto con la textura de la corteza, capacidad de retención de agua, descortezamiento y edad (propiedades físicas de la corteza), y de éstas se ha encontrado que presentan relación con el número de epífitas que albergan en el campo (López-Villalobos *et al.*, 2008; Mehltreter *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002; Benzing, 1990). A su vez, las propiedades químicas como el pH, los lixiviados y sustancias aleloquímicas de la corteza también ejercen efectos positivos y negativos en las epífitas (Mehltreter *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002; Valencia-Díaz *et al.*, 2010; Coxson y Nadkarni, 1995; Benzing, 1990; Frei y Dodson, 1972).

Probablemente las propiedades físicas de la corteza arbórea más relacionadas en el establecimiento de las epífitas, comprendido desde la germinación hasta su crecimiento, sean la textura de la corteza y la capacidad de retención de agua (Wagner *et al.* 2015). Una superficie rugosa, además de proporcionar adhesión a la semilla (Callaway *et al.*, 2002), incrementa la capacidad de almacenamiento de agua debido a la presencia de surcos en

ella (Valová y Biekeszová, 2008). La presencia de fisuras en las cortezas rugosas favorecen en una mayor retención de agua y esto proporciona una mayor disponibilidad de agua para que las semillas de epífitas puedan llevar a cabo el proceso de germinación. Algunas especies de epífitas se caracterizan por tener una coma plumosa, la cual tiene la capacidad de absorber y conducir el agua hacia la semilla (Levia *et al.*, 2011; Wester y Zotz, 2011; Benzing, 2000). En las especies de *Tillandsia* la semilla presenta una coma plumosa que favorece en su adhesión al sustrato arbóreo y conduce el agua hacia la semilla, donde la germinación inicia cuando ésta entra en contacto con el agua (Mondragón *et al.*, 2015; Goode y Allen, 2009; Benzing, 1990).

Por otra parte, la historia de vida de las especies arbóreas podría ser relevante para las epífitas. Aquellos árboles más grandes, considerados de mayor edad, pueden presentar una mayor acumulación de epífitas porque suelen tener una mayor disponibilidad de micrositios a colonizar. Además, la abundancia y distribución que presenta un árbol en un determinado tipo de vegetación puede modificar su importancia como hospedero a nivel local (Chilpa-Galván *et al.*, 2013; López-Villalobos *et al.*, 2008; Mehlreter *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002).

En el ámbito epífita el agua es una limitante constante, y como resultado de ello, por lo menos un 57 % de especies epífitas presentan el metabolismo ácido de las crasuláceas, un tipo de fotosíntesis que conserva el agua, mediante el cierre estomático durante el día y la apertura de éste durante la noche, cuando la humedad relativa es mayor (Granados-Sánchez *et al.*, 2003). Debido a este tipo de metabolismo las epífitas presentan un crecimiento lento (Benzing, 1990), donde las plántulas de *Tillandsia* crecen solo 5 mm en un año, mientras que los adultos de especies de bromeliáceas epífitas requieren de por lo menos una o dos décadas para alcanzar una edad reproductiva (Hietz *et al.*, 2002; Benzing, 1990). La elongación y producción de hojas varía entre especies de epífitas, y está relacionado fisiológicamente con el micrositio que ocupen en el estrato vertical (expuesto o sombreado; Bernal *et al.*, 2005; Cervantes *et al.*, 2005). Existen pocos datos de crecimiento de las especies de *Tillandsia*, en comparación con su gran variedad de especies y los ambientes que habitan.

En la selva baja caducifolia, ubicada al norte de la península de Yucatán, habitan siete especies de *Tillandsia* sobre 15 especies arbóreas, donde *Phyllostylon brasiliense*

Capan. (Ulmaceae) alberga un 42 % de las especies de *Tillandsia* (Chilpa-Galván *et al.*, 2013). La mayoría de los estudios de establecimiento, germinación y crecimiento de epífitas consideran a los árboles hospederos con alta abundancia para llevar a cabo las observaciones en diversas selvas tropicales, en donde se involucran diversos factores que pueden beneficiar o no el éxito del establecimiento (Wagner *et al.*, 2015; Goode y Allen, 2009; Cascante-Marín *et al.*, 2008; Bernal *et al.*, 2005; Benzing, 1990). Sin embargo, son pocos los estudios que incluyen a diversas especies arbóreas con baja o nula abundancia de epífitas (Valencia-Díaz *et al.*, 2010; Cascante-Marín *et al.*, 2008). En un estudio previo en la selva baja caducifolia, se observó que la abundancia de epífitas es mayor en el área cercana al cenote (dolina inundada) mientras que lejos del cenote la abundancia de epífitas disminuye hasta ser nula. Los datos de microambiente mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios (cerca y lejos del cenote), donde la humedad relativa nocturna es mayor en el sitio cercano al cenote respecto al sitio lejano. Y también se encontró una distribución asimétrica en algunas especies arbóreas, donde las especies arbóreas presentes en el área lejana al cenote no mostraron presencia de epífitas vasculares, y cuya distribución se restringe al área lejana al cenote (Chilpa-Galván *et al.*, 2013).

Ante tal escenario, las preguntas a responder fueron, que si excluyendo las condiciones microambientales que propicia el dosel de los árboles, y dejando sólo las propiedades físicas de la corteza como la textura y la capacidad de retención de agua ¿Qué especie arbórea tendrá las mejores características en su corteza que favorezca la germinación y el crecimiento de *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. y *Tillandsia yucatana* Baker? y ¿serán las condiciones de luz y humedad importantes para el establecimiento de ambas especies de *Tillandsia*?. Y si bajo condiciones naturales, se tiene a una especie hospedera y a una no hospedera, con una distribución asimétrica en el sitio de estudio será que ¿Son importantes el microambiente o la especie hospedera para determinar el arreglo de las *Tillandsia* en esta selva? o ¿Las especies arbóreas que se encuentran lejos del cenote podrían ser buenos hospederos si la dispersión o el microambiente permitieran la germinación y establecimiento de las *Tillandsia*? Para responder las preguntas se planteó evaluar la germinación y el establecimiento de *T. brachycaulos* y *T. yucatana* en los cortezas de varias especies hospederas y no hospederas bajo dos condiciones ambientales semi-controladas, así como sobre especies hospederas y no hospederas en condiciones

naturales.

Los objetivos en este capítulo fueron: **1)** Cuantificar bajo condiciones semi-controladas el porcentaje de germinación de semillas y el crecimiento de plántulas (longitud de la hoja, producción de hojas y tasa de crecimiento relativo) de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* sobre secciones de corteza de cinco especies arbóreas: *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Phyllostylon brasiliense* Capan. (hospederos), *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Mimosa bahamensis* Benth., *Trichilia glabra* L. (no hospederos), con diferencias físicas en la corteza y que presentan densidades contrastantes de bromeliáceas epífitas en condiciones naturales. **2)** Caracterizar el microambiente que presentan las cámaras de crecimiento en cuanto a luz (FFF) y humedad relativa. **3)** Identificar las propiedades físicas (textura de la corteza y capacidad de retención del agua) de los árboles hospederos (con alta abundancia de bromeliáceas epífitas) y los no hospederos. Y **4)** Evaluar el porcentaje de germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (supervivencia) de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* sobre la corteza de *P. brasiliense* (árbol hospedero y distribuido cerca del cenote) y de *L. latisiliquum* (árbol no hospedero y distribuido lejos del cenote) en la selva baja caducifolia.

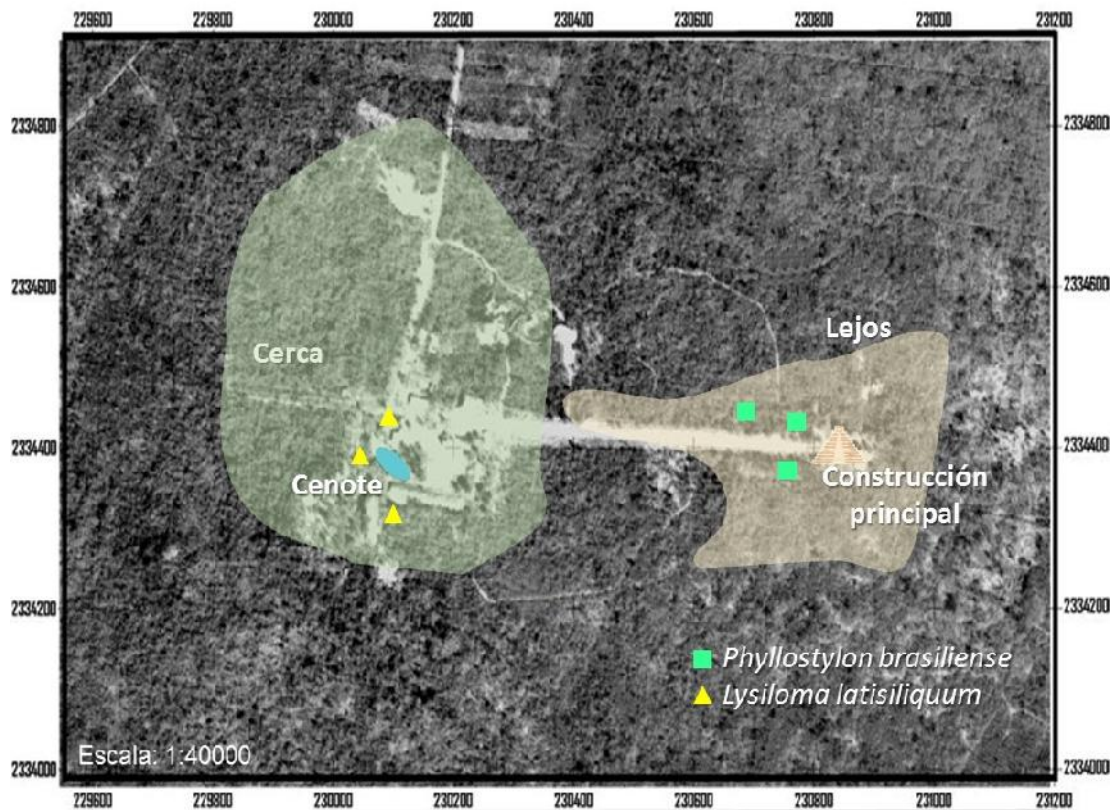
Las hipótesis del trabajo fueron: **1)** Dado que las fisuras en la corteza incrementan la capacidad de retención de agua, se espera que los árboles con textura rugosa como *G. floribundum*, *M. bahamensis* y *P. brasiliense* presenten una mayor capacidad de retención de agua y propicien la germinación de las dos especies de *Tillandsia*, en comparación con la textura lisa de *L. latisiliquum* y *T. glabra*. **2)** Dado que las especies hospederas (*G. floribundum* y *P. brasiliense*) bajo condiciones naturales, tienen alta abundancia de diversas especies de *Tillandsia*, se espera tener un mayor porcentaje de germinación y crecimiento de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*, en comparación con las especies no hospederas (*L. latisiliquum*, *M. bahamensis* y *T. glabra*). **3)** Como *T. brachycaulos* es la especie más abundante en el sitio de estudio, se espera tener un mayor porcentaje de germinación y crecimiento con respecto a *T. yucatanana* especie de baja abundancia en el sitio de estudio, tanto en condiciones naturales (selva baja caducifolia) como en invernadero (simulando condiciones ambientales de la selva en la cámara de alta humedad relativa). **4)** El árbol hospedero (*P. brasiliense*) presenta condiciones favorables para el éxito en la germinación y supervivencia de especies de *Tillandsia*, por lo que esperamos tener un alto porcentaje

de germinación y establecimiento de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* en comparación con el árbol no hospedero (*L. latisiliquum*), el cual presentará condiciones menos favorables para la germinación y el establecimiento de las epífitas.

## **4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.**

### **4.2.1. SITIO DE ESTUDIO**

El Parque Nacional de Dzibilchaltún se localiza en una porción de selva baja caducifolia en el estado de Yucatán, México, la altura promedio de los árboles no rebasa los 8 m de altura, y casi el 75 % de las especies arbóreas pierden sus hojas durante la temporada de sequía (Thien *et al.*, 1982), donde especies como *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Caesalpinia gaumeri* Greenm. (Leguminosae), *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. (Leguminosae) y *Gymnopodium floribundum* (Polygonaceae) tienden a dominar en el sitio (Mondragón *et al.*, 2004; Thien *et al.* 1982). En este sitio se puede visualizar la abundancia concentrada de dos especies arbóreas: *Phyllostylon brasiliense* es un árbol hospedero de especies de *Tillandsia* y se distribuye en los alrededores cercanos al cenote, y *Lysiloma latisiliquum* se distribuye en los alrededores de la construcción principal del parque. Esta distribución natural de ambas especies arbóreas será utilizada para la evaluación de la germinación de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* (Fig. 4.1).



**Figura 4.1** Representación del sitio de estudio donde se muestra la ubicación de los individuos de *Phyllostylon brasiliense* (cuadrados) y *Lysiloma latisiliquum* (triángulos), así como su distribución mediante polígonos dentro de la selva baja caducifolia. Mapa elaborado por C. Espadas y modificado de Chilpa-Galván, 2011. Escala 1:40.000, los números en el marco del mapa indican las coordenadas en UTM del sitio de estudio.

#### 4.2.2. ESPECIES DE ESTUDIO

Las especies de *Tillandsia* fueron seleccionadas de acuerdo a la disponibilidad de inflorescencias, y a su alto porcentaje de germinación en experimentos previos (Mondragón y Calvo-Irabién, 2006). La descripción de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanensis* se muestra en el capítulo III, figura 3.2.

Las especies arbóreas fueron seleccionadas de acuerdo a un listado de un censo previo en el sitio sobre la abundancia de especies de *Tillandsia*. De acuerdo a la información descrita en (Chilpa-Galván, 2011), se consideró a dos especies arbóreas como hospederos, identificando a la especie con mayor abundancia y riqueza de especies de *Tillandsia*, y a la



especie más abundante en el sitio, así como a tres especies arbóreas en las cuales no se registró presencia de especies de *Tillandsia* y otras especies de epífitas. La distribución de las especies arbóreas en el sitio de estudio está basada en observaciones personales (Fig. 4.1).

#### **Especies hospederas:**

**Gymnopodium floribundum** es una especie que pertenece a la familia Polygonaceae, es de hábito arbóreo o arbustivo, alcanza una altura promedio de ~5 metros y su corteza presenta fisuras verticales laminares (Souza-Novelo, 1981; Fig. 4.2a). Se caracteriza por su resistencia a la sequía y capacidad de crecimiento en suelos poco profundos (Balam-Narváez, 2009). Crece en la selva baja caducifolia, la selva mediana y la selva inundable (Herbario CICY, 2010 en adelante). Se distribuye en la península de Yucatán, Chiapas, Tabasco y Belice (Carnevali, *et al.*, 2010). En el sitio de estudio es la especie más abundante y en él habitan dos especies de *Tillandsia* y (Chilpa-Galván, 2011).

**Phyllostylon brasiliense** es una especie que pertenece a la familia Ulmaceae, es de hábito arbóreo, alcanza una altura promedio de ~10 metros con un diámetro (DAP) hasta de 50 cm con el tronco derecho; ramas ascendentes, tiene una copa angosta a lo largo de ellas, y su corteza es escamosa, gris verdosa, con grandes lenticelas suberificadas y protuberantes (Pennington y Sarukhán, 1998; Fig. 4.2b). Se localiza en la selva baja caducifolia, la selva mediana subcaducifolia y en la vegetación secundaria (bordes de caminos; Herbario CICY, 2010 en adelante). Se distribuye en Guanajuato, Nuevo León, Puebla, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz y península de Yucatán (Carnevali *et al.*, 2010). En el sitio de estudio su distribución es abundante y se concentra en los alrededores del cenote (observación personal; Fig. 4.1) y en él habitan de cuatro a seis especies de *Tillandsia* (Chilpa-Galván, 2011).

#### **Especies no hospederas:**

**Lysiloma latisiliquum** pertenece a la familia Leguminosae, es de hábito arbóreo, con una altura promedio de ~25 metros y su corteza es gris pardusca, lisa con algunas lenticelas blancas y circulares (Cordero y Boshier, 2003; Fig. 4.2c). Se localiza en la selva baja caducifolia, la selva mediana subcaducifolia, la selva mediana subperenifolia y en la

vegetación secundaria (bordes de caminos, cultivos; Herbario CICY, 2010 en adelante). Se distribuye en el Sudeste de EE. UU. (Florida), península de Yucatán, Centroamérica, Belice y Guatemala (Carnevali *et al.*, 2010). Esta especie es de uso ornamental, por lo que forma parte del arbolado urbano en la Península de Yucatán (Cordero y Boshier, 2003). En el sitio de estudio tiene una amplia distribución en los alrededores a la construcción principal (observación principal; Fig. 4.1) y es considerada como una especie no hospedera debido a la ausencia de epífitas (Chilpa-Galván, 2011).

**Mimosa bahamensis** pertenece a la familia Leguminosae, es de hábito arbóreo con una altura promedio de ~3 metros (Biblioteca Digital, 2009) y su corteza es de color gris, lisa en tallos jóvenes y cuando madura es fisurada con surcos profundos (observación personal; Fig. 4.2d). Se localiza en la selva baja caducifolia, la selva baja caducifolia con cactáceas columnares y en la vegetación secundaria (bordes de caminos, cultivos; Herbario CICY, 2010 en adelante). Se distribuye en Hidalgo, Jalisco, México, Oaxaca, Tabasco y la península de Yucatán, Centroamérica (Belice y Guatemala) y las Islas del Caribe (Antillas y Bahamas; Carnevali *et al.*, 2010). En el sitio de estudio los ejemplares son pocos y dispersos por toda la selva baja caducifolia dentro del Parque Nacional de Dzibilchaltún (observación personal) y es considerada como una especie no hospedera dado a que no se ha registrado presencia de epífitas (Chilpa-Galván, 2011).

**Trichilia glabra** pertenece a la familia Meliaceae, es de hábito arbóreo con una altura promedio de ~20 metros y su corteza no exfoliante, de color marrón, usualmente fisurada áspera y ligeramente fruncida, escamosa o lisa (Tropicos, 2009; Fig. 4.2e). Se localiza en la selva baja caducifolia, la selva mediana subcaducifolia y la selva mediana subperennifolia (Herbario CICY, 2010 en adelante). Se distribuye en Chiapas, Guerrero, en la península de Yucatán, en Centroamérica y las Islas del Caribe (Antillas y Bahamas; Carnevali *et al.*, 2010). En el sitio de estudio se localizan pocos ejemplares distribuidos en el área entre el cenote y la construcción principal (Fig. 4.1) y es considerada como una especie no hospedera debido a la ausencia de epífitas (observación personal).



**Figura 4.2** Representación de la corteza de las especies arbóreas. Árboles hospederos (a) *Gymnopodium floribundum* y (b) *Phyllostylon brasiliense*. Árboles no hospederos: (c) *Lysiloma latisiliquum*, (d) *Mimosa bahamensis* (imagen izquierda muestra la corteza del tronco joven que es lisa e imagen derecha muestra la corteza del tronco maduro que es rugosa), (e) *Trichilia glabra*. Fotografías: a y c realizadas en Jardín Botánico de CICY; b, d y e realizadas en la selva baja caducifolia.

#### 4.2.3. COLECTA DE SEMILLAS DE TILLANDSIA

Para realizar la colecta de semillas de ambas especies de *Tillandsia* se utilizó como referencia la fenología de *Tillandsia brachycaulos* (Mondragón *et al.*, 2004; ver Cap. III). Las semillas destinadas para el experimento “jardín vertical”, se colectaron en los meses de septiembre a diciembre de 2011, y las semillas destinadas para el experimento *in situ* se colectaron en los meses de abril a mayo de 2014, siguiendo el protocolo descrito en el capítulo III.

#### 4.2.4. MEDICIÓN DE LAS PROPIEDADES FÍSICAS DE LA CORTEZA: CAPACIDAD DE RETENCIÓN DE AGUA Y TEXTURA

Para contrastar las propiedades de las especies arbóreas, se realizó una caracterización de la corteza, utilizando una escala cualitativa de la rugosidad, siendo la corteza rugosa con clasificación de 4 y la corteza lisa con clasificación 1 (Reyes-García *et al.*, 2008). Cabe resaltar que en algunas especies arbóreas se han observado cambios en la textura de la corteza desde que son juveniles (lisa) hasta cuando son adultos (rugosa), como es el caso de *Mimosa bahamensis* (observación personal).

