



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**BALANCE DE ENERGÍA Y RELACIONES HÍDRICAS EN
BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE LA PENÍNSULA DE
YUCATÁN**

Tesis que presenta

EDUARDO CHÁVEZ SAHAGÚN

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

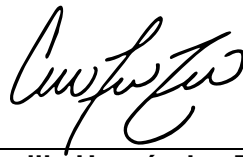
Julio de 2020

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



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Eduardo Chávez Sahagún** titulado “**Balance de energía y relaciones hídricas en bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán**” fue realizado en el laboratorio de Fisiología Ambiental de Plantas de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Servicios Ambientales de la Biodiversidad, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección del **Dr. José Luis Andrade Torres** y la **Dra. Casandra Reyes García**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

Atentamente



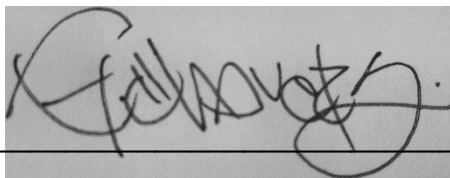
Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 02 de julio de 2020

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

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

Firma: _____

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Eduardo Chávez Sahagún', is written over a horizontal line. The signature is somewhat stylized and cursive.

Eduardo Chávez Sahagún

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, y forma parte de los proyectos titulados “Bromeliáceas epifitas como indicadores de los efectos del cambio climático sobre ecosistemas estacionalmente secos” (SEP-CONACYT no. 221490) y “Monitoreo de los efectos del cambio climático sobre matorral de duna costera, manglar y selvas estacionalmente secas utilizando a las bromeliáceas epifitas como indicadores” (INEGI-CONACYT no. 290916) en los que participé bajo la dirección de la Dra. Casandra Reyes García y el Dr. José Luis Andrade Torres.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por la beca otorgada no. 419242. También a los proyectos SEP-CONACYT no. 221490 e INEGI-CONACYT no. 290916.

A la convocatoria CICY-CIO 2016, proyecto “Desarrollo de Instrumentación Óptica para el Estudio de Balance de Energía de Bromeliaceas Epifitas en Campo y en Laboratorio”.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. en especial a la Unidad de Recursos Naturales por las instalaciones y las facilidades para el desarrollo del presente trabajo.

Al Laboratorio de Fisiología Ambiental de Plantas de la Unidad de Recursos Naturales.

Al Centro de Investigaciones en Óptica, especialmente al Laboratorio de Pruebas Ópticas no Destructivas por las instalaciones y facilidades brindadas durante las estancias de investigación realizadas.

A mis directores de tesis, los Doctores José Luis Andrade y Casandra Reyes. Muchas gracias por darme la oportunidad, por las enseñanzas, la dirección y la guía. Pero sobre todo por la paciencia y la confianza.

A mi comité tutorial, los Doctores Gerhard Zotz y Luis David Patiño, gracias por su acompañamiento y sus valiosas aportaciones a lo largo de todo este proceso.

A los Doctores Manuel Cach, Rodrigo Duno y David Moreno, por sus enriquecedoras observaciones y aportaciones al presente trabajo.

A los miembros de mi comité predoctoral, los Doctores Ileana Echevarría, Jorge Santamaría, Erick de la Barrera y Eric Graham, por sus valiosas observaciones y sugerencias.

Al Doctor David Moreno (de nuevo), por aceptar una colaboración tan lejana a su área de conocimiento, y por todas las atenciones brindadas durante las estancias.

A la Dra. Celene Marisol Espadas Manrique, el Ing. Roberth Armando Us Santamaria y la M. en C. Manuela Tamayo Chim por la asistencia en el campo y el laboratorio. Hicieron posible éste trabajo.

Al Ing. Alfredo Dorantes Euán, y a Gabriel Dzib por las salidas a campo.

Al Dr. Felipe Sánchez Teyer y la M. en C. Fabiola Escalante de la Unidad de Biotecnología, por el préstamo de la cámara infrarroja Fluke T1400.

A las autoridades y Personal del INAH – Dzibilchaltún, por las facilidades y la asistencia durante la realización del experimento en campo.

Al Ing. Leonardo Gus por el préstamo de la lámpara para los experimentos de temperatura foliar y la discusión sobre su implementación.

A mis amigos del CICY, sobre todo los de la URN, y muy especialmente a la banda de los cubículos de arriba y SIG. Hicieron de este tiempo mucho más ameno.

A los estudiantes del grupo de Ecofisiología de la URN, especialmente: Nahleli Chilpa, María Cabañas, Diana Cisneros, Susana Dzib, Stephanie Peniche, Luisa Andrade, Harry Moreno, Gerardo Carrillo, Gabriela Cerón, Marypaz Medina, David Pérez, Julio Salas, Evelyn Salas, Francisco Paz, Aarón Casanova, Fanny Arguello, Anahí Pereira, Giselle Martínez, y Rosa Pérez.

A la Dra. Maria Eugenia Chávez Lomelí, por recibirme siempre en su casa, por todo su cariño y hospitalidad.