Para determinar la capacidad de retención de agua (CRA) de la corteza de cada especie arbórea, se siguió la metodología propuesta por Valová y Bielešzová (2008). Las secciones de rama (20 cm de largo) fueron secadas a temperatura ambiente en el laboratorio (temperatura promedio de 26°C) durante un mes antes de iniciar el experimento. Una vez transcurrido el mes, los extremos de cada tronco fueron cubiertos con cera, para limitar la entrada de agua al tronco, solo por medio de la corteza. En un cilindro graduado lleno de agua, se introdujo la muestra de rama durante más de 72 horas, pesando antes y después de sumergir la sección arbórea para obtener la medida del volumen del agua absorbido por el tejido de la corteza. Las secciones arbóreas se dejaron secar durante 60 minutos para documentar el tiempo necesario que requirió la sección para alcanzar su peso seco original. El área de la superficie (cm<sup>2</sup>) fue calculada con la fórmula de volumen de un cilindro:  $A_{\text{total}} = 2 \cdot r^2(h+r)$ , donde  $r$  es el radio del tronco y  $h$  la altura del mismo. La capacidad de retención de agua, se obtuvo a partir del peso inicial menos el peso después de la inmersión entre el valor del área de la superficie. Los porcentajes perdidos de agua fueron determinados en el laboratorio (temperatura 24 °C ± 0.7 y HR 50 % ± 3.0, valores promedio ± ES) después de 1, 2, 3 y 24 horas. La determinación del agua perdida, se realizó comparando los pesos de las muestras húmedas y después de 1, 2, 3 y 24 h.

Para corroborar si existían diferencias en la CRA, se utilizó otra metodología: cada sección (20 cm de largo) se pesó y se colocó en un secador de herbario por 24 h. Se pesó antes de rociar sobre la corteza 300 mL de agua destilada, se colocó un papel filtro (previamente pesado) para que absorbiera el agua de la corteza e inmediatamente se pesó

en una balanza analítica digital (AND GR 200). Se determinó el agua restante del riego para calcular cuánta agua fue retenida en la corteza.

#### **4.2.5. MEDICIÓN DEL MICROAMBIENTE**

Para caracterizar el microambiente de las cámaras de crecimiento (jardín vertical; CICY) y bajo condiciones naturales (selva baja caducifolia), se realizaron mediciones de humedad relativa (HR), temperatura (iButton Maxim, California, Estados Unidos) y flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF; S-LIA-M003, Massachusetts, Estados Unidos; conectados a un registrador HOBO de estación climática) con sensores ubicados a 1.5 metros de altura (jardín vertical) y 2 metros en condiciones naturales. El registro de datos fue cada 30 minutos. Cada parámetro ambiental (FFF y demanda evaporativa) fue obtenido mediante el protocolo descrito en el Capítulo III.

#### **4.2.6. EVALUACIÓN DE LA GERMINACIÓN DE DOS ESPECIES DE TILLANDSIA SOBRE CORTEZA DE ÁRBOLES**

Para evaluar las propiedades físicas de la corteza de árboles hospederos y no hospederos sobre la germinación y crecimiento, se colocaron semillas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanensis* sobre troncos de cinco especies arbóreas. El experimento se llevó a cabo en dos cámaras de crecimiento con condiciones semi-controladas y contrastantes en humedad relativa (HR), ubicadas en las instalaciones del Centro de Investigación Científica de Yucatán. Las dos cámaras diferían en condiciones de HR, representando una condición estresante, de baja HR (68 %; BHR) y otra con alta HR (83 %; AHR). Ambas cámaras se mantuvieron con una disponibilidad de luz baja, 9 % de luz total (en promedio  $56 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) en condiciones de baja humedad relativa y 4 % de luz total ( $26 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) en condiciones de alta humedad relativa. Ambas cámaras se regularon a un máximo de 30 °C de temperatura, siguiendo cambios ambientales en temperatura por debajo de este límite, con un promedio de 24 °C con sólo un grado de diferencia entre ambas cámaras. Los troncos de cada especie de árbol se alternaban azarosamente en cada cámara.

En ambas cámaras se colocaron ramas de 20 cm de longitud ( $N = 3$ ) de cinco especies arbóreas (*Gymnopodium floribundum*, *Lysiloma latisiliquum*, *Mimosa bahamensis*, *Phyllostylon brasiliense* y *Trichilia glabra*) a una altura de ~1.5 metros. En cada rama se colocaron 30 semillas de cada especie de *Tillandsia*, previamente desinfectadas en una solución de etanol (70 % v / v) por 2 min., seguido de una inmersión en una solución de hipoclorito de sodio (NaClO, 2.5 % v / v) por 40 min. Subsecuentemente las semillas se enjuagaron en agua destilada a dos tiempos por 5 minutos, para remover completamente los remanentes del hipoclorito de sodio (Wester y Zotz, 2011), y se adhirieron por medio de la coma plumosa a la corteza de cada especie arbórea. Se regaron diariamente con agua destilada hasta tener ruptura de testa, y a partir de la siembra se consideraron 32 días, como tiempo máximo para asegurarse de que todas las semillas germinaran.

### **4.2.7. MEDICIÓN DEL CRECIMIENTO DE DOS ESPECIES DE TILLANDSIA SOBRE LA CORTEZA DE ÁRBOLES**

Concluyendo los 32 días de espera en el experimento de germinación, de las semillas germinadas se seleccionaron azarosamente 15 plántulas recién emergidas de cada especie de *Tillandsia* en cada especie arbórea. Se realizó un registro mensual por 11 meses, evaluando el crecimiento determinado por la longitud de la hoja más larga (la primera fronda; Bernal *et al.*, 2005) medido con un calibrador Vernier, y por la producción de hojas (número de hojas producidas al mes; Cascante-Marín *et al.*, 2008; Bernal *et al.*, 2005). Las plántulas se regaron diariamente con agua destilada, para evitar el efecto adverso del agua calcárea. También se determinó la supervivencia por medio de presencia y ausencia de plántulas (Bernal *et al.*, 2005).

Al concluir los 11 meses de registro de crecimiento, se determinó la tasa de crecimiento relativo (RGR, por sus siglas en inglés; método destructivo), siguiendo la metodología de Zotz y Asshoff (2010). La tasa de crecimiento relativo, se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo, y se describe en la siguiente fórmula:  $RGR = (\ln W_{D \text{ final}} - \ln W_{D \text{ inicial}}) / t$ ; donde,  $t$  es la duración del experimento en días. El  $W_{D \text{ inicial}}$  fue estimado de la medida de peso fresco usando la estrecha correlación entre el peso fresco y el peso seco. El  $W_{D \text{ final}}$  fue determinado gravimétricamente. Para

obtener el peso seco inicial ( $W_{D\text{ inicial}}$ ) en gramos, se obtuvo una muestra de 30 plántulas de cada especie de *Tillandsia* con un mes de edad. Cada plántula fue deshojada y pesada en una balanza analítica digital (AND GR 200), se obtuvo el peso fresco ( $W_F$ , por sus siglas en inglés “fresh weight”), posteriormente las hojas se secaron a 60 °C durante 48 h, para obtener el peso seco ( $W_D$ , dry weight) y así establecer la correlación inicial. Esta correlación se realizó, nuevamente, al concluir el experimento para evitar sesgos en la progenie debido a los cambios en las condiciones ambientales. El área foliar fue determinado a partir de una fotografía digital (Kodak AF 3x Optical Aspheric Lens) y el uso del programa público ImageJ, mediante el cual se midió el área de cada hojas por plántula de ambas especies de *Tillandsia*. Posteriormente se obtuvo el peso fresco ( $W_F$ ) y seco ( $W_D$ ) de las plántulas de un año de vida para determinar la RGR de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*.

#### **4.2.8. EVALUACIÓN DE LA GERMINACIÓN Y EL ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES DE TILLANDSIA BAJO CONDICIONES NATURALES (In situ)**

Se evaluó la germinación de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* ( $N = 60$  semillas) bajo condiciones naturales sobre la corteza de dos especies arbóreas *Phyllostylon brasiliense* (hospedero) y *Lysiloma latisiliquum* (no hospedero;  $N = 3$ ). Las semillas se colocaron a una altura de dos metros, sobre la corteza arbórea se colocó una capa delgada de resistol 850, donde fueron adheridas por medio de su coma plumosa (método sugerido por Bernal *et al.*, 2005) y se cubrieron con tul blanco. El registro de la germinación se llevó a cabo durante dos meses (junio – agosto de 2014), con dos visitas por semana. Se determinó la germinación de las semillas mediante la protrusión del hipocotilo. El establecimiento de plántulas fue evaluado mediante presencia o ausencia de plántulas a lo largo de siete meses (agosto 2014 – marzo 2015), teniendo visitas cada mes.

#### **4.2.9. ANÁLISIS ESTADÍSTICO**

Se realizó un ANOVA de una vía para evaluar las diferencias entre especies de árboles en la capacidad de retención de agua y la textura de la corteza. Para el microambiente *in situ* se realizó una ANOVA de una vía teniendo a la especie arbórea como

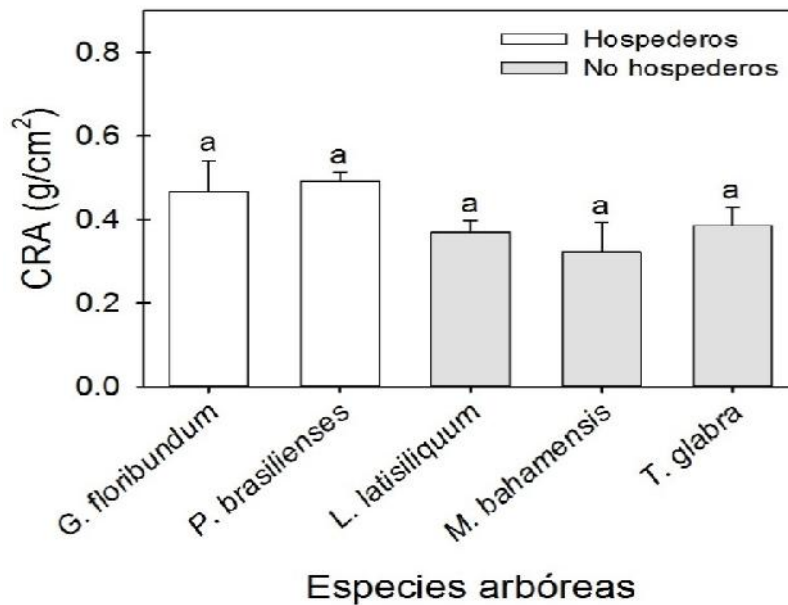
variable independiente y el promedio de temperatura, humedad relativa,  $DPV_{\text{día}}$  y  $DPV_{\text{noche}}$  como variables respuesta. Para los experimentos de germinación (jardín vertical e *in situ*), se realizó un ANOVA de dos vías teniendo la especie de árbol y la especie de bromeliácea como variables independientes, y el porcentaje de germinación como variable de respuesta. Para analizar el crecimiento de las plántulas de *Tillandsia* en el jardín vertical, se realizó un ANOVA factorial, donde la especie arbórea y la condición ambiental de ambas cámaras (HR) son las variables independientes y el crecimiento la variable respuesta. Tanto en el experimento de jardín vertical como en el experimento *in situ*, para evaluar el efecto del árbol hospedero sobre el porcentaje de supervivencia de las plántulas se realizaron ANOVAs de una vía. Para saber si existen diferencias en la tasa de crecimiento relativo de las especies de bromeliáceas epífitas considerando como tratamientos a los árboles hospederos, se realizaron ANOVA's factoriales. Para todas las ANOVAs se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 7 (Tulsa, Estados Unidos).

### **4.3. RESULTADOS.**

#### **4.3.1. PROPIEDADES FÍSICAS DE LA CORTEZA DE ÁRBOLES**

La capacidad de retención de agua en la corteza de cinco especies de árboles no mostró diferencias estadísticamente significativas entre las especies arbóreas (ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ ), pese a tener diferentes tipos de textura en la corteza de los árboles y de observarse una tendencia (Fig. 4.2 y 4.3).





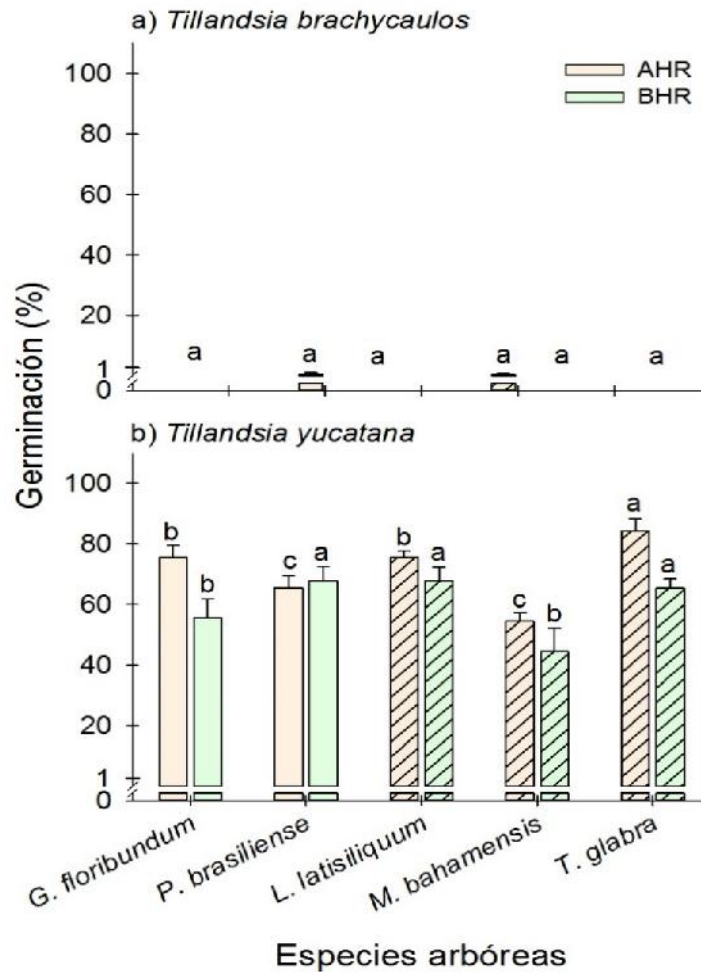
**Figura 4.3** Capacidad de Retención de Agua (CRA) de la corteza de cinco especies de árboles. Barras negras muestran a los árboles no hospederos y las barras blancas indican a los árboles hospederos. Valores promedio  $\pm$  ES. ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ .

#### 4.3.2. GERMINACIÓN SOBRE SECCIONES DE TRONCOS

Contrario a lo esperado *T. brachycaulos* presentó solamente de 1 a 3 semillas germinadas bajo condiciones de alta HR, las cuales perecieron pocos días después de la germinación, mientras que bajo condiciones de baja HR no se produjo germinación sobre ninguna corteza arbórea (Fig. 4.4a). *Tillandsia yucatanana* tuvo el mayor porcentaje de germinación de las dos epífitas, con un  $71 \% \pm 3.0$  (porcentaje promedio  $\pm$  ES) en condiciones de alta HR y un  $60 \% \pm 3.2$  en condiciones de baja HR (ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ).

En condiciones de alta HR, *Trichilia glabra* (no hospedero) presentó un  $84 \% \pm 4.0$  de germinación de *T. yucatanana* (ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ ), mientras que en *G. floribundum* (hospedero) y *L. latisiliquum* (no hospedero) se presentó un  $76 \%$  de semillas germinadas. *Phyllostylon brasiliense* (hospedero) presentó un  $66 \% \pm 4.0$  de semillas germinadas y *M. bahamensis* (no hospedero) presentó un  $54 \% \pm 2.9$  de semillas germinadas (Fig. 4.4b). En condiciones de baja HR, *T. yucatanana* presentó un  $68 \%$  de semillas germinadas sobre la corteza de *P. brasiliense* y *L. latisiliquum* (ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ ), mientras que *T. glabra* presentó un  $66 \% \pm 2.9$  de semillas germinadas, *G. floribundum* presentó un  $56 \% \pm$

6.2 de semillas germinadas y *M. bahamensis* presentó un 44 % ± 7.8 de semillas germinadas (Fig. 4.4b).



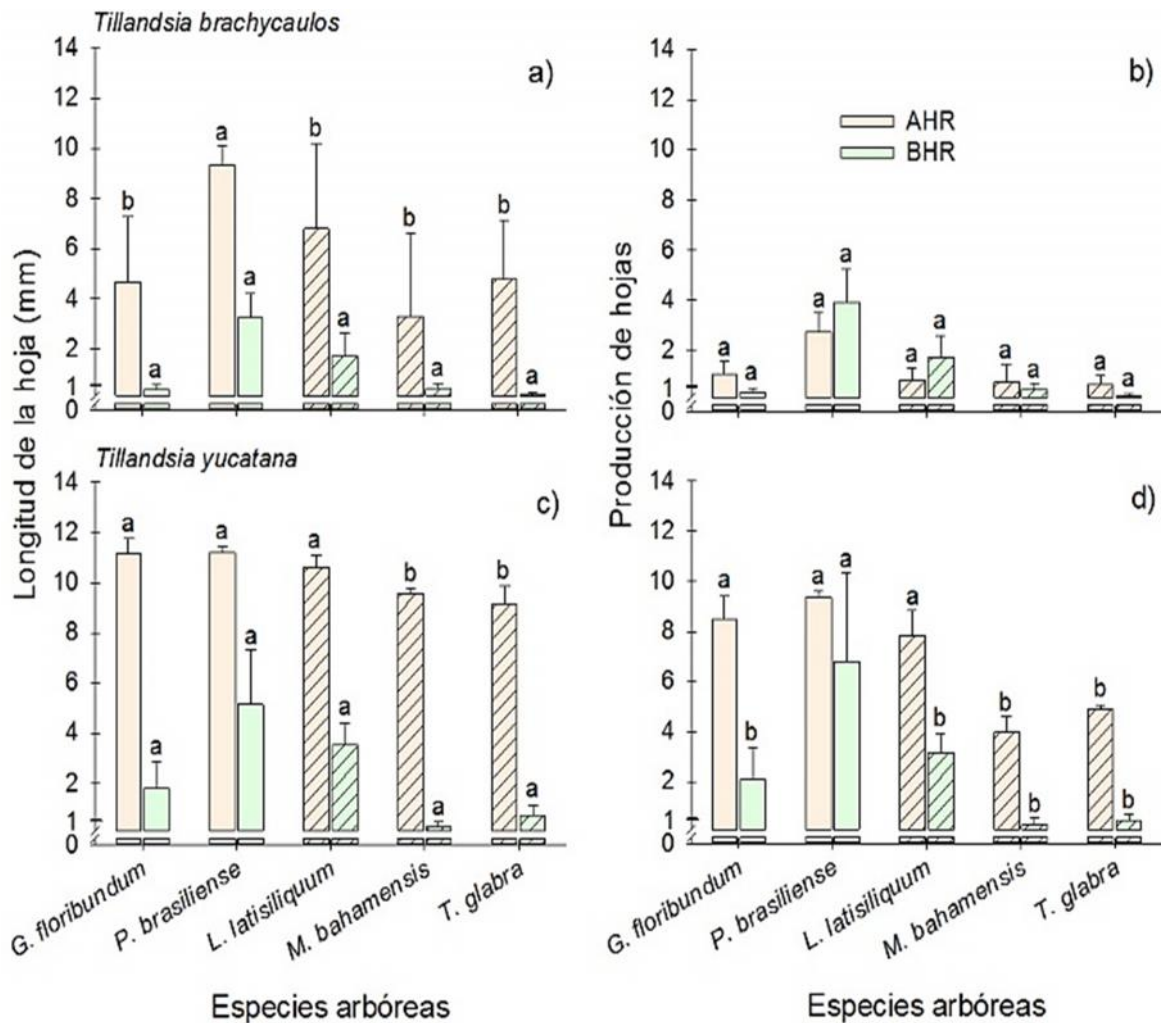
**Figura 4.4** Porcentaje de germinación acumulado de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatana* sobre la corteza de cinco especies arbóreas, bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las especies de *Tillandsia* con las especies arbóreas en condición de alta HR (AHR), ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ . La condición de baja HR (BHR) no fue favorable para la germinación de las especies de *Tillandsia*. Valores expresados en porcentaje ± ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospedadoras.

#### 4.3.3. CRECIMIENTO Y ESTABLECIMIENTO EN JARDÍN VERTICAL

Dado que las semillas de *Tillandsia brachycaulos* no germinaron sobre las secciones de troncos y para observar el crecimiento, se realizó un trasplante de plántulas de un mes de edad (germinadas bajo condiciones controladas) en ambas condiciones de humedad

relativa. Para esta epífita se observó un crecimiento de  $9 \text{ mm} \pm 0.7$  (promedio  $\pm$  ES) de longitud en su hoja más larga sobre la corteza de *P. brasiliense*, bajo condiciones de alta HR (ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.5a). En las cuatro especies arbóreas restantes, no se observó un efecto estadísticamente significativo en la longitud de la hoja y la producción mensual de hojas, en ambas condiciones de humedad relativa (ANOVA factorial;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.5a y 4.5b).

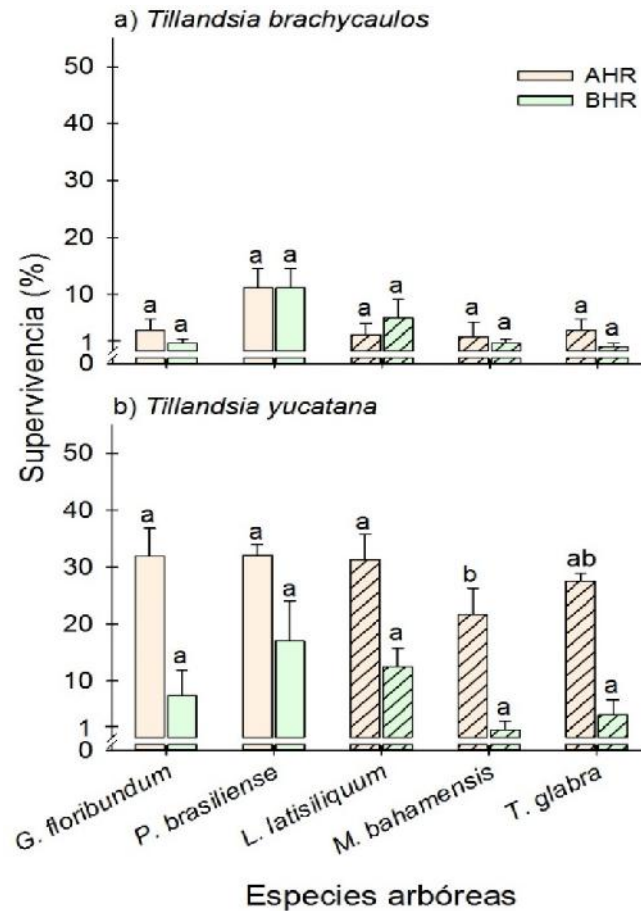
Las semillas de *Tillandsia yucatanana* bajo condiciones de alta HR mostraron un efecto estadísticamente significativo sobre la corteza de *P. brasiliense*, *G. floribundum* y *L. latisiliquum* con 11 mm de longitud en su hoja más larga (ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.5c), mientras que las longitudes más bajas se reportaron sobre la corteza de *M. bahamensis* y *T. glabra* con  $10 \text{ mm} \pm 0.2$  y  $9 \text{ mm} \pm 0.7$ , respectivamente. Bajo condiciones de baja HR no hubo un efecto estadísticamente significativo de la longitud de la hoja con los sustratos arbóreos (ANOVA factorial;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.5c). La producción mensual de hojas de *T. yucatanana* presentó un efecto significativo sobre la corteza de las especies hospederas, bajo condiciones de baja HR y sobre *P. brasiliense* se produjeron  $7 \text{ hojas} \pm 3.5$  (promedio  $\pm$  ES; ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.5d), en los demás sustratos no se observó un efecto estadísticamente significativo. Bajo condiciones de alta HR se produjeron  $9 \text{ hojas} \pm 0.3$  sobre la corteza de *P. brasiliense*, mientras que sobre la corteza de *G. floribundum* y *L. latisiliquum* se produjeron  $8 \text{ hojas} \pm 1.0$  (ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.5d). La producción foliar más baja se observó sobre *T. glabra* y *M. bahamensis* con  $5 \text{ hojas} \pm 0.2$  y  $4 \text{ hojas} \pm 0.6$ , respectivamente (Fig. 4.5d).



**Figura 4.5** Crecimiento acumulado de plántulas de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatana* con un año de vida, representado mediante la longitud de la hoja más larga y la producción foliar bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las especies de *Tillandsia* con el sustrato de las especies arbóreas, ANOVA factorial;  $P < 0.05$ . La condición de alta HR presentó las condiciones más favorables para el crecimiento de ambas especies de *Tillandsia*. Valores expresados en promedio  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas.

Después de 12 meses de crecimiento, *T. brachycaulos* no mostró un efecto estadísticamente significativo en la supervivencia de plántulas sobre las cortezas de especies arbóreas, en ambas condiciones de humedad (ANOVA factorial;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.6a). *Tillandsia yucatana* en condiciones de alta HR, presentó un efecto estadísticamente significativo en la supervivencia de plántulas sobre la corteza de las especies hospederas, donde *P. brasiliense* y *G. floribundum* presentaron una supervivencia de  $32\% \pm 2.0$  y  $32\%$

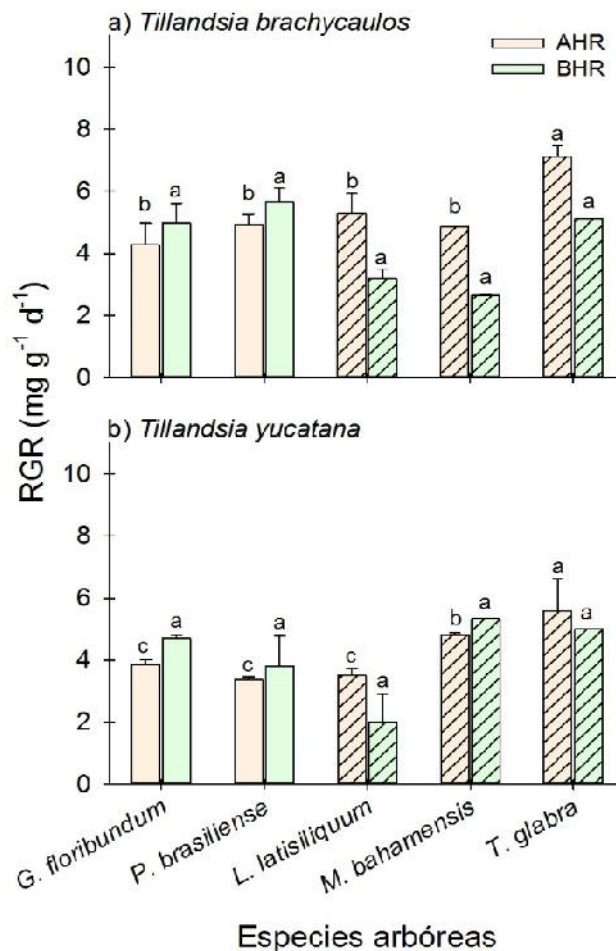
$\pm 4.9$ , respectivamente. En cambio, en las especies no hospederas *L. latisiliquum* presentó un  $31 \% \pm 4.5$ , *T. glabra* presentó un  $28 \% \pm 1.4$  y *M. bahamensis* presentó un  $22 \% \pm 4.7$  en la supervivencia de esta epífita (ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.6b). La supervivencia de plántulas de *T. yucatanana* bajo condiciones de baja HR no mostró un efecto estadísticamente significativo sobre la corteza de las cinco especies arbóreas (ANOVA factorial;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.6b).



**Figura 4.6** Porcentaje de supervivencia de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana* sobre la corteza de cinco especies arbóreas, bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las especies de *Tillandsia* con las especies arbóreas, ANOVA factorial;  $P < 0.05$ . La condición de alta HR fue favorable para la supervivencia de *T. yucatanana*. Valores expresados en porcentaje  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas.

Bajo condiciones de alta HR la tasa de crecimiento relativo (RGR, por sus siglas en inglés) de *T. brachycaulos* fue de  $7.1 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1} \pm 0.4$  sobre la corteza de *T. glabra* (ANOVA

factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.7a). Para las demás especies arbóreas no se observó un efecto estadísticamente significativo con la RGR. Bajo condiciones de baja HR, la RGR no mostró un efecto estadísticamente significativo sobre la corteza de las especies arbóreas (Fig. 4.7a). La tasa de crecimiento relativo de *T. yucatanensis*, bajo condiciones de alta HR, fue de  $5.6 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1} \pm 1.0$  sobre la corteza de *T. glabra* y de  $4.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1} \pm 0.1$  sobre la corteza de *M. bahamensis*, para las demás especies arbóreas no se observó un efecto estadísticamente significativo (ANOVA factorial;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.7b). Esta epífita, bajo condiciones de baja HR, la RGR no mostró un efecto estadísticamente significativo con la corteza de las especies arbóreas (Fig. 4.7b).



**Figura 4.7** Tasa de crecimiento relativo de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanensis* sobre la corteza de cinco especies arbóreas, bajo dos condiciones de humedad: alta HR y baja HR. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas de las *Tillandsia* con las especies arbóreas. ANOVA factorial;  $P < 0.05$ . La condición de baja HR fue favorable para el crecimiento de las plántulas de *T. brachycaulos*. Valores expresados en promedio  $\pm$  ES. Las barras con matices se refieren a las especies no hospederas.

#### 4.3.4. CARACTERIZACIÓN DEL MICROAMBIENTE EN LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

Al inicio de las lluvias, durante los 32 días de evaluación de la germinación de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana*, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el microambiente bajo el dosel de las dos especies arbóreas (Cuadro 4.1). La temperatura promedio ( $T_{prom}$ ) bajo el dosel de *Lysiloma latisiliquum* (ubicado lejos del cenote) fue de  $28\text{ °C} \pm 0.8$  y para *Phyllostylon brasiliense* fue de  $28\text{ °C} \pm 0.8$  (ubicado cerca del cenote), y la humedad relativa promedio ( $RH_{prom}$ ) fue de  $84\% \pm 3.1$  y  $83\% \pm 3.2$ , respectivamente. Ninguno de los parámetros ambientales mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies arbóreas (ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ ). Los valores promedio de día y noche tampoco mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies arbóreas (ANOVA de una vía;  $P > 0.05$ ).

**Cuadro 4.1** Condiciones abióticas bajo el dosel de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia a inicios de la temporada de lluvia.

Especies arbóreas	$T_{prom}$ (° C)	$T_{mín}$ (° C)	$T_{máx}$ (° C)	$RH_{prom}$ (%)	$HR_{mín}$ (%)	$VPD_{prom}$ día (kPa)	$VPD_{prom}$ noche (kPa)	$VPD_{máx}$ día (kPa)	$VPD_{máx}$ noche (kPa)
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	$28 \pm 0.8a$	21	38	$84 \pm 3.1a$	35	$1.4 \pm 0.1a$	$0.2 \pm 0.2a$	4.3	2.1
<i>Phyllostylon brasiliense</i>	$28 \pm 0.8a$	21	39	$83 \pm 3.2a$	33	$1.4 \pm 0.1a$	$0.2 \pm 0.2a$	4.4	2.2

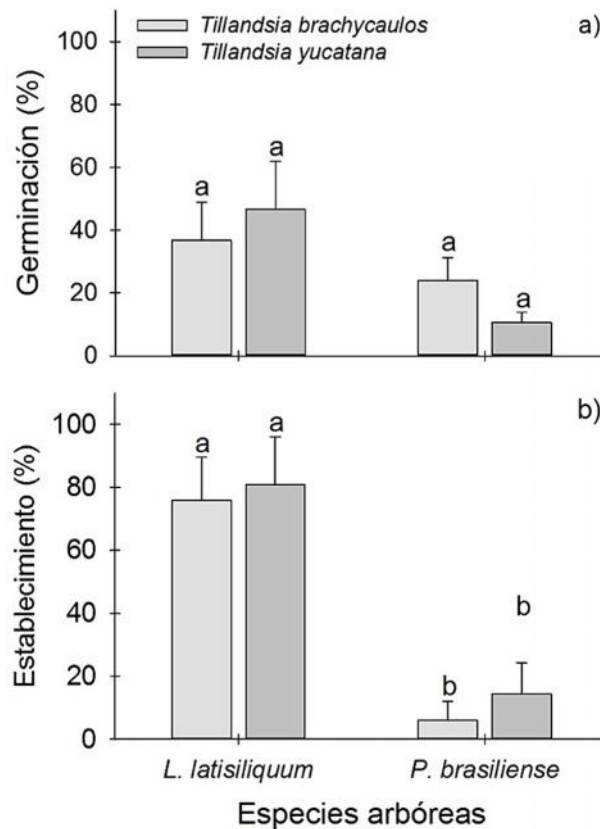
Temperatura promedio ( $T_{prom}$ ), Humedad relativa promedio ( $RH_{prom}$ ) y Déficit de presión de vapor promedio ( $VPD_{prom}$ ) son reportados  $\pm$  error estándar (ES; ANOVA de una vía,  $P > 0.05$ ). Valores de día y de noche son reportados para el VPD. Los valores se obtuvieron de las mediciones en campo considerando los 32 días en que se registró la germinación de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana*.

#### 4.3.5. GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO BAJO CONDICIONES NATURALES

De las semillas implantadas, se pudo observar un  $47\% \pm 15.3$  de semillas germinadas de *T. yucatanana* y un  $37\% \pm 12.3$  de semillas germinadas de *T. brachycaulos* sobre la corteza de *L. latisiliquum*, sin diferencias estadísticamente significativas entre las especies de

*Tillandsia* (ANOVA dos vías;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.8a). Mientras que en *P. brasiliense* la germinación para ambas especies de *Tillandsia* se vio afectada por la depredación (Cap. III fig. 3.4), donde solo se obtuvo un  $11 \% \pm 3.4$  de semillas germinadas de *T. yucatanana* y un  $24 \% \pm 7.3$  de semillas germinadas para *T. brachycaulos* (ANOVA dos vías;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.8a).

En el establecimiento, la especie arbórea que mostró un efecto positivo sobre las plántulas de ambas especies de *Tillandsia* fue *L. latisiliquum*, que presentó un  $81 \% \pm 15.4$  de plántulas de *T. yucatanana* y un  $76 \% \pm 13.6$  de plántulas de *T. brachycaulos* (ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ ; Fig. 4.8b), mientras que en *P. brasiliense* se presentó un  $14 \% \pm 9.9$  de plántulas de *T. yucatanana* y un  $6 \% \pm 6$  de plántulas de *T. brachycaulos* (ANOVA dos vías;  $P > 0.05$ ; Fig. 4.8b). A los 10 meses posteriores del inicio de este experimento, las semillas y plántulas fueron depredadas por completo en los árboles cercanos al cenote, por lo que solo quedaron las plántulas de ambas especies de *Tillandsia* en los individuos de *L. latisiliquum* (lejos del cenote).



**Figura 4.8** Porcentaje de germinación acumulado (a) y Porcentaje de establecimiento de plántulas



---

(b) de dos especies de *Tillandsia* sobre la corteza de *L. latisiliquum* (no hospedero) y *P. brasiliense* (hospedero) bajo condiciones naturales. Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas entre las especies arbóreas, ANOVA dos vías;  $P < 0.05$ , no así entre las especies de *Tillandsia*. Valores expresados en porcentaje  $\pm$  ES.

#### 4.4. DISCUSIÓN.

Contrario a lo esperado, *Tillandsia yucatanana* fue la epífita que bajo condiciones de alta humedad, presentó un alto porcentaje de germinación (Fig. 4.4b) y crecimiento (Fig. 4.5c y 4.5d, 4.7b) sobre la corteza de *Trichilia glabra*, especie considerada como no hospedera. El éxito en la germinación de esta epífita, probablemente se debió a que posee una larga coma plumosa (ver Cap.V. en Cuadro 5.2), que le ayuda a conducir el agua hacia la semilla por medio de los finos cabellos (Wester y Zotz, 2011). La coma plumosa de *T. yucatanana* también mantiene por más tiempo el agua, lo que favorece al estado hídrico de la semilla para llevar a cabo el proceso de germinación (Montes-Recinas *et al.*, 2012; Sosa-Luría *et al.*, 2012). En ambas condiciones de humedad relativa, *T. brachycaulos* no presentó semillas germinadas (Fig. 4.4a), y es posible que se deba a que su coma plumosa no permanecía húmeda suficiente tiempo después del riego para favorecer el proceso de germinación. Por el contrario, la coma plumosa de *T. yucatanana*, de mayor longitud, si permaneció húmeda durante más tiempo en los dos primeros meses del experimento (observación personal). Debido a la falta de semillas germinadas de *T. brachycaulos*, se realizó un trasplante de plántulas sobre las cortezas, pero aún así, el éxito de supervivencia fue menor para esta especie (Fig. 4.6a). Sin embargo, las plántulas de esta epífita sobre *T. glabra* mostraron un efecto positivo en la RGR (Fig. 4.7a), tras un año de observación. Las plántulas de *Tillandsia yucatanana* bajo condiciones de alta HR, mostraron un efecto positivo en el crecimiento, tanto en la longitud de la hoja más larga (Fig. 4.5c) como en la producción mensual de hojas (Fig. 4.5d), en las especies hospederas (*Gymnopodium floribundum* y *Phyllostylon brasiliense*) así como en otra especie no hospedera (*Lysiloma latisiliquum*). Esto se contrapone parcialmente con dos de las hipótesis, en las que se esperaba que *T. brachycaulos* fuese la más exitosa en germinación y crecimiento (tercera hipótesis), y que las cortezas de especies hospederas fueran el sustrato más favorable para el establecimiento de las *Tillandsia* (segunda hipótesis). La mayoría de los estudios de germinación de epífitas, son realizados en condiciones naturales y utilizan las especies arbóreas con mayor abundancia de epífitas (Cascante-Marín *et al.*, 2008; Winkler *et al.*,

2007; Cervantes *et al.*, 2005; Mondragón *et al.*, 2004). Sin embargo, con la intervención de diversos factores (abióticos y bióticos) resulta complicado determinar qué factor influye más. En el experimento de jardín vertical, al parecer es el primer estudio bajo condiciones semi-controladas que evalúa la germinación sobre diversas especies arbóreas, incluyendo especies no hospederas.

La abundancia de epífitas en un árbol, considerado como hospedero, se relaciona con las propiedades de la corteza, principalmente con la textura, donde una textura rugosa genera diversos micrositios favorables que facilitan el establecimiento de las semillas de epífitas (Valova y Bielezova, 2008; Mehlreter *et al.*, 2005; Callaway *et al.*, 2002; Benzing, 1990). Las texturas rugosas presentan fisuras, surcos y poros, que se llenan de agua de lluvia, lo que incrementa la capacidad de retención de agua en la corteza, comparada con aquellas especies de textura lisa y sin fisuras (Levia y Herwitz, 2005; Johansson, 1974). Las cortezas de las especies hospederas y no hospederas no presentaron fisuras muy marcadas (Fig. 4.2), por lo que contrario a lo planteado en la primera hipótesis, la capacidad de retención de agua no mostró un efecto positivo sobre la germinación de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* (Fig. 4.3). De las cinco especies arbóreas, sólo la corteza de individuos maduros de *Mimosa bahamensis*, presenta surcos profundos (Fig. 4.2d – izquierda) y en ella se observaron los valores más bajos en la capacidad de retención de agua (Fig. 4.3), así como en la germinación, crecimiento y supervivencia de las *Tillandsia*. Esto hace suponer, que a pesar de tener una corteza rugosa, no garantiza un establecimiento exitoso de epífitas y probablemente una mínima capacidad de retención de agua sea muy poco favorable para las epífitas.

En condiciones naturales, los micrositios con altos valores de humedad relativa y valores intermedios de luz (30 – 69 %), resultan ser un microambiente favorable para el crecimiento y supervivencia de las epífitas (Cervantes *et al.*, 2005; Granados-Sánchez *et al.*, 2003). En estos sitios, se pueden localizar especies de *Tillandsia* con varias formas de vida, donde las hojas que conforman al individuo varían entre hojas filiformes, onduladas y con tricomas foliares, que les permiten extraer la humedad (agua de la niebla o rocío) y los nutrimentos del ambiente (Benzing, 1990). Las condiciones de alta HR favorecieron en la germinación y crecimiento de *T. yucatanana*, en comparación con las condiciones de baja HR (Fig. 4.4 – 4.7). Sin embargo, en condiciones naturales, las variables ambientales bajo el

---

dosel que presentaron las especies arbóreas en la selva baja caducifolia, no mostraron diferencias estadísticamente significativas a inicios de la temporada de lluvia (Cuadro 4.1). En general, existe una falta de información respecto a los requerimientos ambientales de las plántulas de epífitas para que lleven a cabo sus procesos fisiológicos, ya que debido a su diminuto tamaño, resulta complicado utilizar métodos e instrumentación que son diseñados para ejemplares adultos, y probablemente también al poco interés por este estadio.

Del experimento en condiciones naturales, *Lysiloma latisiliquum* especie no hospedera, mostró un 81 % de semillas germinadas de *T. yucatanana*, valor muy similar con el obtenido sobre la corteza de *Trichilia glabra* con un 84 % y de *L. latisiliquum* con un 76 % en condiciones de alta HR (jardín vertical; Fig. 4.4b). Estos valores son más altos a los presentados por las especies hospederas, como en *Phyllostylon brasiliense* (especie hospedera y con alta riqueza y abundancia de *Tillandsia*), donde las semillas y plántulas resultaron afectadas por la depredación (Fig. 4.8). Pese a ser especies consideradas como no hospederas, los resultados coinciden con los reportes de diversos estudios en los que se presentó entre un 0.2 – 97 % de semillas germinadas de bromeliáceas epífitas sobre especies hospederas bajo condiciones naturales (Mondragón *et al.*, 2015; Goode y Allen, 2009; Winkler *et al.*, 2007; Mondragón y Calvo-Irabién, 2006). Las plántulas de ambas especies de *Tillandsia* mostraron diferencias en el establecimiento entre las especies arbóreas *L. latisiliquum* y *P. brasiliense*, siendo la especie considerada como no hospedera con la mayor supervivencia de plántulas de ambas especies (Fig. 4.8b). Posiblemente la ubicación de *L. latisiliquum* dentro de la selva baja caducifolia, sea favorable debido a que es una zona menos transitada por la fauna (datos no publicados), comparado con la zona de los alrededores del cenote, que es donde mayormente se distribuye *P. brasiliense* (observación personal). Con lo anterior, se rechazan dos de las hipótesis, ya que en la especie hospedera seleccionada, tanto la germinación y el establecimiento de las *Tillandsia* fueron afectadas por la depredación, variable no considerada en la planeación del experimento. Además *T. brachycaulos* tampoco fue la especie más exitosa, a pesar de ser la más abundante en el sitio de estudio. Algunas investigaciones reportan que el arribo de las semillas al conjunto potencial de árboles hospederos es de forma aleatoria. Sin embargo, ciertas características de la corteza (rugosidad, capacidad de retención de agua y presencia de compuestos alelopáticos) intervienen en el establecimiento de las semillas

y esporas, en comparación con cortezas lisas, donde posiblemente las semillas arriben e incluso germinen, pero el establecimiento no sea exitoso (Wagner *et al.*, 2015; Callaway *et al.*, 2002; Johansson, 1974).

El presente estudio señala la importancia de realizar experimentos sobre árboles que no son hospederos para poder indagar los factores que inhiben o no fomentan el establecimiento de las epífitas, ya que los resultados mostraron que tanto en condiciones experimentales como en la naturaleza, algunas de las especies arbóreas clasificados como no hospederos, mostraron resultados positivos en la colonización de las *Tillandsia* en su fase de germinación y posterior establecimiento. Asimismo, los resultados del estudio también destacan la importancia ecológica de la depredación de semillas y plántulas en condiciones naturales. Existe una escasa información sobre la depredación pre- y post-dispersión en las epífitas, donde solo se menciona que hormigas, aves y roedores son los “posibles” responsables (Goode y Allen, 2009; García *et al.*, 2005). Cabe resaltar, que en ambos experimentos (jardín vertical y condiciones naturales) las semillas de *T. brachycaulos* no presentaron una mayor germinación y establecimiento de plántulas, en comparación con las semillas y plántulas de *T. yucatanana*, pero se debe considerar que en condiciones naturales la influencia de otros factores (difíciles de identificar) podrían estar favoreciendo en su alta abundancia, mientras que la poca abundancia de *T. yucatanana* se deba a que las semillas permanezcan en la inflorescencia, germinen y debido al peso, caigan y perezcan en el sotobosque de la la selva baja caducifolia.

Se concluye que, tanto en condiciones semi-controladas como en campo, *T. yucatanana* presentó altos valores en germinación y establecimiento en comparación con *T. brachycaulos*, esto puede deberse a la estrategia fisiológica que ambas presentan desde la germinación (Cap. III). En las cortezas de las especies arbóreas consideradas como no hospederas se presentaron porcentajes altos en la germinación, crecimiento y supervivencia de *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana*, tanto en condiciones semi-controladas de alta HR como en condiciones naturales, aunque las variables ambientales no presentaron diferencias estadísticamente significativas. La depredación de semillas de *Tillandsia* en condiciones naturales fue predominante, por lo que se requiere de más estudios para corroborar el impacto en las poblaciones epífitas.

---

#### 4.5. BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, J.L., De la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M.F., Vargas-Soto, G. y Cervera, J.C. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 37 – 50.
- Balam-Narváez, R. (2009). Una planta común con varias funciones... aunque usted no lo crea!. Desde el Herbario CICY 1: 30 – 31 (10/Septiembre/2009), publicación semanal editada por el Herbario CICY, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. [Online] (Actualizado 03/septiembre/2010). Disponible en: [http://www.cicy.mx/sitios/desde\\_herbario/](http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/) [Acceso 27 enero 2012].
- Benzing, D.H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Benzing, DH. (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 690p.
- Bernal, R., Valverde, T. y Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238 – 1247.
- Biblioteca Digital (2009). *Flora Medicinal Indígena de México // maya. Flora medicinal maya del estado de Quintana Roo, Mimoso bahamensis* Benth. [Online] (Actualizado 03/Septiembre/2010). Disponible en: <http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/flora2.php> [Acceso 8 junio 2015].
- Callaway, R.M., Reinhart, K.R., Moore, G.W., Moore, D.J. y Pennings, E.C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2), 221 – 230.
- Carnevali, F.C.G., Tapia-Muñoz, J. L., Duno de Stefano, R. y Ramírez-Morillo, I. (editores Generales). 2010. *Flora Ilustrada de la Península de Yucatán: Listado Florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Mérida, Yucatán, México. ISBN: 978-7823-07-0. 328 p.
- Cascante-Marín, A., Wolf, J.H.D., Oostermeijer, J.G.B. y Den Nijs, J.C.M. (2008). Establishment of epiphytic bromeliads in successional tropical premontane forests in Costa Rica. *Biotropica*, 40(4), 441 – 448.
- Castro-Hernández, J.C., Wolf, J.H.D., García-Franco, J.G. y González-Espinosa, M. (1999). The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47(4), 763 – 773.
- Cervantes, S.E., Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179(1), 107 – 118.
- Chilpa-Galván, N. (2011). Distribución y ecofisiología de bromeliáceas epífitas en dos

- selvas de la península de Yucatán, México. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 91p.
- Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Andrade, J.L. y Reyes-García, C. (2013). Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 214(8), 1037 – 1048.
- Cordero, J. y Boshier, D.H. (2003). *Lysiloma latisiliquum* (L) Benth., en: Descripciones de especies de árboles nativos de América (Cap. 10). Árboles de Centroamérica. OFI/CATIE. 685 – 688p.
- Coxson, D. S. y Nadkarni, N. M. (1995). Ecological role of epiphytes in nutrient cycles, en: *Forest Canopies*, Lowman, M.D. y Nadkarni, N.M. (eds). Academic Press, New York. pp. 495 – 543.
- Frei, J.K. y Dodson, C.H. (1972). The chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphytic orchids. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 99(6), 301 – 307.
- García-Franco, J.G. (1996). Distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 37(1), 1 – 9.
- García, D., Ramón Obeso, J. y Martínez, I. (2005). Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. *Oecologia*, 144(3), 435 – 446.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G.F., Hernández-García, M.Á. y Sánchez-González, A. (2003). Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 9(2), 101 – 111.
- Goode, L.K. y Allen, M.F. (2009). Seed germination conditions and implications for establishment of an epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology*, 204(2), 179 – 188.
- Herbario CICY. (2010 en adelante). Flora de la Península de Yucatán. [Online] (Actualizado 03/Septiembre/2010). Disponible en: <http://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/> [Acceso 27 enero 2012].
- Hietz, P., Ausserer, J. y Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 177 – 191.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59(1), 1 – 136.
- Levia, D.F. y Herwitz, S.R. (2005). Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena*, 64(1), 117 – 137.
- Levia, D.F., Van Stan, J.T., Siegert, C.M., Inamdar, S.P. Mitchell, M.J., Mage, S.M., McHale,

- 
- P.J. (2011). Atmospheric deposition and corresponding variability of stemflow chemistry across temporal scales in a mid-Atlantic broadleaved deciduous forest. *Atmospheric Environment*, 45(18), 3046 – 3054.
- López-Villalobos, A., Flores-Palacios, A. y Ortiz-Pulido, R. (2008). The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecology*, 198(2), 265 – 274.
- Mehlreter, K., Flores-Palacios, A., García-Franco, J.G. (2005). Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6), 651 – 660.
- Mondragón, D.M.C., Duran, R. Ramírez, I, y Valverde, T. (2004). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189 – 200.
- Mondragón, D. y Calvo-Irabien, L.M. (2006). Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(4), 462 – 470.
- Mondragón, D., Valverde, T. and Hernández-Apolinar, M. (2015). Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology*, 56(1), 1 – 39.
- Montes-Recinas, S., Márquez-Guzmán, J. y Orozco-Segovia, A. (2012). Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. *Plant Ecology*, 213(7), 1069 – 1079.
- Oldeman, R.A.A. (1983). Tropical rain forest, architecture, silvogenesis and diversity, en: *Tropical rain forest: ecology and management*, Sutto, S.L., Withmore, T.C. y Chadwick, A.C. (eds.). Blackwell, Oxford, 139 – 150.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. (1998). *Árboles Tropicales de México*. Editorial Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 2da Edición. 521p.
- Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincón, E. y Huante, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2), 168 – 175.
- Sosa-Luría, D., Chávez-Servia, J.L., Mondragón-Chaparro, D., Estrada-Gómez, J.A. y Ramírez-Vallejo, P. (2012). Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Revista fitotecnia mexicana*, 35(5), 37 – 42.
- Souza-Novelo N. 1981. *Plantas melíferas y poliníferas que viven en Yucatan*. Fondo Editorial de Yucatan. Mérida, Yucatán, México.
- Thien, L.B., Bradburn, A.S. y Welden, A.L. (1982). The woody vegetation of Dzibilchaltun a-Maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. *Middle American*
-

- Research Institute, Occasional paper 5. Tulane University, New Orleans.
- Tropicos (2009). *Trichilia glabra* L. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. [Online] (Actualizado 06/Marzo/2009). Disponible en: <<http://www.tropicos.org>> [Acceso 8 junio 2015].
- Valencia-Díaz, S. Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, Ventura-Zapata, E. y Jiménez-Aparicio, A. (2010). Effect of host bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*, 26(6), 571 – 581.
- Valová, M. y Bielešzová, S. (2008). Interspecific variations of bark's water storage capacity of chosen types of trees and the dependance on occurrence of epiphytic mosses. *GeoScience Engineering*, 54(4), 45 – 51.
- Wagner, K., Mendieta-Leiva, G. y Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB PLANTS*, doi: 10.1093/aobpla/plu092, 1 – 25.
- Wester, S. y Zotz, G. (2011). Seed comas of bromeliads promote germination and early seedling growth by wick-like water uptake. *Journal of Tropical Ecology*, 27(1), 115 – 119.
- Winkler, M., Hülber, K. y Hietz, P. (2007). Population dynamics of epiphytic bromeliads: Life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology*, 8(2), 183 – 196.
- Zotz, G. y Asshoff, R. (2010). Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology*, 12(1), 108 – 113.



## CAPÍTULO V

**VARIATION IN SEED TRAITS OF 12 SPECIES OF TILLANDSIA (BROMELIACEAE) ACROSS A PRECIPITATION GRADIENT<sup>2</sup>**

**ABSTRACT.** The epiphytic species of *Tillandsia* are characterized by small seeds with a plumose appendage that favors their dispersal by wind. The literature has generally focused on the similarity exhibited by the *Tillandsia* seeds without focusing on their potential divergence in relation to habitat. We studied the morphology, anatomy and germination of seeds belonging to 12 *Tillandsia* species that are differentially distributed along a precipitation gradient, which generates vegetation types from mangroves to forests of increasing stature and decreasing deciduousness. We measured allometric variables (seed length and mass) of seeds, seeds fall speed, anatomic structures (ratio of embryo to endosperm) and performed histochemical analyses and germination trials. We found that coma length was negatively related to precipitation, allowing for increased dispersal ability and water absorption in drier, more fragmented habitats. Seed mass decreased with precipitation while that endosperm area increased with precipitation, probably as a response to increased shade. Germination was more vigorous in dry environments with shorter growing seasons. *Tillandsia recurvata* differed from the other species in coma structure and by the absence of endosperm. The ecological implications of these variations are discussed. Our study suggests that seed traits in *Tillandsia* spp. exhibit differences in relation to the environment inhabited by the species.

**ADDITIONAL KEYWORDS:** anemochory – Bromeliaceae – embryo – endosperm – epiphytes – germination – seed morphology

**FINANCIAL SUPPORT:** PhD scholarship from CONACYT 224268 and SEP–CONACYT project 80181

**5.1. INTRODUCTION.**

---

<sup>2</sup> Nahlleli Chilpa-Galván, Judith Márquez-Guzmán, Gerhard Zotz, Ileana Echevarría Machado, José Luis Andrade, and Casandra Reyes-García. Variation in seed traits of six species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) across a precipitation gradient. Será enviado a *PLoS ONE*.

Seeds exhibit a wide variety in shape, size, mass, chemical composition, water content, dormancy mechanism, longevity, germination pattern, etc. arguably related to dispersal syndrome, environmental conditions, life cycle traits and phylogenetic background [13,14,16,47]. In seed, the embryo is nourished, protected and dispersed. Selection pressures acting on seeds may have great influence on the survival of a generation, but are also related to the full life cycle strategy of a species, i.e. good competitors may require high investment in vegetative structures and may have less energy available for allocation to reproduction [14,52]. Seed mass is positively related to seedling survival, and this may be especially relevant in environments with stressful conditions, such as deep shade, drought or nutrient scarcity [22,40,50,52]. Because energy for reproduction is limited, there is a tradeoff between producing few large seeds or more abundant smaller seeds [36]. Larger seeds tend to maximize the chances to establish in exchange for reduced dispersal ability with respect to the source, compared to smaller seeds [11].

Besides differences in mass, seeds may vary in internal structures with consequences on germination and establishment. Most angiosperm seeds possess an endosperm, a tissue surrounding the embryo that contains nutritional reserves, either as starch, lipids or proteins. Nevertheless, the development of the endosperm relative to the embryo can vary across species, with the more basal plant lineages having small, underdeveloped embryos and large endosperms [44]. When looking across the mayor angiosperm linages, the increase in embryo size seems to be a passive evolutionary process [48], but within a single family (e.g. Apiaceae), a significant trend of increasing embryo size in environments with high radiation and reduced precipitation has been found in species with short life cycles that have small seeds [47]. In seeds with bigger embryos, the nutritional reserves are contained in the cotyledons, germination times are faster and dormancy is reduced; bigger embryos are particularly favored in environments with short favorable growth conditions, where the species need a rapid emergence to increase seedling growth or even complete the life cycle before the unfavorable season starts [15,47,49].

Vascular epiphytes represent ca. 10% of all vascular plants [4] and are highly represented in Bromeliaceae, Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Orchidaceae, Araceae and Gesneriaceae [55]. There is a significant

convergence across families, where about 84% of the epiphytic species are wind dispersed (anemochorous), a much higher percentage than that exhibited in terrestrial plants [24]. With the exception of the family Orchidaceae, the morphological and anatomical design of the seeds of epiphytic species with the anemochory syndrome have been scarcely studied; being generalized as seeds <2 mm in length developing winged or plumose appendages, or having tiny seeds as in the Orchidaceae [24]. Most of the research has centered on the selective pressure to optimize dispersal driving the anemochorous seeds to converging traits [24,28] without, to our knowledge, any published studies on interspecific variation in response to other selective pressures such as the environment.

Germinating seeds and newly established seedlings of epiphytes receive water in pulses and are often exposed to high solar radiation and desiccating winds, which increases water loss [5,38]. With their higher surface to volume ratio, desiccation will be faster in seedlings compared to adults [53,54], independently of the morpho–physiological strategies mature individuals use to cope with local environmental conditions.

Within Bromeliaceae, *Tillandsia* is the most diverse genus with > 600 epiphytic species [55]. Little is known about the interspecific variation in the seeds of *Tillandsia*, which are dispersed by wind, with a plumose appendage, called coma [5]. The coma is formed by numerous whitish hairs growing from the micropilar region; the apical end consists of trichomes derived from the seed coat cells (external integument; [5,51]). The seed coat is composed of dead cells filled with air favoring the anemochory [24]. Seeds, which usually are < 5 mm in length, possess a small, cylindrical embryo located at the base of a starchy endosperm [41,43]. Judging from the few species with known internal structure, there seems to be substantial interspecific variation in the embryo to endosperm ratio [26,29]. Regarding seed reserves, Cecchi-Fiordi and coworkers found starch, lipid, proteins and crystals of calcium oxalate in the endosperm and proteins in the embryo of three *Tillandsia* species [9].

*Tillandsia* shows fast germination starting when the seed comes in direct contact with water [28,29]. The plumose coma also has an important role in germination, as it has been reported to absorb and conduct water back to the seed [51].

The present study investigates the morphological and anatomical seed traits of 12 species of *Tillandsia* that are differentially distributed along a precipitation gradient located

in the Yucatan peninsula, Mexico. Our aim was to test whether the species exhibited differences in seed traits related to this precipitation gradient. From north to south, precipitation in the peninsula increases from 500 to 1400 mm per year [31], giving rise to forests with increasing canopy height and a shift from dominantly deciduous to evergreen trees. Other important habitats in the peninsula are coastal sand dune scrubs and mangroves. In the northern peninsula, the driest habitats, sand dune scrub, mangrove and seasonally dry forest, have a fragmented structure, both as a result of disturbance and due to inherent features of the vegetation, which may be delimited by the coast or show higher density in patches of soil, in between exposed rock surfaces. *Tillandsia* species are found in all these habitats, with increasing diversity with higher precipitation [7].

We set out to test the following hypotheses: 1) Since the drier habitats in the peninsula are characterized by patchy vegetation and higher drought stress, the species from these sites will have seeds with larger plumose comas to enhance both dispersal and seed hydration, compared to species, which are confined or more abundant in the wetter southern peninsula. 2) Species from drier sites will have higher seed mass, promoting survival of seedlings in the more stressful, drought prone environments, as well as a higher embryo to endosperm ratio that will allow more rapid germination compared to species from the wetter extreme. Using herbarium specimens and their reported coordinates, we obtained the mean annual precipitation at which each of the species is typically. Seed anatomy and morphology was studied by photomicrographs of plumose coma and seeds, both using whole seeds and longitudinal sections. A histochemical study was performed to detect starch, lipids and proteins. Germination of all species was studied under growth chamber conditions.

## **5.2. MATERIALS AND METHODS.**

### **5.2.1. STUDY SPECIES**

The 12 species of *Tillandsia* included in this study are distributed in different vegetation types along a rainfall gradient from north to south in the Yucatan peninsula, Mexico (see Table

5.1). Material was collected during 2012, 2013, 2014 and 2015. In the National Park Dzibilchaltún, which is a tropical deciduous forest, ca 17 fruiting individuals per species were collected. In the sub-perennial forest of the Calakmul Biosphere Reserve, three to five fruiting individuals per species were collected. The plants were brought to a greenhouse at the Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) and monitored for seed collection once the infructescence dispersed the seeds.

**Table 5.1** Ecological characteristics of 12 species of *Tillandsia* from Yucatan peninsula.

Species	Inflorescence type*	Ecophysiological type**	Vegetation types***	Precipitation range (mm)
<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. f.	Composed pinnate, 9 purple sessile flowers, scape 16–27 cm	Atmospheric	coastal sand dune scrub, deciduous forest, semi-evergreen forest, high evergreen forests	577 – 1446
<i>Tillandsia brachycaulos</i> Schltldl.	Composed, 1–4 purple flowers tubular, hidden scape	Atmospheric	deciduous forest, semi-deciduous forest, semi-evergreen forest, lowland inundated forests (Tintal) and secondary vegetation	600 – 1410
<i>Tillandsia elongata</i> var. <i>subimbricata</i> (Baker) L.B. Sm.	Composed pinnate, 12–19 purple sessile flowers, scape 45–53 cm	Tank	deciduous forest, semi-deciduous forest, semi-evergreen forest	799 – 1228
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.	Composed pinnate, 5–15 purple flowers, scape 24–41 cm	Atmospheric	swamp, coastal sand dune scrub, deciduous forest, semi-evergreen forest, high evergreen forests	629 – 1395
<i>Tillandsia festucoides</i> Brongn. ex Mez	Composed pinnate, 2–6 blue sessile flowers, scape 19–30 cm	Nebulophyte	high evergreen forests, semi-evergreen forest, submontane moist forests	1118 – 1459
<i>Tillandsia juncea</i> (Ruiz)	Composed digitate, 3–5	Nebulophyte	semi-evergreen forest, lowland	1100 – 1410

## CAPÍTULO V

& Pav.) Poiret vel sp. aff.	yellow flowers in spikes, scape 13– 30 cm		inundated forests (Tintal)	
<i>Tillandsia polystachia</i> (L.) L.	Composed pinnate, 5–15 purple sessile flowers, scape 10–25 cm	Tank	semi-evergreen forest	1210 – 1240
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	Simple, 1–2 purple tubular flowers, scape 5– 13 cm	Atmospheric	deciduous forest, coastal sand dune scrub, semi- deciduous forest, lowland inundated forests (Tintal)	590 – 1100
<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud	Simple, 1–2 yellow tubular flowers, scape 4– 9 cm	Atmospheric	deciduous forest, semi-deciduous forest, semi- evergreen forest, lowland inundated forests (Tintal) and secondary vegetation	590 – 1410
<i>Tillandsia utriculata</i> L.	Composed pinnate, 6–14 white sessile flowers, scape 40–90 cm	Tank	semi-evergreen forest, submontane moist forests	577 – 1238
<i>Tillandsia variabilis</i> Schtdl.	Composed pinnate, 5–15 purple tubular flowers, scape 10–25 cm	Atmospheric	lowland inundated forests (Tintal), high evergreen forests.	1072 – 1395
<i>Tillandsia yucatanana</i> Baker	Simple to digitate composite, 6–9 purple sessile flowers, scape 4– 18 cm	Atmospheric	coastal sand dune scrub, deciduous forest, scrub mangrove, semi- deciduous forest, lowland inundated forests (Tintal)	570 – 1250

\* Davidse et al. [12].

\*\* Pittendrigh [34]; Benzing [5]; classification of nebulophytes were defined as in Reyes-García et al. [38].

\*\*\* Ramírez et al. [37]; Cach-Pérez et al. [7].

### 5.2.2. PRECIPITATION RANGE DELIMITATION

The geographical locations of the species were obtained from herbarium data from CICY. *Tillandsia* species have been extensively studied in the area [37], the record number ranged

from 5 in the most geographically limited species *Tillandsia polystachia* to 54 in the case of *Tillandsia balbisiana*. Localities were related to annual precipitation obtained from the database [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org) [20]. Table 5.1 shows the ranges of precipitation (minimum – maximum) for the habitats where the species were found; from this range, an average value of annual rainfall was obtained per species and related to seed traits.

### 5.2.3. SEED ANATOMY AND MORPHOLOGY

Seed and plumose coma length were measured for 12 seeds per species, using a caliper. Seeds without flight ornament were weighted to obtain seed mass with a digital analytical balance (AND GR 200, Bradford, M.A.). The outer morphology of the seed and coma was studied through photomicrographs using a digital camera coupled to a stereomicroscope (Canon EOS 100D – Stemi SV6 Carl Zeiss, N.Y., USA) or to scanning electron microscopes (MEB; Jeol, JSM–6360LV, Illinois, USA and Jeol JSM–5310 LV, Utah, USA).

We determined the seed speed of fall of *Tillandsia* species in air as previously described by Askew *et al.* [1]. Our custom–built apparatus (Fallzeitmessung über; Oldenburg, Germany) consists of a measurement chamber with two horizontal, parallel, fan shaped beams of laser light, which are 250 mm apart. When passing, any object will reflect this light and trigger an electronic detection system. Since the small seeds reach a constant speed almost instantaneously, the time difference between the triggering of the two sensors can be used to calculate terminal velocity without further corrections. The instrument is very sensitive, and the plumose coma generated static, so 50 seeds of each *Tillandsia* species with plumose coma folded were selected for the measure.

To characterize the anatomical structure, five seeds per species were sanded to wear down the hard seed coat and prevent the soft inner seed from collapsing under the microtome. The sanded seeds were fixed in FAA [Formaldehyde (10%), acetic acid (5%), alcohol ethyl (50%) and distilled water (35%)] for 24 h and then progressively dehydrated through an ethanol series (30, 50, 70, 85, 96 and 100%, v / v) for subsequent inclusion in paraffin (Merck, Darmstadt, Germany) at 60 °C for another 24 h [23]. Seeds were cut longitudinally into sections of 8 µm with a rotary microtome (American Optical 820, N.Y., USA) and a razor Reichert Jung (American Optical and Reichert, N.Y., USA). Longitudinal

sections were stained with safranin–fast green, and photographed under an light microscope (Olympus Provis AX–70; Olympus, Tokio, Japan, Software Q capture Pro). The area of the embryo and endosperm was determined using ImageJ software (National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA).

### **5.2.4. HISTOCHEMICAL CHARACTERIZATION**

Longitudinal sections were also used to perform histochemical tests for protein, starch and lipids. For staining, the sections were dehydrated in an ethanol series from 96% alcohol (v / v) to water. To observe proteins and polysaccharides, sections were stained with periodic acid–Schiff reagent (APS) and then with naphthol blue black for five min to identify proteins in blue and carbohydrates in magenta. To detect starch, sections were stained with Lugol, which dyes starch grains in purple or black. Lipid reserves was stained with red "O" oil (for 25 min), which dyes lipids in an orange or reddish color. It is noteworthy that the reaction product should be insoluble, which prevents diffusion or migration of the reagents in the solution [23]. Photomicrographs were obtained with Photomicroscope (Olympus Provis AX–70; Olympus, Tokio, Japón, Software Q capture Pro).

### **5.2.5. GERMINATION TRIALS**

After coma removal seeds were disinfected in a solution of ethanol (70% v / v) for two min, followed by immersion in a solution of sodium hypochlorite (NaClO, 2.5% v / v) for 40 min. Subsequently the seeds were rinsed in distilled water twice for five min. to completely remove the remnants of sodium hypochlorite [49]. Thirty seeds per species were placed on filter paper (Whatman No. 1) within 9 cm Petri dishes ( $N = 3$  dishes per species) with 4 mL of sterile distilled water. Petri dishes were maintained in a growth chamber (Percival Scientific Model E30BHO, Iowa, USA) for 16 d under a photoperiod of 12 h light / 12 h dark, at a constant 30 °C and relative humidity of 60% [51]. Germination was recorded when testa rupture was observed.

The percentage of germination was obtained from the cumulative total of germinated



seeds, with 30 seeds per species representing 100%. Days to germination were determined when 50% of seedling emergence was achieved in each species.

### **5.2.6. STATISTICAL ANALYSES**

To evaluate interspecific differences in seed and coma length and days to germination one-way ANOVAs were used. A nested ANOVA was performed to assess differences in the proportion of the embryo – endosperm within the seed. A factorial ANOVA was performed to assess differences in germination percentage as a function of time and species. A simple regression was used to test the relationship between seed mass and proportion of seed area covered by the embryo. Simple regressions were performed to assess the relationship of precipitation and seed traits, and the relationship between seed mass and embryo and endosperm area, because this analysis was performed using data points of the different species, we performed an ANCOVA to test significance instead of a simple ANOVA, where species was the covariable. Data was checked for normality and homocedasticity. The data analyses were run using the program STATISTICA 7 (Tulsa, OK, USA).

## **5.3. RESULTS.**

### **5.3.1. ANATOMY, MORPHOLOGY AND SEED DYNAMICS**

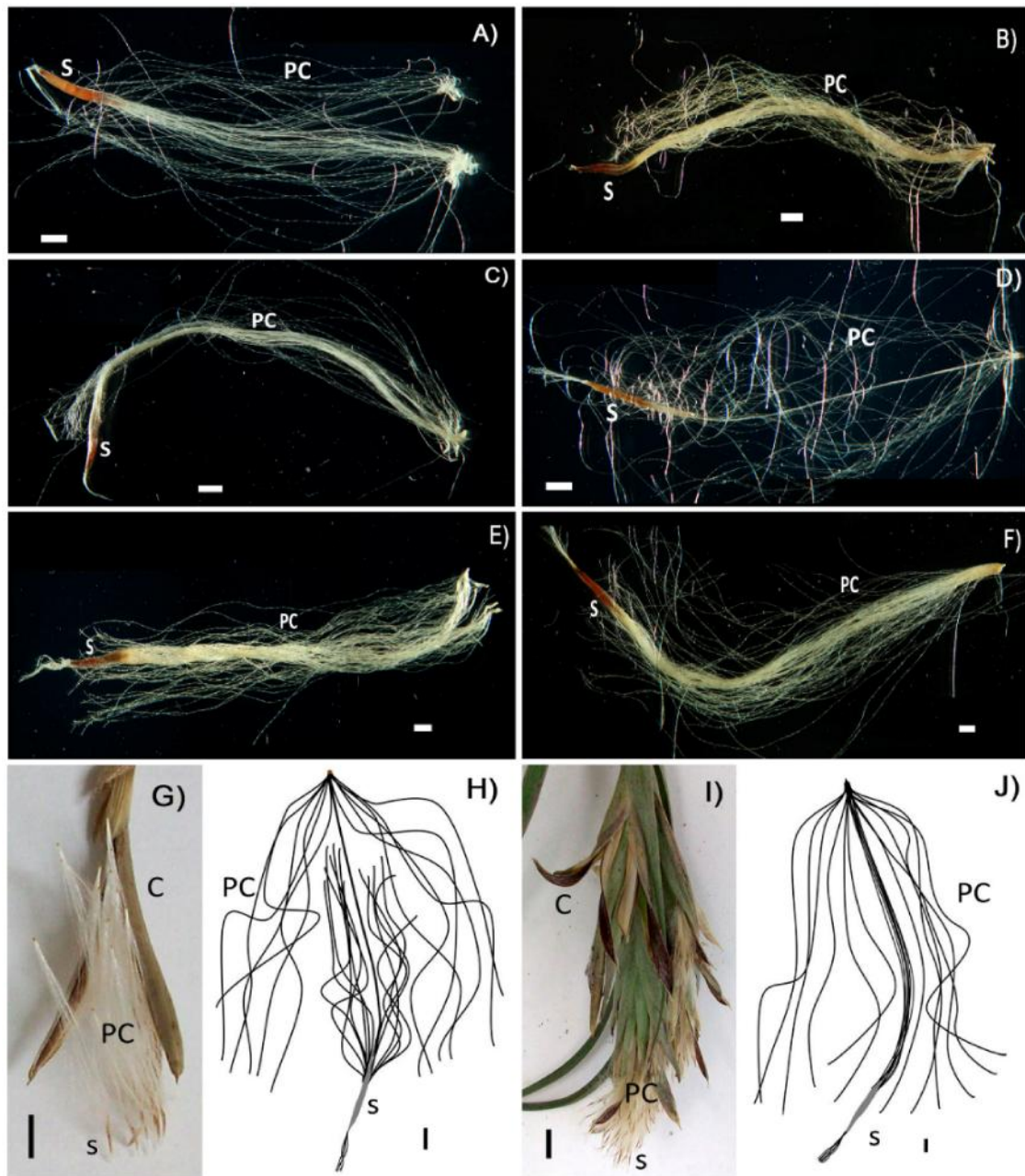
The length of the plumose coma ranged from 12 mm in *T. variabilis* to 32 mm in *T. yucatanana* (Table 5.2; one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ). Seed length showed significant differences among species, where *T. balbisiana*, *T. brachycaulos* and *T. yucatanana* exhibited 5 mm seeds, while *T. variabilis* exhibited 4 mm seeds (one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ). The ratio of the coma: seed length was lower in *T. utriculata* compared to *T. yucatanana* (one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ).

**Table 5.2** Seed and coma length and ratio of 12 species of *Tillandsia* along a rainfall gradient in Yucatan peninsula. Data are means  $\pm$  SE,  $N = 50$ .

Species	Plumose coma (mm)	Seed (mm)	Ratio coma/seed
<i>T. balbisiana</i>	21 $\pm$ 0.4c	5.2 $\pm$ 0.1a	4.1 $\pm$ 0.1c
<i>T. brachycaulos</i>	22 $\pm$ 0.5bc	5.2 $\pm$ 0.1a	4.2 $\pm$ 0.1c
<i>T. elongata</i> var. <i>subimbricata</i>	22 $\pm$ 0.7bc	4.8 $\pm$ 0.1b	4.7 $\pm$ 0.2b
<i>T. fasciculata</i>	14 $\pm$ 0.2de	4.8 $\pm$ 0.1b	3.0 $\pm$ 0.1d
<i>T. festucoides</i>	16 $\pm$ 0.2d	4.8 $\pm$ 0.1b	3.3 $\pm$ 0.1d
<i>T. juncea</i>	15 $\pm$ 0.4d	4.8 $\pm$ 0.1c	3.1 $\pm$ 0.1d
<i>T. polystachia</i>	23 $\pm$ 0.4b	4.9 $\pm$ 0.1b	4.7 $\pm$ 0.1b
<i>T. recurvata</i>	15 $\pm$ 0.4d	5.0 $\pm$ 0.1b	3.1 $\pm$ 0.1d
<i>T. schiedeana</i>	23 $\pm$ 0.7b	4.9 $\pm$ 0.1b	4.8 $\pm$ 0.2b
<i>T. utriculata</i>	14 $\pm$ 0.2de	4.7 $\pm$ 0.1c	2.9 $\pm$ 0.1d
<i>T. variabilis</i>	12 $\pm$ 0.2e	4.0 $\pm$ 0.01d	3.1 $\pm$ 0.04d
<i>T. yucatanana</i>	32 $\pm$ 0.4a	5.1 $\pm$ 0.04a	6.4 $\pm$ 0.1a

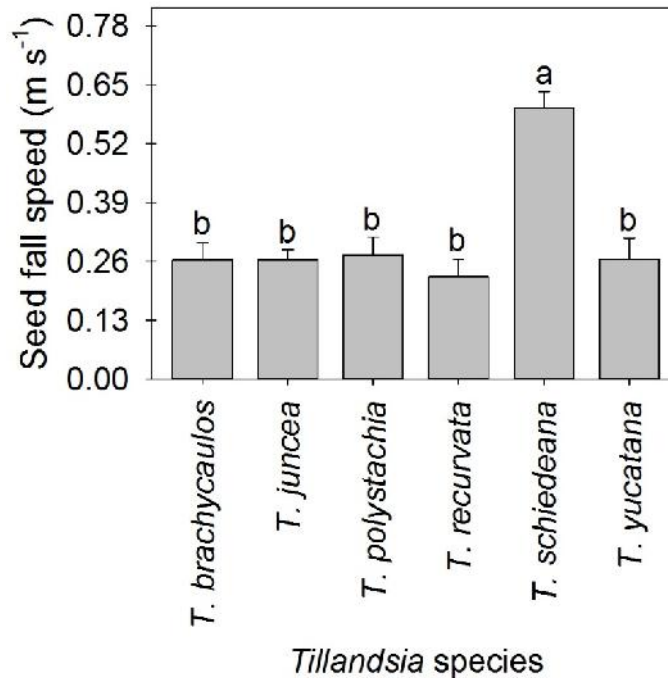
Different letters within columns indicate significant differences: one-way ANOVA,  $P < 0.05$ .

The coma of *T. recurvata* (Fig. 5.1D, 5.1H) differed from all other species. The deployed plumose coma (which extends under air currents) showed two umbrella-like structures, located in the proximal and distal sections of the coma. The other 11 species showed only one distal umbrella (Fig. 5.1A – 1C, 5.1E, 5.1F).



**Figure 5.1** Photomicrograph seed 12 species of *Tillandsia* from a precipitation gradient in the Yucatan peninsula: seeds of A) *T. brachycaulos*; B) *T. juncea*; C) *T. polystachia*; D) *T. recurvata*; E) *T. schiedeana*; F) *T. yucatanana*; seeds within capsule of G) *T. recurvata*; H) schematic representation of the seed of *T. recurvata* with plumose coma deployed; I) seeds within capsule of *T. yucatanana* and J) schematic representation of the seed of *T. yucatanana* with plumose coma deployed. S – seed, PC – plumose coma, C – capsule. Scale bar corresponds to 2 mm for the seeds and 2 cm for the capsules (G and I).

The seeds fall speed of six *Tillandsia* species showed significant differences (Fig. 5.2), where *T. schiedeana* seed showed has fast speeds of fall of  $0.60 \pm 0.03 \text{ m s}^{-1}$  (mean  $\pm$  ES) while the seed of *T. recurvata* exhibited a slow drop was  $0.23 \pm 0.02$ ; one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ).



**Figure 5.2** Seeds fall speed of six *Tillandsia* species. Data are percentages and error bars represent standard error ( $N = \text{six species}$ ,  $n = 50 \text{ seeds}$ , one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ).

The relative proportion of the area occupied by the embryo and endosperm was significantly different among species (Table 5.3, nested ANOVA,  $P < 0.05$ ). *Tillandsia recurvata* was the only species that did not show a visible endosperm. Among the other eleven species, the endosperm covered from 32 to 61% of the seed (for *T. yucatana* and *T. elongata*, respectively; nested ANOVA,  $P < 0.05$ ).

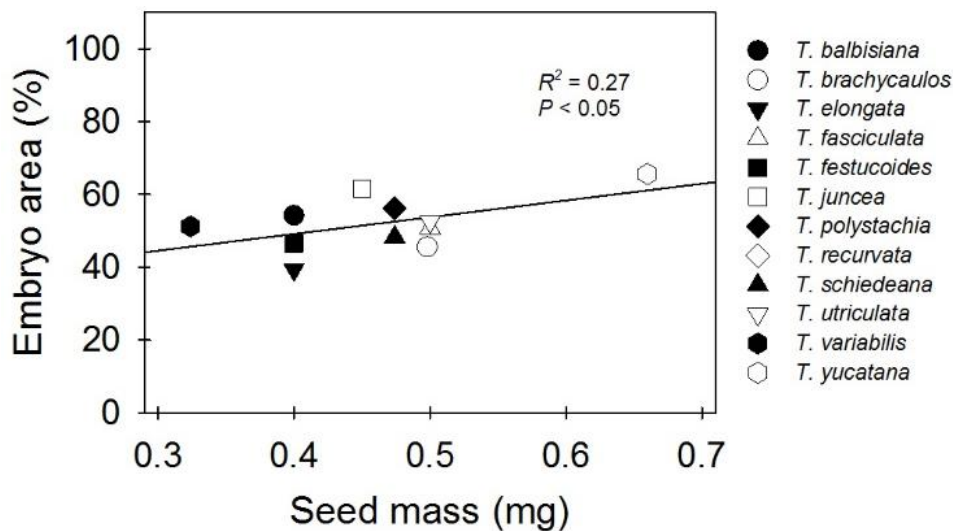
**Table 5.3** Percent cross sectional area of seed occupied by the cotyledon and the endosperm in 12 *Tillandsia* species, and location and type of nutritional reserves. *N* = 4.

Species	Embryo (%)	Endosperm (%)	Nutritional reserves
<i>T. balbisiana</i>	54 ± 1.6b	46 ± 1.6c	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. brachycaulos</i>	45 ± 2.2bc	55 ± 2.2ab	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. elongata</i> var. <i>subimbricata</i>	39 ± 1.6d	61 ± 1.6a	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. fasciculata</i>	51 ± 1.7c	49 ± 1.7b	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. festuoides</i>	47 ± 2.6c	53 ± 2.6b	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. juncea</i>	61 ± 4.9b	39 ± 4.9c	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. polystachia</i>	54 ± 4.8b	46 ± 4.8c	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. recurvata</i>	97 ± 1.4a	0 ± 0d	Embryo: proteins, starch, polysaccharides and lipids
<i>T. schiedeana</i>	48 ± 1.0c	52 ± 1.0b	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. utriculata</i>	54 ± 3.8b	46 ± 3.8c	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. variabilis</i>	52 ± 1.6c	48 ± 1.6b	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids
<i>T. yucatanana</i>	68 ± 4.6b	32 ± 4.6c	Embryo: proteins Endosperm: starch, polysaccharides and lipids

Different letters indicate statistically significant differences within columns: nested ANOVA,  $P < 0.05$ .

Absolute values of the average total seed area (mm<sup>2</sup>): *T. balbisiana* = 0.44, *T. brachycaulos* = 0.94, *T. elongata* = 0.31, *T. fasciculata* = 0.53, *T. festuoides* = 0.42, *T. juncea* = 0.90, *T. polystachia* = 0.78, *T. recurvata* = 0.81, *T. schiedeana* = 0.71, *T. utriculata* = 0.55, *T. variabilis* = 0.40 y *T. yucatanana* = 0.81.

The proportional area by embryo occupied in the seed was positively correlated with seed mass (Fig. 5.3). Seeds of *T. variabilis* and *T. recurvata* had low mass (0.32 and 0.35 mg, respectively) and only seed of *T. recurvata* almost 100% of the seed area occupied by the embryo, while heavier seeds (0.40 – 0.66 mg) had 39 to 97% of the seed area occupied by the embryo.



**Figure 5.3** Relation between the percent of embryo and the seed mass of 11 species of *Tillandsia*. Data are means ( $N = 4$ ). *Tillandsia recurvata* is missing, because its coma morphology differed from that of the other eleven species.

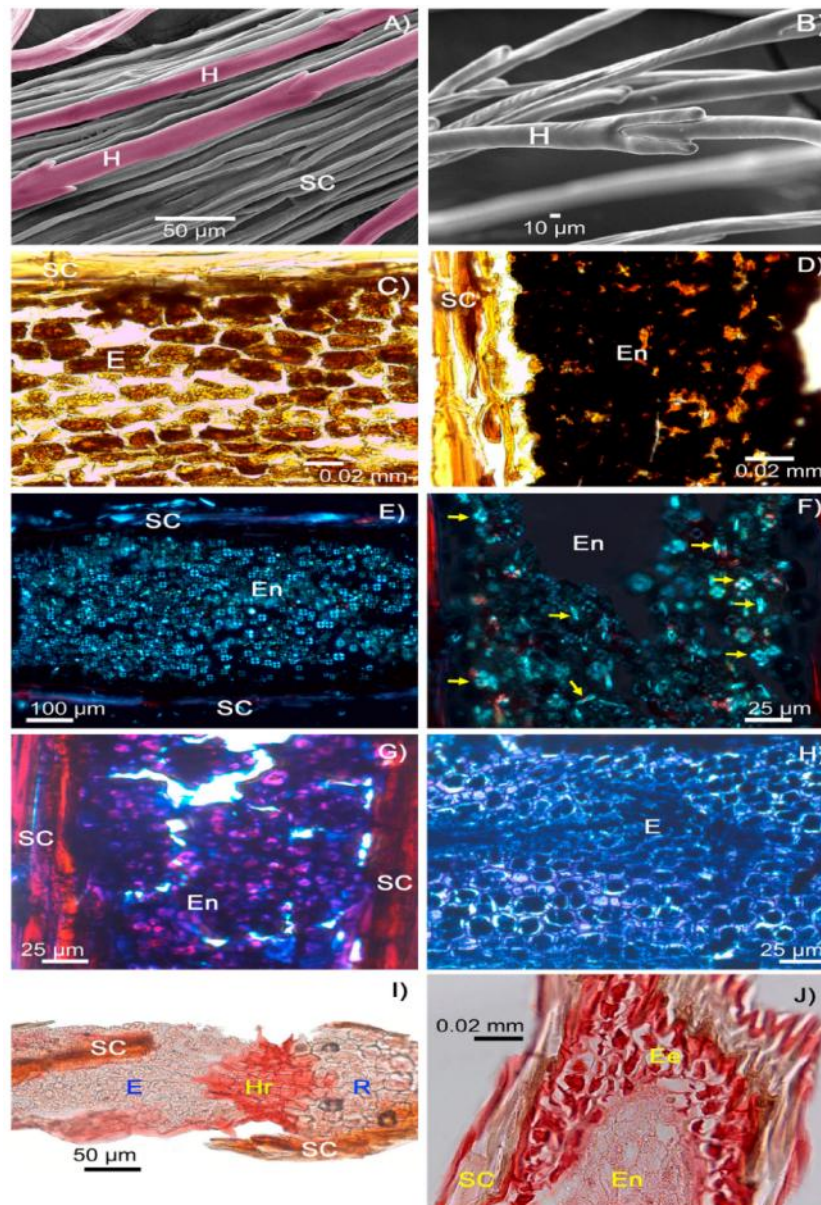
The seed coat of the *Tillandsia* seeds studied was covered by dead cells and flakes, creating air pockets that facilitate dispersal by wind, in addition to the plumose appendage. The plumose coma surrounds the whole seed coat (Fig. 5.4A), and this may improve both the seed adherence when it lands on host bark and the absorption of water by the coma. Each hair of the plumose coma shows imbrications (Fig. 5.4B), which were different in each of the species (data not shown); these imbrications may favor adherence to bark.

### 5.3.2. HISTOCHEMICAL COMPONENTS IN SEEDS

In the endosperm, polarized light micrographs evidenced starch granules represented by the maltese cross (Fig. 5.4E) and the presence of calcium oxalate crystals (Fig. 5.4F). Lugol staining showed the starch granules in purple within the endosperm of *T. schiedeana* (Fig. 5.4D). In *T. recurvata*, which lacks endosperm, starch granules were observed in the embryo (Fig. 5.4C), whereas in other species the embryo may show another type of starch stored in the endosperm (Fig. 5.4C). Proteins, stained in blue, were observed in both embryo (Fig.



5.4H) and endosperm (Fig. 5.4G). Polysaccharides stained in magenta were present in endosperm and seed coat (Fig. 5.4G). Lipids were seen in red in the hypocotyledon region (Fig. 5.4I) and the endosperm epidermis (Fig. 5.4J), which could be distinguished as a single cells layer surrounding the embryo and the rest of endosperm or just the embryo in the case of *T. recurvata*.

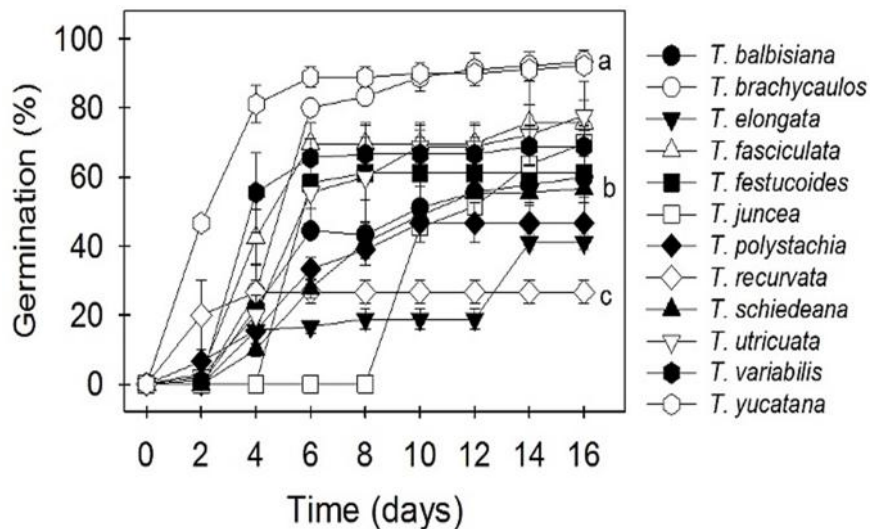


**Figure 5.4** Photomicrographs of seeds of six species of *Tillandsia*: A) seed coat of *T. recurvata*; B) detail of a hair of the plumose coma of *T. schiedeana*; C) starch granules in cotyledon of *T. recurvata*; D) starch granules in endosperm of *T. schiedeana*; E) starch granules under polarized light in endosperm of *T. brachycaulos*; F) starch granules and crystals (yellow arrows) in endosperm of *T.*

*juncea*; G) structures containing proteins and polysaccharide (proteins in blue and polysaccharides in magenta) in endosperm of *T. polystachia*; and H) proteins in cotyledon of *T. yucatanana*; I) lipid reserves (red) in hypocotyledon region of *T. recurvata*; and J) lipid reserves in the epidermis of the endosperm of *T. yucatanana*. H– Hair, SC – seed coat, E – embryo, En – endosperm, Hr – hypocotyledon region, R – radicle, Ee – Endosperm epidermis. Figures A and B were obtained with scanning electron microscopy, C – D, G – J with light microscopy, using polarized light in figures E and F.

### 5.3.3. GERMINATION

The highest germination percentages were found in *T. brachycaulos* with 93% and in *T. yucatanana* with 92% of germinated seeds (Fig. 5.5, factorial ANOVA,  $P < 0.05$ ). The lowest values were observed in *T. recurvata* with 27% of germination. Most species, some seeds started to germinate after just fourth days. The highest speed of germination was observed in *T. yucatanana* (a species limited to the driest sites) and *T. brachycaulos* (a cosmopolitan species), *T. elongata* a specie limited to the deciduous forest and semi-deciduous forest, was slowest.

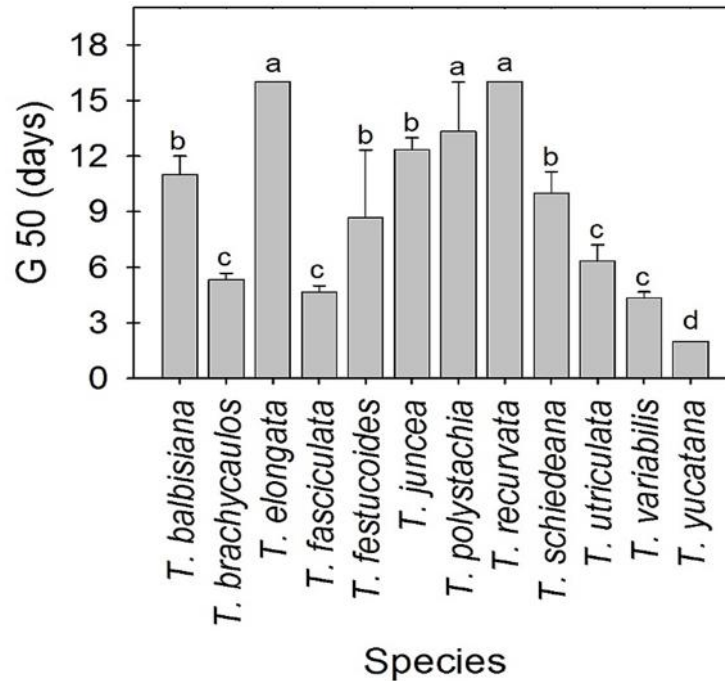


**Figure 5.5** Cumulative germination of seeds of 12 species of *Tillandsia* over 16 days ( $N = 30$  seeds). Letters denote significant differences among the *Tillandsia* species, ANOVA factorial,  $P < 0.05$ . Data are percentages  $\pm$  SE, in most cases SE bars are smaller than the symbol.

Even though all species germinated relatively fast, there were significant differences in the germination to 50 % among them. On the second day *T. yucatanana* showed 50% of

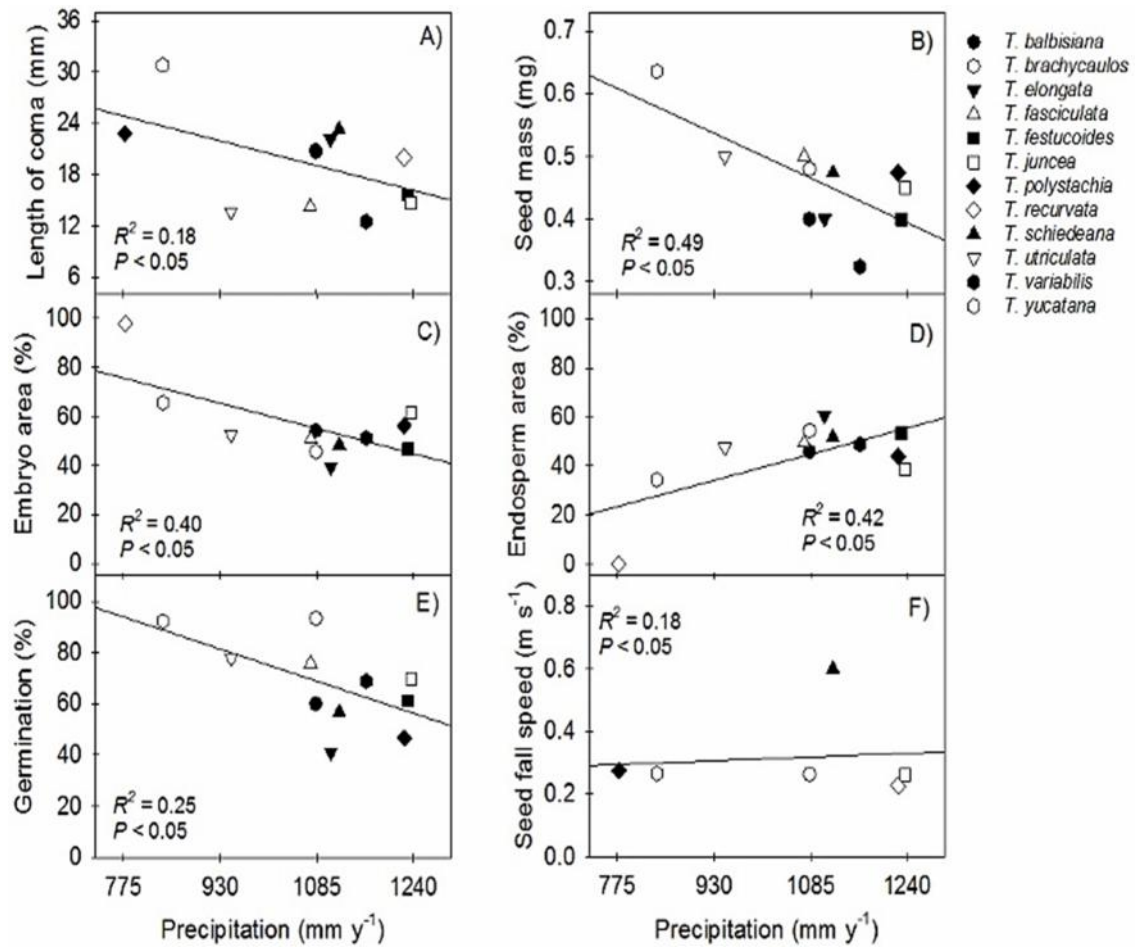


germinated seeds, while *T. variabilis*, *T. fasciculata* and *T. brachycaulos* reached to 50% of germinated seeds on the fourth day (Fig. 5.6). At the end of the 16 days of the experiment, the rest of the species did not reach 50% of germinated seeds (one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ).



**Figure 5.6** Germination to 50 % of 12 *Tillandsia* species ( $N = 30$  seeds). Different letters denote significant differences among species, one-way ANOVA,  $P < 0.05$ . Data are percentages and error bars represent standard error.

Several of the studied seed traits correlated significantly with the average value of precipitation ( $\text{mm y}^{-1}$ ) received in the area inhabited by each species. Plumose coma length, seed mass and percent area covered by the embryo were negatively correlated with precipitation (ANCOVA,  $P < 0.05$ ; Fig. 5.7A, 5.7B 5.7C), while percent area covered by the endosperm were positively correlated with precipitation (ANCOVA,  $P < 0.05$ ; Fig. 5.7D). More vigorous germination was observed in the drier sites, shown by a negative correlation of germination percentage with precipitation (ANCOVA,  $P < 0.05$ ; Fig. 5.7E) and the speed of fall of *Tillandsia* seed did not show a relationship with precipitation (Fig. 5.7F).



**Figure 5.7** Relationship between A) coma length, B) seed mass, C) embryo area, D) endosperm area, E) germination to 50 % and F) seed fall speed and the average precipitation where the species is present. *Tillandsia recurvata* is missing in panel A, B and E because its coma morphology differed from that of the other species.

#### 5.4. DISCUSSION.

The seeds of the 12 species of *Tillandsia* included in this study shared many typical traits the anemochory syndrome [22,24]; nevertheless, our results suggest that there are more fine-tuned differences in anatomy, area, mass and germination rates, which are arguably driven by local selective environmental pressures. In agreement with our first hypothesis, the length of the coma tended to increase in the species from the drier environments (mangrove and sand dune scrub), compared to the species from the wetter semi-evergreen forest (Fig. 5.7A). The two extreme cases are *Tillandsia yucatanana* with the longest coma and

*Tillandsia variabilis* with the shortest coma (Table 5.2). These two species differ from others because their distribution areas are relatively confined to the drier north and wetter south, respectively, while other species may show a wider distribution (Table 5.1).

An increase in coma length will increase the ability to disperse by increasing the total area of the seed and increasing drag or lift force under similar wind currents [19]. The falling speed of *Tillandsia* seeds suggests there are aerodynamic differences, seeds with shorter plumose coma as *T. schiedeana* tend to drop slower, while seeds with longer comas such as *T. yucatanana* tend to drop faster. *Tillandsia recurvata* exhibits a structurally different plumose coma and has a slower fall compared to other *Tillandsia* species (Fig. 5.2). Compared to other species, epiphytic bromeliads exhibited a slower drop, ( $0.23 - 0.27 \text{ m s}^{-1}$ ) except *T. schiedeana* which exhibited a relatively fast speed of  $0.60 \text{ m s}^{-1}$ , for example, orchid seeds exhibit a slower drop of  $0.29 \text{ m s}^{-1}$ , similar value the speed of fall of seed from *Taraxacum japonicum* (anemochorous plant) which is  $0.30 \text{ m s}^{-1}$  [21]. The drier sand dune scrub and dry forest represent fragmented environments, where suitable trees for epiphyte colonization may be further apart and also where arriving at the right canopy stratum may be important to ensure a suitable microenvironment for establishment, compared to the more benign wetter semi-evergreen forest, where epiphytes occupy most of the canopy strata and suitable trees may be closer together [7]. The presence of winged structures, such as plumose coma, facilitate dispersal of seed enabling arrive inhospitable microenvironments, where a longer coma may represent an important advantage in these dry, fragmented habitats [10,25].

Additionally, the coma of the epiphytic bromeliads has been described to have an important role in absorbing water and conducting it to the seed [51]. Our observations support this previous report, and the observed presence of dead cells on the surface of the seed coat may also increase capillarity and channel the water to the seed (Fig. 5.4J). In this respect, having a longer coma in the drier sites, as we observed, may also increase the area of water catchment and delay coma desiccation after the wetting event.

Our data did not fully support our second hypothesis. Contrary to our expectations, seed mass showed a negative relationship with precipitation (Fig. 5.7B) while the endosperm area showed a positive relationship with precipitation (Fig. 5.7D). A large seed mass has been shown to increase seedling survival under a variety of stressful situations,

such as drought, shade and nutrient limitation [27,32,33,52]. Reserves may not only be used during germination, but also during early seedling establishment when the net carbon budget is still negative [40,50]. We expected then to see water availability as the selective factor, increasing seed mass as water became scarcer. An explanation for the contrasting observation could be that this larger size represents a basal trait in the lineage, while the selective pressure of drought has reduced seed size in the drier extreme by reducing the endosperm, which results in more vigorous germination. There was a negative relationship between seed mass and percent of the area of seed cross-section covered by the embryo (Fig. 5.3). Hence as seeds get lighter, the endosperm was reduced, while the embryo was not. The embryo was indeed larger with respect to the endosperm at the drier extreme of the gradient (Fig. 5.7C, 5.7D). In the genus *Vriesea*, the embryo occupies from 27 to 33% of total seed size, which measured 4.4 mm in average length [10,25]. The wetter and drier sites of the Yucatan peninsula differ primarily in the distribution of precipitation over the year, with the drier sites having a much shorter wet season and a more extreme dry season from October to May with less than 150 mm of rain, while at the wetter extreme the wet season can be up to 2 months longer and the dry season may have twice as much precipitation. The species at the dry sites may benefit from a more rapid germination and establishment, conferred by the larger embryo and reduced endosperm [46].

We also observed the previously described relationship between larger embryos and a more rapid germination (Fig. 5.7E), as well as higher total germination in species from the dry end of the gradient (Figs. 5.5, 5.7F), which has been previously interpreted as a consequence of reduced dormancy [46]. Dormancy has not been reported in *Tillandsia*, with seeds showing rapid germination, reaching 90% germination rates under controlled conditions in an interval of 5 – 15 days after watering [2,8,29,45], unless they were severely stressed [2]. In general, epiphyte seeds have been reported not to form long-term seed banks, dispersing at the end of the unfavorable season (reviewed in Mondragón et al. [28]). Although not likely, we cannot rule out that dormancy exists without further tests, i.e. of the viability of seeds that did not germinate.

Alternatively, larger seeds in the wetter sites may benefit from having reserves that may increase seedling growth rates under shaded conditions. Mazer also observed that in gradient of temperate environments from sand dune to forests, the 648 angiosperm species

had higher seed mass in environments with closed canopies, than in environments with open canopies, with water availability having a secondary importance [27]. Along the environmental gradient of our study, the increasing precipitation results in taller trees that maintain leaf cover for longer decreasing light availability, thus resulting in a negative relationship between precipitation and light [7]. Even when studies on adults have shown that some of the *Tillandsia* species of the Yucatan peninsula are shade-tolerant [18], size increase during the favorable wet period may be more relevant for seedling survival than it is for adults that have accumulated more water storage tissue to survive the dry season. Thus, higher seed mass at the wetter sites may enable sufficient growth with the use of the endosperm reserves to supplement energy requirements under lower photosynthetic rates in shaded conditions [32,33], which could be found in the lower canopy of the semi-evergreen forest.

The differences in seed mass among the species were small enough that seed length was not significantly different among species (Table 5.2). Seed length may be restricted in the different species by the aerodynamics of effective anemochorous dispersion [19].

The seeds of six species had the same nutritional reserves, mostly composed of starch in the endosperm (Figs. 5.4D, 5.4E), but with presence of proteins, others polysaccharides (Fig. 5.4G) and lipids (Figs. 5.4I, 5.4J; Table 5.3). It would be interesting to test whether these reserves differed in quantity among the species, as lipids provide twice the energy for the same weight, and a higher proportion of them would reduce total seed weight [14]. As previously described for other *Tillandsia* species [5,9], we invariably found calcium oxalate crystals (Fig. 5.4F; Table 5.3). The function of these crystals is not fully understood, but their presence has been related to protection against herbivory, calcium storage, ion balance (osmotic adjustment in seeds) and light reflection (reviewed in Franceschi y Nakata [17]). The presence of the endosperm indicate albuminous seeds (starch storage capacity), and is a characteristic of monocots. This has been observed in seeds of subfamily *Tillandsioideae*, as the genera *Tillandsia* and *Vriesea* [25].

The traits shown by *T. recurvata* seeds differed consistently from the other eleven included in the study. The coma appendage of *Tillandsia* has been illustrated in most of the previous studies [5,24] as a set of hairs that form an umbrella when in contact with the wind; this was the same structure found in five of the species in our study, but in *T. recurvata* we

found that two umbrellas are present, one in the proximal and one in the distal part of the coma (Fig. 1). *Tillandsia usneoides* and *T. geminiflora* have also been exhibit the same structure of two umbrellas [25], both *T. usneoides* and *T. recurvata* belong to the same subgenus *Diaphoranthema*, that differs from the other species in our study, while *T. germiniflora* belongs to the subgenus *Anoplophytum*, that has shown to be confounded with *Diaphoranthema* in taxonomic studies using molecular markers [3]. This trait may also be useful to discern between subgenus [25]. This different conformation should have aerodynamic consequences, in our test we found the species to have the fastest falling times, so we hypothesize that it confers higher dispersal ability to this species. A high dispersal ability may be crucial for a species like *T. recurvata* that inhabits desertic environments where trees may be very far apart.

Besides the difference in the plumose coma, *T. recurvata* was found to completely lack an endosperm. This had been observed in a previous study [29] but has not been discussed with respect to its ecological implications. Magalhães y Mariath [25] conducted a study of *Tillandsia* and *Vriesea* species, where in *Vriesea* species the space occupied by the embryo consists of the 23 to 30%, while the embryo *Tillandsia* species occupies 65 to 100%, where *T. recurvata* apparently is the only species that has the larger embryo. As previously discussed, seeds with a well-developed embryo and reduced endosperm will have higher germination rates, and more vigorous seedlings [46,49]. The higher germination rates conferred by the lack of endosperm may also be crucial in the desert environment where the few precipitation events should be enough to allow this species to establish.

We conclude that seed traits of *Tillandsia* species are related to environmental cues. The length of the coma varied inversely with the precipitation gradient, conferring higher dispersal ability and better hydration to the seeds from the dryer sites, compared to species present in more wet environments. The endosperm area increased with precipitation conferring species from the more mesic and shaded environments higher nutritional reserves that may be used for seedling growth when photosynthesis is limited. Germination was higher and more rapid in species from the drier habitats, increasing the speed of establishment in habitats with a shorter favorable season for growth. *Tillandsia recurvata* showed more extreme adaptations than the other eleven species, with a modified coma structure and a complete lack of endosperm, which may relate to its high success in extreme

desert environments. Nevertheless, seed length exhibit slight differences between species, suggesting that this trait may be more limited by aerodynamic constrains than the other traits. A study using a higher number of species would allow a better characterization of the extent of variation of the seeds of *Tillandsia* and the relationship that the traits have with different environmental conditions.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Maria Goreti Campos, Alejandro Martínez Mena and Silvia Espinosa Matías for technical help processing, observing and photographing seeds at the microscopes at both CICY and UNAM; Ricardo Wong and Mónica Karina Pérez Pacheco for their technical support while processing seeds for anatomical and histochemical analysis; as well as Celene Espadas Manrique who performed a spatial analysis on herbarium records at CICY to obtain precipitation values for the species habitat. Celene Espadas Manrique, Manuela Tamayo, Harry A. Moreno Torres for your help in field. Funding was received from Fondo Sectorial SEP–CONACYT 221490, N. Chilpa-Galván received a PhD scholarship from CONACYT (224268) and a travelling grant from CICY to visit UNAM.

## 5.5. REFERENCES

1. Askew AP, Corker D, Hodkinson DJ, Thompson K (1997) A new apparatus to measure the rate of fall of seeds. *Funct Ecol* 11: 121–125.
2. Bader MY, Menke G, Zotz G (2009) A pronounced drought tolerance characterizes the early life stages of the epiphytic bromeliad *Tillandsia flexuosa*. *Funct Ecol* 23: 472–479.
3. Barfuss MHJ, Samuel R, Till W, Stuessy TF (2005) Phylogenetic relationships in subfamily *Tillandsioideae* (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *Am. J. Bot.* 92: 337–351.
4. Benzing DH. *Vascular epiphytes*. 1st ed. New York: Cambridge University Press; 1990.
5. Benzing DH. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. 1st ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2000.
6. Bernal R, Valverde T, Hernández-Rosas L (2005) Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi–desert environment in Central Mexico.

- Can J Bot 83: 1238–1247.
7. Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Chilpa-Galván N, Tamayo-Chim M, Orellana R, Reyes-García C (2013) Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Trop Conserv Sci* 6: 283–302.
  8. Cascante-Marín A, von Meijenfheldt N, de Leeuw HMH, Wolf JHD, Oostermeijer JGB, den Nijs JCM (2009) Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *J Trop Ecol* 25: 63–73.
  9. Cecchi-Fiordi A, Palandri MR, Turicchia S, Tani G, Di Falco P (2001) Characterization of the seed reserves in *Tillandsia* (Bromeliaceae) and ultrastructural aspects of their use at germination. *Caryologia* 54: 1–16.
  10. Corredor Prado JP, Schmidt EC, Steinmacher DA, Guerra MP, Bouzon ZL, Dal-Vesco LL, Pescador R (2014) Seed morphology of *Vriesea friburgensis* var. *paludosa* L.B. Sm. (Bromeliaceae). *Hoehnea* 41: 553–562.
  11. Dalling JW. Ecología de semillas. In: Guariguata MR, Catan GH, editors. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica; 2002. pp. 345–375.
  12. Davidse G, Sánchez MS, Chater AO. *Flora mesoamericana: Alismataceae a Cyperaceae*. UNAM, Missouri Botanical Garden and The Natural History Museum (London); 1994.
  13. Daws MI, Garwood NC, Pritchard HW (2005) Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panama: some ecological implications. *Funct Ecol* 19: 874–885.
  14. Fenner M, Thompson K. *The ecology of seeds*. 1st ed. University of Southampton, Southampton, UK University of Sheffield, Sheffield, UK; 2005.
  15. Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006) Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol* 171: 501–523.
  16. Foster S (1986) On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot Rev* 52: 260–299.
  17. Franceschi VR, Nakata PA (2005) Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annu Rev Plant Biol* 56: 41–71.
  18. Graham EA, Andrade JL (2004) Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Am J Bot* 99: 699–706.
  19. Greene D, Quesada M (2005) Seed size and aerodynamic constraints within the Bombacaceae. *Am J Bot* 9: 998–1005.
  20. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965–1978.



21. Kiyohara S, Fukunaga H, Sawa S (2012) Characteristics of the falling speed of Japanese orchid seeds. *International J Biol* 4: 10–12.
22. Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M ed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, CABI Publishing; 2000. pp. 31–57.
23. López-Curto ML, Márquez-Guzmán J, Murguía-Sánchez G. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Libro de Laboratorio 1st ed. Coordinación en Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM, México; 2005.
24. Madison M (1977) Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1–13.
25. Magalhães R, Mariath JEA (2012) Seed morphoanatomy and its systematic relevance to *Tillandsioideae* (Bromeliaceae). *Plant Syst Evol* 298: 1881–1895.
26. Martin AC (1946) The comparative internal morphology of seeds. *Am Midl Nat* 36: 513–660.
27. Mazer SJ (1989) Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecol Monograph* 59: 153–175.
28. Mondragón D, Valverde T, Hernández-Apolinar M (2015) Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Trop Ecol* 56: 1–39.
29. Montes-Recinas S, Márquez-Guzmán J, Orozco-Segovia A (2012) Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. *Plant Ecol* 213: 1069–1079.
30. Mudrak EL, Schafer JL, Fuentes-Ramirez A, Holzapfel C, Moloney KA (2014) Predictive modeling of spatial patterns of soil nutrients related to fertility islands. *Landsc Ecol* 29: 491–505.
31. Orellana R, Espadas C, Conde C, Gay C. Atlas: Escenarios de cambio climático en la península de Yucatán. 1st ed. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México; 2009.
32. Paz H, Martínez-Ramos M (2003) Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84: 439–450.
33. Peco B, Rico L, Azcárate FM (2009) Seed size and response to rainfall patterns in annual grasslands: 16 years of permanent plot data. *J Veg Sci* 20: 8–16.
34. Pittendrigh CS (1948) The bromeliad–*Anopheles*–malaria complex in Trinidad. I–The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58–89.
35. Poorter L, Rose SA (2005) Light–dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta–analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378–387.

36. Quero JL, Villar R, Marañón T, Zamora R, Poorter L (2007) Seed–mass effects in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. *Am J Bot* 94: 1795–1803.
37. Ramírez I, Carnevali G, Chi F. Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la península de Yucatán. 1st ed. Centro de Investigación Científica, A.C., Mérida; 2004.
38. Reyes-García C, Mejia-Chang M, Griffiths H (2012) High but not dry: diverse epiphytic bromeliads adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytol* 193: 745–754.
39. Sathish S., Sundareswaran, S. and Ganesan, N. 2011. Influence of seed priming on physiological performance of fresh and aged seeds of maize hybrid [coh(m) 5] and it's parental lines. *J Agric Biol Sci* 6: 1990–6145.
40. Saverimuttu T, Westoby M (1996) Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *J Ecol* 84: 681–689.
41. Scatena VL, Segecin S, Coan AI (2006) Seed Morphology and Post–Seminal Development of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from the “Campos Gerais”, Paraná, Southern Brazil. *Braz Arch Biol Techn* 49: 945–951.
42. Schlesinger WH, Raikes JA, Hartley AE, Cross AF (1996) On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364–374.
43. Sosa-Luría D, Chávez-Servia JL, Mondragón-Chaparro D, Estrada-Gómez JA, Ramírez-Vallejo P (2012) Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Rev Fitotec Mex* 35: 37–42.
44. Stebbins GL. Flowering plants. Evolution above the species level. 1st ed. Cambridge, UK: The Belknap Press of Harvard University Press; 1974.
45. Valencia-Díaz S, Flores-Palacios A, Rodríguez-López V, Ventura-Zapata E, Jiménez-Aparicio A (2010) Effect of host bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *J Trop Ecol* 26: 571–581.
46. Vandeloos F. Seed germination ecology of temperate woodland herbs. PhD Thesis, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, Belgium. 2009. Available: <http://hdl.handle.net/1979/2663>
47. Vandeloos F, Janssens SB, Probert RJ (2012) Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytol* 195: 479–487.
48. Verdú M (2006) Tempo, mode and phylogenetic associations of relative embryo size evolution in angiosperms. *J Evol Biol* 19: 625–634.
49. Vivrette NJ. Distribution and ecological significance of seed–embryo types in Mediterranean climates in California, Chile, and Australia. In: Arroyo MTK, Zedler PH, Fox MD, editors. *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile*,

- California, and Australia. Springer–Verlag New York, USA; 1995. pp. 274–288.
50. Walters MB, Reich PB (1999) Low–light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad–leaved evergreen species differ? *New Phytol* 143: 143–154.
  51. Wester S, Zotz G (2011) Seed comas of bromeliads promote germination and early seedling growth by wick–like water uptake. *J Trop Ecol* 27: 115–119.
  52. Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst* 33: 125–59.
  53. Zotz G, Andrade JL (1998). Water relations of two co–occurring epiphytic bromeliads. *J Plant Physiol* 152: 545–554.
  54. Zotz G, Hietz P, Schmidt G (2001) Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. *J Exp Bot* 52: 2051–2056.
  55. Zotz G (2013) The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Bot J Linn Soc* 171: 453–481.



## CAPÍTULO VI

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

En el presente trabajo se estudiaron los factores que influyen en la distribución y establecimiento de especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) en las selvas tropicales estacionales (selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia) en la península de Yucatán, los cuales se dividieron en factores *extrínsecos* como el microambiente, la especie del hospedero y la herbivoría; e *intrínsecos* como las características morfo–anatómicas de las semillas, las tasas de germinación y crecimiento, y la resistencia al estrés de especies de *Tillandsia*. En este capítulo se pretende dar una visión integradora de los resultados obtenidos y analizarlos mediante subtópicos.

#### 6.1. DISTRIBUCIÓN ASIMÉTRICA DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

Las epífitas se distribuyen en diversos tipos de vegetación y su presencia está relacionada con la diversidad en sus formas de vida, su componente filogenético, las limitaciones en su dispersión, el microambiente, las interacciones intra– e interespecíficas y los requerimientos fisiológicos que cada especie necesita (Givnish *et al.*, 2007; García-Suárez *et al.*, 2003; Benzing, 1990; Johansson, 1974).

Los ejemplares adultos de epífitas son más fáciles de estudiar en condiciones naturales, pero el diminuto tamaño de las semillas (Cuadro 5.2) y de las plántulas (Fig. 4.5), en este caso de especies de *Tillandsia*, hace difícil la observación de éstas en los estratos altos del dosel. En la selva baja caducifolia se observó que las bromeliáceas epífitas adultas, presentaron una distribución asimétrica que está relacionada con la distancia al cenote. En los cuadrantes establecidos se presentó una mayor abundancia de bromeliáceas epífitas adultas en un radio de 300 m de distancia con respecto al cenote y posterior a esta distancia se presentó una abrupta disminución en la abundancia hasta ser nula la presencia de epífitas (Fig. 2.2a). Esto se relaciona con la profundidad del manto freático, el cual llega dos metros de profundidad cerca del cenote, mientras que en las áreas lejanas al cenote alcanza una profundidad de 10 m (Valdez-Hernández *et al.* 2010). Esa

diferencia en la profundidad favorece al desarrollo de algunas especies arbóreas que circundan el cenote, las cuales tienen una mayor disponibilidad de agua, por lo que en la temporada de sequía conservan por más tiempo sus hojas (Valdez-Hernández *et al.*, 2010), lo que modifica el microambiente de las epífitas incrementando la humedad y la sombra.

Para investigar cuáles factores influyen sobre esta distribución asimétrica, se plantearon varios experimentos relacionados con el establecimiento de las especies de *Tillandsia*. Los resultados de los experimentos de germinación en condiciones semi-controladas como en condiciones naturales, mostraron que especies arbóreas no hospederas (*Trichilia glabra* y *Lysiloma latisiliquum*) presentaron altos porcentajes de germinación de las especies de *Tillandsia* (Figs. 3.5, 4.4, 4.8a). Contrario a lo esperado, *Tillandsia yucatanana* fue la primera especie en germinar en condiciones semi-controladas y en condiciones naturales, en comparación con lo esperado para las semillas de *Tillandsia brachycaulos* (Figs. 3.5, 4.4, 4.8a; 5.5). Estos experimentos mostraron que ambas especies tienen diferentes estrategias en la germinación. *Tillandsia yucatanana* es “optimista” y aprovecha la primera precipitación pluvial, mientras que *T. brachycaulos* es “pesimista” y al parecer retrasa la germinación hasta que el régimen de precipitación sea constante (Reyes-García y Griffiths, 2009). La estrategia pesimista también fue observada en *Tillandsia juncea*, *Tillandsia polystachia* y *Tillandsia schiedeana* (Fig. 5.4) que son especies que habitan en sitios con una mayor precipitación en la península. Las diferentes estrategias que presentan las especies de *Tillandsia* juegan un papel muy importante en la supervivencia de las plántulas, ya que como se apreció en el experimento *in situ*, *T. brachycaulos* fue más exitosa (*T. brachycaulos* fue más exitosa (teniendo mayor tasa de germinación y supervivencia) en comparación con *T. yucatanana* (Figs. 3.5, 4.8a). En ésta última, se observaron varias semillas germinadas y plántulas secas, debido a su pronta germinación ante el primer evento de lluvia (inicio de la temporada de lluvias, junio de 2014), siendo este seguido por varios días más de sequía que afectaron la supervivencia de las plántulas recién germinadas.

En condiciones semi-controladas con riego constante, se pudo apreciar que bajo menor HR y mayor FFF, *T. brachycaulos* no presentó germinación mientras que *T. yucatanana* presentó germinación en la corteza de cinco especies arbóreas (Fig. 4.4b). Las condiciones de alta HR y menor FFF fueron más favorables para la germinación, el crecimiento y

supervivencia de ambas especies de *Tillandsia* (Figs. 4.4 – 4.7), en este experimento se observó que el ambiente con alta HR permitió que el agua de riego no se evaporará tan rápido como en el ambiente con baja HR.

*Tillandsia brachycaulos* es la especie más abundante en diversos tipos de vegetación en la península de Yucatán, y ese éxito probablemente se deba a una estrategia “pesimista” ante los eventos de lluvia durante la germinación. La disposición de sus hojas en roseta forman, en la etapa adulta, un pequeño contenedor de agua (lluvia o rocío matinal) y minimizan la transpiración por reducir el área expuesta, así como la succulencia de sus hojas les permite mantenerse hidratadas por más tiempo durante la sequía (Andrade, 2003). Además, presenta una mayor elongación y producción foliar a intensidades de radiación intermedia (Cervantes *et al.*, 2005) y cuenta con defensas antioxidantes que reducen el daño fotooxidativo ante alta radiación en la temporada de sequía (González-Salvatierra *et al.*, 2010). El gremio epífita obtiene sus nutrimentos del ambiente, por medio de sus hojas (Benzing, 1990), y la mayoría de las bromeliáceas epífitas que crecen en hábitats secos (y todas las encontradas en la selva baja caducifolia), presentan la ruta fotosintética CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, por sus siglas en inglés). Este metabolismo reduce la pérdida de agua durante el día, ya que abren sus estomas por la noche, cuando la HR es mayor y menor temperatura (Lüttge, 2010; Benzing, 1990). Por lo que una alta humedad relativa nocturna en los alrededores del cenote favorece a una mayor abundancia de bromeliáceas epífitas. Esto aún cuando la distancia al cenote no favorezca la germinación de éstas (se discute en el punto 6.3).

Sería importante realizar experimentos de supervivencia durante la sequía, para poder dilucidar la importancia de los cambios microambientales entre los sitios cercanos y lejanos al cenote sobre las poblaciones. También falta cuantificar la importancia de la capacidad de dispersión sobre la distribución asimétrica.

## **6.2. ATRIBUTOS DE LAS SEMILLAS DE ESPECIES DE TILLANDSIA**

Las semillas de epífitas han sido poco estudiadas, siendo el reporte de Madison (1977) el que describe las semillas de las epífitas con dispersión anemócora y es el más citado. En el presente trabajo se pudieron observar diferencias muy sutiles entre las semillas de

especies de *Tillandsia*, y encontramos que *T. recurvata* difiere en diversos atributos con respecto a otras especies de *Tillandsia*, desde el tamaño de la semilla (Cuadro 5.2), en la morfología de la coma plumosa (Fig. 5.1), anatómicamente (Cuadro 5.3; Fig. 5.3C) y con un bajo (semillas colectadas en 2015) o nulo (semillas colectadas entre 2012 – 2014) porcentaje de germinación (Fig. 5.4), pese a utilizar diferentes condiciones controladas (nivel de agua en riego, humedad, luz y temperatura). Anatómicamente, ésta fue la única especie de *Tillandsia* que no presentó un endospermo diferenciado, además el embrión que ocupa el 100 % de espacio dentro de la semilla, contiene las reservas nutricionales para que se desarrolle la plántula. Estas características son similares a las de especies que habitan en sitios secos, y que presentan una rápida germinación y establecimiento al tener un embrión más grande (Vandelook, 2009).

De acuerdo a la hipótesis se encontró en que las especies de sitios secos presentaron comas plumosas largas, como es el caso de *T. yucatanana* (Cuadro 5.2; Fig. 5.1F), y por el contrario especies delimitadas a sitios con una precipitación mayor, como *T. variabilis*, presentaron una coma plumosa de menor longitud (Cuadro 5.1, 5.2). Los sitios más secos se caracterizan porque los árboles se encuentran más lejos entre sí (observación personal), siendo hábitats que presentan fragmentación en comparación con los hábitats húmedos donde los árboles se encuentran más cerca entre sí (Cach-Pérez *et al.*, 2013), por ello las semillas de especies de *Tillandsia* que habitan en sitios secos pueden requerir de un aparato dispersor de mayor longitud para obtener un mayor desplazamiento y alcanzar el sustrato donde establecerse.

Durante los experimentos *in situ* realizados en la selva baja caducifolia, se observó que las semillas de *T. yucatanana* debido a la mayor longitud de la coma plumosa permanecían adheridas a la inflorescencia donde incluso germinaban y crecían las plántulas. Debido al nuevo peso adquirido por la nueva progenie (planta madre y plántulas) caen al suelo, donde las condiciones del sotobosque no son las favorables para su supervivencia y perecen en pocas semanas, reflejándose en la reducción de las poblaciones de esta especie. Sin embargo, *T. yucatanana* es muy abundante en matorral de dunas costeras y manglar chaparro (*Rhizophora mangle* L. o *Avicennia germinans* (L.) L.), que son ambientes más expuestos a la luz y con mayores corrientes de viento que puedan impulsar la dispersión de semillas con comas más largas. También se observó que *T.*



*brachycaulos* presenta una longitud de la coma plumosa favorable para su adherencia a la corteza de los árboles (observación personal en experimentos: jardín vertical e *in situ*), lo que posiblemente sea un factor que contribuya a su abundancia en los diversos tipos de vegetación en la península (Cuadro 5.2, Cap. V). La coma plumosa de las semillas de epífitas también contribuye en conducir el agua hacia la semilla para llevar a cabo la germinación (Wester y Zotz, 2011), y al menos para *T. yucatanana* una coma plumosa de mayor longitud favorece en mantener por más tiempo el agua en comparación con la coma de *T. brachycaulos* (observaciones en experimento de jardín vertical, Cap. IV).

### 6.3. IMPORTANCIA DEL MICROAMBIENTE SOBRE LAS EPÍFITAS

Uno de los factores que determina la distribución local de las epífitas es el microambiente, viéndose reflejado en la estratificación vertical, donde cada especie estará concentrada en mayor o menor abundancia de acuerdo a los requerimientos fisiológicos de luz, temperatura y humedad (Wagner *et al.*, 2015; Krömer *et al.*, 2007; Johansson, 1974). En la porción de selva baja caducifolia estudiada, se aprecia la presencia de las bromeliáceas epífitas en todo el estrato vertical, pero cada estrato difiere en abundancia y número de especies. Por ejemplo, *T. brachycaulos* es la especie más abundante y a pesar de situarse desde la parte baja del tronco (casi a nivel de sotobosque) hasta las partes superiores del dosel, la mayor concentración de individuos se da en el estrato medio que corresponde a la parte del tronco cercana al dosel (zona IIb con el 33 %) e inicio de la copa del dosel (zona III con el 25 %). Se encontró que *Tillandsia schiedeana* Steud. preferencialmente habita en la parte baja del tronco (zona I – IIb) en las especies arbóreas hospederas, mientras que ejemplares adultos de *Tillandsia recurvata* (L.) L. habitan desde la parte cercana al dosel (zona IIb – V) en las especies arbóreas hospederas (Cuadro 2.2).

El microambiente del dosel depende de la arquitectura de la especie arbórea; por ejemplo *Gymnopodium floribundum* Rolfe presenta una copa estrecha comparada con la amplia copa de *Phyllostylon brasiliense* Capan., la cual ofrece una amplia gama de micrositos con diversos microambientes en luz, temperatura y humedad. La variación ambiental en el estrato vertical de ambas especies hospederas, fue más evidente entre temporadas; en la temporada de lluvia en el estrato alto (4.5 m) de *G. floribundum* se

registró un 66 % de luz (con respecto a lo que recibe arriba del dosel) mientras que *P. brasiliense* se registró un 27 %. En contraste, en la temporada de sequía, en ese mismo estrato se registró un 78 % de luz en *G. floribundum* mientras que el estrato alto de *P. brasiliense* se registró un 47 % de luz con respecto al dosel (Cuadro 2.3). La alta radiación en el estrato alto genera un ambiente desecante para las bromeliáceas epífitas, y en algunos estudios se ha observado que las bromeliáceas tipo tanque se encuentran en mayor abundancia en ese estrato que las tipo atmosféricas (Reyes-García *et al.*, 2012; Johansson, 1974). *Tillandsia elongata* var. *subimbricata* (Baker) L.B.Sm. es de tipo tanque, que se concentra en las partes externas y expuestas del dosel, donde puede acceder a la precipitación y a la formación del rocío matinal, acumulando agua en su tanque y esto posiblemente, le permita persistir en las selvas tropicales secas (Graham y Andrade, 2004).

Durante el análisis de datos, se observó que por lo menos siete especies arbóreas presentaron el inicio de la copa del dosel a una altura más baja en los árboles cercanos al cenote, comparado con individuos de las mismas especies localizados lejos del cenote (Fig. 2.3). Esta característica de las especies arbóreas está influenciada por su distribución a la cercanía del cenote y puede generar un microambiente favorable para las bromeliáceas epífitas, ya que la humedad relativa nocturna cerca del cenote es más alta respecto a la registrada en el área lejana al cenote (Fig. 2.4), independiente a la humedad relativa que propicia el árbol. Esa condición generada por el cenote se registró durante el principio de la sequía (Cuadro 2.3; Fig. 2.7) y es favorable para las bromeliáceas epífitas que exhiben la fotosíntesis CAM. La caída retardada de las hojas de los árboles cercanos al cenote también genera condiciones microambientales más favorables para las epífitas. Por lo que los cambios arquitectónicos y fenológicos de los árboles influenciados por la cercanía al cenote (Valdez-Hernández *et al.*, 2010) propician un microambiente más húmedo a las bromeliáceas epífitas durante los meses de sequía.

Aunque las condiciones microambientales presentes en los árboles cercanos al cenote durante la temporada de sequía sean menos estresantes que en el resto del sitio de estudio, se ha observado un 71 % de mortalidad en plántulas de *Tillandsia brachycaulos* (Mondragón *et al.*, 1999), esto puede deberse a que la roseta de las plántulas de *Tillandsia*, no presentan un reservorio de agua diferenciado como el reservorio que se aprecia en la roseta de los ejemplares adultos, menor succulencia, más área expuesta a la transpiración

por unidad de volumen y a que el ajuste fisiológico sea menos eficiente para contrarrestar la alta demanda evaporativa del ambiente (Graham y Andrade, 2004; Schmidt y Zotz, 2002; Zotz *et al.*, 2001).

Contrario a lo esperado, en el experimento *in situ* para evaluar la germinación, la humedad relativa nocturna bajo el dosel (sensor colocado a 2 m de altura) no mostró diferencias entre las especies arbóreas ubicadas lejos y cerca del cenote (Cuadro 3.1, 4.1). En concordancia con este resultado la germinación de las especies de *Tillandsia* no se vió favorecida por la cercanía al cenote. Esto nos indica que existen diferentes factores que ejercen una presión de selección sobre las diferentes etapas de la vida de la epífita en las diferentes temporadas del año.

#### **6.4. ¿ES IMPORTANTE LA ESPECIE DEL ÁRBOL HOSPEDERO PARA LAS EPÍFITAS?**

Aún cuando las condiciones microambientales respecto a la cercanía al cenote ya discutidas en el punto 6.3 favorecen la abundancia de las bromeliáceas epífitas, resulta importante también la especie del hospedero. La poca evidencia de la preferencia de las epífitas hacia determinadas especies arbóreas (Zotz y Schultz, 2008; Laube y Zotz, 2006; Mehlreter *et al.*, 2005), contribuyó a relacionar ciertos atributos de los árboles con la abundancia de epífitas, como la textura rugosa de la corteza, la elevada capacidad de retención de agua y la presencia de sustancias aleloquímicas (Wagner *et al.*, 2015; Benavides *et al.*, 2011; Reyes-García *et al.*, 2008; Laube y Zotz, 2006; García-Suárez *et al.*, 2003; Callaway *et al.*, 2002; Johansson, 1974).

En la selva baja caducifolia, y contrario a lo esperado, las bromeliáceas epífitas se distribuyen aleatoriamente en los sustratos existentes (Fig. 2.5) existiendo una relación 1:1 entre la abundancia y tamaño (diámetro del tronco) de la especie arbórea y la proporción de bromeliáceas que presenta. Este patrón se ha observado en sitios con pocas especies hospederas y que presentan algún grado de perturbación (Flores-Palacios y García-Franco 2006; Zotz y Vollrath 2003). Esto sugiere que las diferencias microambientales que propicia la cercanía al cenote son más importantes para el establecimiento de la epífita que las diferencias entre los árboles. Sin embargo, al analizar ciertos atributos de las especies

arbóreas, la abundancia de especies de bromeliáceas epífitas adultas, se relacionó positivamente con la distancia al cenote, la textura de la corteza, la altura del árbol y el diámetro del tronco (Fig. 2.6), siendo estas preferencias evidentes cuando se toma en cuenta cada especie y no todas a la vez. Se ha reportado que las cortezas rugosas de los árboles hospederos facilitan el anclaje de las semillas de epífitas (Callaway *et al.*, 2002; Castro *et al.*, 1999) e incrementa la capacidad de retención de agua (Valová y Bielešzová, 200; Levia y Herwitz, 2005), lo que favorece en el establecimiento (anclaje, germinación y crecimiento) de las epífitas vasculares (Benzing, 1990).

En condiciones semi-controladas la capacidad de retención de agua de cinco especies arbóreas, no fue concluyente con la presencia de bromeliáceas epífitas (Fig. 4.3), pero es probable que el bajo número de repeticiones por especie de árbol hayan afectado la posibilidad de conseguir un resultado significativo. Por lo anterior, un análisis más extensivo sería apropiado.

La distribución tanto vertical como horizontal es más notoria cuando se consideran ejemplares adultos de bromeliáceas epífitas (Cap. II), pero es probable que las condiciones microambientales sean diferentes para las semillas y las plántulas. Contrario a lo esperado, algunas especies no hospederas en la selva baja caducifolia presentaron un efecto positivo con la germinación y el crecimiento de plántulas de las especies de *Tillandsia*, en comparación con especies hospederas. En el experimento de jardín vertical, *Lysiloma latisiliquum* (abundante en la zona alejada al cenote) presentó un comportamiento similar al de *Gymnopodium floribundum* (hospedero) en la interacción con las semillas y plántulas de ambas especies de *Tillandsia* (Fig. 4.4 – 4.7), favoreciendo el establecimiento de las plántulas de *Tillandsia* bajo condiciones de alta HR. En condiciones naturales, *L. latisiliquum* fue un sustrato más favorable para la germinación y el establecimiento plántulas de ambas especies de *Tillandsia* (Fig. 4.8), comparado con *Phyllostylon brasiliense*. Sin embargo, este resultado fue influenciado por la alta depredación de semillas y plántulas de *Tillandsia* sobre los arboles seleccionados de *P. brasiliense* localizados cerca del cenote. Bajo condiciones semi-controladas, *Trichilia glabra* otra especie no hospedera presentó valores altos tanto en la germinación de *T. yucatanana* (Fig. 4.4), como en la tasa de crecimiento relativo de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* (Fig. 4.7). Los estudios que se han realizado trabajan con las especies hospederas y solo mencionan a las especies no hospederas debido a la ausencia

de epífitas (Chilpa-Galván *et al.* 2013; Laube y Zotz, 2006; Callaway *et al.*, 2002; Johansson, 1974), pero no se ha evaluado si la interacción epífita–hospedero es afectada desde el arribo de la semilla, o durante la germinación o en el establecimiento de la plántula. También se tiene que considerar que las especies arbóreas presentan distribuciones diferentes tanto a una escala local como a escala regional, en donde posiblemente las condiciones de un determinado tipo de vegetación sean favorables o no para que un hospedero albergue a epífitas.

Los datos generados en este trabajo nos permiten concluir que la distribución asimétrica de las bromeliáceas epífitas en la selva baja caducifolia está dada por las condiciones microambientales presentes en los árboles circundantes al cenote, debido a la cercanía al manto freático. Algunos atributos arbóreos se relacionaron positivamente con la presencia de especies de *Tillandsia*. Las especies arbóreas no hospederas pueden albergar a especies de *Tillandsia* pero la abundancia disminuye durante el establecimiento, siendo afectada la supervivencia de plántulas. Las semillas de especies de *Tillandsia* mostraron diferencias morfo–anatómicas que se vinculan con su distribución en el gradiente de precipitación que presenta la península de Yucatán. Adicionalmente, las estrategias fisiológicas que presentan las semillas de *Tillandsia* durante la germinación determinan posiblemente su abundancia en un determinado tipo de vegetación.

## **6.5. PERSPECTIVAS.**

A pesar de que el establecimiento de las epífitas ha sido estudiado desde diversas líneas de investigación, los diseños experimentales, en ocasiones son complicados de implementarse de un sistema tropical a otro. Por ello, sería importante llevar a cabo un diseño experimental que involucre diversas metodologías en varios tipos de vegetación, y compararlas entre si, para así poder determinar un diseño experimental universal para un determinado tipo de vegetación, por ejemplo un diseño específico que evalúe el establecimiento de epífitas en la selva baja caducifolia, otro en la selva mediana caducifolia y así para cada tipo de vegetación. Otro aspecto a considerar es el uso de equipos que evalúan las variables morfológicas y fisiológicas, los cuales fueron diseñados para sistemas menos complejos, donde los parámetros de seguridad del equipo se restringen a

condiciones ambientales muy diferentes a las que presentan las selvas tropicales, lo que en muchas ocasiones retrasa la toma de datos. Por ello, sería necesario que los ingenieros pueden crear instrumentos de medición con un rango más amplio en los parámetros de seguridad.

En el sitio de estudio, con la presencia de un cenote, se observaron condiciones microambientales favorables para la concentración de las epífitas, donde la humedad relativa nocturna fue mayor en esa área con respecto al área más alejada del cenote. Por ello, sería importante conocer si en otros tipos de vegetación con la presencia de un cuerpo de agua, por ejemplo los tintales o en la cercanía de otro tipos de cenotes, ocurre el mismo efecto observado en el presente estudio.

Durante los experimentos realizados en condiciones naturales, se observaron infrutescencias con perforaciones y, durante la evaluación de la germinación, se observó una continua desaparición de semillas y plántulas de *Tillandsia*, en donde además se observaron restos de testa de la semilla, lo que supone depredación. Por lo que resulta importante llevar a cabo un estudio en donde se involucre la depredación pre- y post-dispersión de semillas de *Tillandsia*, con el propósito de ampliar el conocimiento en la biología de este género y la interacción que presenta con otras especies. Se desconoce si las semillas de *Tillandsia* le sirven al depredador de alimento o si las utiliza de otra forma, esta parte de información requerirá de la colaboración con zoólogos o biólogos de comportamiento animal, aunque primero se requiere de identificar al o los depredadores.

Aunque los experimentos de germinación y la relación con la capacidad de retención de agua de la corteza de especies arbóreas no fueron concluyentes, sería de gran importancia explorar con más detalle ésta y otras propiedades de la corteza, como por ejemplo: el componente alelopático de la corteza o de los lixiviados de la escorrentía, para descartar cuales son los factores que influyen en la presencia y abundancia de epífitas en determinadas especies arbóreas. Existen solo dos trabajos que reportan la influencia de sustancias alelopáticas en la germinación de epífitas, pero es una característica que se menciona en por lo menos 10 artículos científicos, y que no ha sido completamente explorada.

En los últimos cinco años, se han explorado las características de las semillas de

epífitas, que involucran estudios anatómicos y fisiológicos por separado, incrementando el conocimiento en la germinación para este gremio. Sin embargo, durante los experimentos de germinación se observó que tanto en condiciones controladas como *in situ*, hay información que desafortunadamente no la mencionan ni en libros ni en publicaciones científicas (Cap. I, punto 3). Por ello, es necesario continuar con esta línea de investigación, en donde se pueda homogeneizar el lenguaje técnico tanto en la descripción anatómica de la semilla como en las diferentes fases de la germinación y crecimiento de las plántulas de especies epífitas.

## 6.6. BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 479 – 488.
- Beddows, P.A., Blanchon, P., Escobar, E. y Torres-Talamante, O. (2007). Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 16(83), 32 – 35.
- Benavides, A.M., Vasco, A., Duque, A.J. y Duivenvoorden, J.F. (2011). Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 27(3), 223 – 237.
- Benzing, D.H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Cach-Pérez, M.J., Andrade, J.L., Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M. Orellana, R. y Reyes-García, C. (2013). Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 6(1), 283 – 302.
- Callaway, R.M., Reinhart, K.R., Moore, G.W., Moore, D.J. y Pennings, E.C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2), 221 – 230.
- Castro-Hernández, J.C., Wolf, J.H.D., García-Franco, J.G. y González-Espinosa, M. (1999). The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47(4), 763 – 773.
- Chilpa-Galván, N. (2011). Distribución y ecofisiología de bromeliáceas epífitas en dos selvas de la península de Yucatán, México. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 91 p.
- Flores-Palacios, A. y García-Franco, J.G. (2006). The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*,

33(2), 323 – 330.

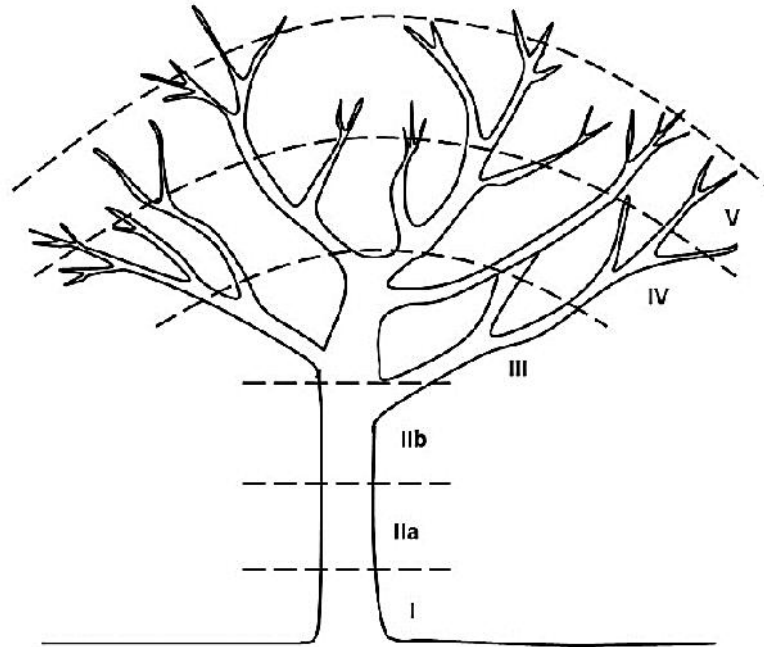
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V. y Serrano, H. (2003). Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlan Valley, Puebla, México. *Plant Ecology*, 166(2), 207 – 215.
- Givnish, T.J., Millam, K.M., Berry, P.E. y Sytsma, K.J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. *Aliso*, 23(1), 3 – 26.
- González-Salvatierra, C., Andrade, J.L., Escalante-Erosa, F., García-Sosa, K., Peña-Rodríguez, L.M. (2010). Antioxidant content in two CAM bromeliad species as a response to seasonal light changes in a tropical dry deciduous forest. *Journal of Plant Physiology*, 167(10), 792 – 799.
- Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 99(5), 699 – 706.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59(1), 1 – 136.
- Krömer, T., Kessler, M., Gradstein, S.R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189(2), 261 – 278.
- Laube, S. y Zotz, G. (2006). Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany*, 97(6), 1103 – 1114.
- Levia, D.F. y Herwitz, S.R. (2005). Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena*, 64(1), 117 – 137.
- Lüttge, U. (2010). Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB Plants*, plq005, doi:10.1093/aobpla/plq005.
- Madison, M. (1977). Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2(1), 1 – 13.
- Mehlreter, K., Flores-Palacios, A., García-Franco, J.G. (2005). Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6), 651 – 660.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I. y Olmsted, I. (1999). Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán. *Selbyana*, 20(2), 250 – 255.
- Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincón, E. y Huante, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2), 168 – 175.



- 
- Reyes-García, C., Mejía-Chang, M. y Griffiths, H. (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*, 193 (3), 745 – 754.
- Schmidt, G. y Zotz, G. (2002). Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: a demographic approach. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 527 – 534.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J.L., Jackson, P.C., Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329(1 – 2), 155 – 171.
- Valová, M. y Bielešová, S. (2008). Interspecific variations of bark's water storage capacity of chosen types of trees and the dependance on occurrence of epiphytic mosses. *GeoScience Engineering*, 54(4), 45 – 51.
- Vandelook, F. (2009). Seed germination ecology of temperate woodland herbs. PhD Thesis, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, Belgium.
- Vandelook F. Seed germination ecology of temperate woodland herbs. PhD Thesis, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, Belgium. 2009. Available: <http://hdl.handle.net/1979/2663>
- Wagner, K., Mendieta-Leiva, G. y Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB PLANTS*, doi: 10.1093/aobpla/plu092, 1 – 25.
- Wester, S. y Zotz, G. (2011). Seed comas of bromeliads promote germination and early seedling growth by wick-like water uptake. *Journal of Tropical Ecology*, 27(1), 115 – 119.
- Zotz, G., Hietz, P. y Schmidt G. (2001). Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. *Journal of Experimental Botany*, 52(363), 2051 – 2056.
- Zotz, G. y Vollrath, B. (2003). The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*—correlations with tree size, tree age, and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology*, 19(1), 81 – 90.
- Zotz, G. y Schultz, S. (2008). The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama—species composition and spatial structure. *Plant Ecology*, 195(1), 131 – 141.



## ANEXO 1



**Supplementary figure.** Representation of location of the epiphytic bromeliad on tree: I = base of tree, IIa = lower trunk, IIb = upper trunk, III = lower canopy, IV = middle canopy, V = upper canopy.

**ANEXO 2**

Representative samples and voucher information for taxa used in this study, numbers are discontinuous because they are part of a larger study.

*Tillandsia brachycaulos*, Mexico, Yucatán, Cach-Pérez M.J., Reyes-García C., Cetzal-Ix W. 4 (CICY). *Tillandsia juncea*, Mexico, Campeche, Cach-Pérez et al. 8 (CICY).

*Tillandsia recurvata*, Mexico, Yucatán, Cach-Pérez et al. 9 (CICY). *Tillandsia schiedeana*, Mexico, Yucatán, Cach-Pérez et al. 10 (CICY). *Tillandsia yucatanana*, Mexico, Yucatán, Cach et al. 14 (CICY).