DEDICATORIA

A mis padres, gracias por tanto, les debo todo

A mi hermano Carlos

A mi Tía Loli

A Lau, con cariño, gracias por estar siempre ahí y hacer todo mejor

ÍNDICE GENERAL

LISTADO DE FIGURAS v

LISTADO DE CUADROS ix

RESUMEN.....xiii

ABSTRACT..... xv

INTRODUCCIÓN 1

CAPÍTULO I.....3

ANTECEDENTES 3

 1. El Balance de energía 3

 2. Bromeliáceas epífitas 8

 3. Fotosíntesis y estado hídrico 10

 4. El metabolismo ácido de las Crasuláceas 11

 5. Adaptaciones morfológicas y anatómicas 13

 5.1. Los tricomas foliares 15

 6. Especies bajo estudio 18

 Preguntas de investigación21

 Hipótesis.....21

 Objetivo general.....22

 Objetivos particulares.....22

 Estrategia experimental.....23

CAPÍTULO II.....25

DEW CAN PROLONG PHOTOSYNTHESIS AND WATER STATUS DURING DROUGHT
IN SOME EPIPHYTIC BROMELIADS FROM A SEASONALLY DRY TROPICAL FOREST
.....25

 1. Abstract25

 2. Introduction26

3. Materials and methods	27
3.1. Study site and plant species.....	27
3.2. Microenvironment measurements	30
3.3. Physiological data.....	30
3.4. Statistical analyses	31
4. Results	32
4.1. Environmental conditions	32
4.2. Dew deposition	32
4.3. Specific leaf area	35
4.4. Water relations.....	35
4.5. Carbon metabolism.....	36
5. Discussion	38
6. Implications for conservation	40
Acknowledgements	40
Declaration of Conflicting Interests	40
Funding	41
CAPÍTULO III.....	43
CARACTERIZACIÓN DE LA CAPA LÍMITE EN HOJAS DE BROMELIÁCEAS EPÍFITAS	43
1. Introducción	43
2. Materiales Y Métodos.....	45
2.1. Material biológico:.....	45
2.2. Velocimetría de imágenes por partículas	46
2.3. Túnel de viento y condiciones experimentales:.....	47

2.4. Caracterización del flujo de viento:.....	48
2.5 .Efecto de los tricomas en la capa límite:.....	49
2.6. Efecto del perfil de la hoja en la capa límite:.....	49
2.7. Análisis estadístico:.....	50
3. Resultados.....	51
3.1. Efecto de los tricomas foliares en la capa límite:.....	51
3.2. Circulación y capa límite en hojas con perfil cóncavo:.....	54
4. Discusión.....	56
CAPÍTULO IV.....	59
OPTICAL PROPERTIES AND ENERGY BUDGET IN LEAVES OF EPIPHYTIC BROMELIADS.....	59
1. Introduction.....	59
2. Materials and methods.....	60
2.1. Plant Material:.....	60
2.2. Light reflectance and absorbance:.....	61
2.3. Trichome effect on leaf temperature and energy balance experiment:.....	62
2.4. Leaf temperature and energy budget theory.....	63
2.5. Statistical analysis.....	64
3. Results.....	65
3.1. Light reflectance and absorbance:.....	65
3.2. Leaf temperature.....	67
3.3. Dissipated energy partitioning.....	69
3.4. Calculated leaf temperature:.....	70

ÍNDICE

4. Discussion	71
CAPÍTULO V	75
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	75
Perspectivas	77
LITERATURA CONSULTADA	79

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.1 Ciclo diario de asimilación de CO ₂ de una planta CAM hipotética bien irrigada.	12
Figura 1.3 Vista transversal de un tricoma de una bromeliácea Tillandsioideae. a) seco y b) en contacto con agua. Modificado de Pierce (2007).	17
Figura 1.4 Especies de bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán empleadas en el presente estudio. a) <i>Tillandsia brachycaulos</i> . b) <i>Tillandsia elongata</i> . c) <i>Tillandsia fasciculata</i> . d) <i>Tillandsia schiedeana</i> . e) <i>Tillandsia yucatanana</i> . Las barras blancas = 10 cm.	20
Figura 1.5 Estrategia experimental	23
Figure 2.1 The epiphytic <i>Tillandsia</i> species with contrasting morphologies and life forms selected for this study. The white bars are 10 cm. Credit: <i>Tillandsia yucatanana</i> by C. Espadas-Manrique, others by E. Chávez-Sahagún.	29
Figure 2.2 Change in average nocturnal (18:00 – 06:00) environmental conditions during the experiment. a) Relative humidity, b) Air temperature, c) Vapor pressure deficit. Solid lines represent significant linear regressions.	33
Figure 2.3 Duration of deposition as calculated for the leaves of exposed and covered plants (a), or registered by exposed and covered leaf wetness sensors adjacent to the plants. Data are means \pm SD (n = 6 – 8). Different letters indicate significant differences.	34
Figure 2.4 Time course of dew point of the air in the cover treatment and exposed control (dashed lines), and leaf temperature of <i>T. elongata</i> , <i>T. fasciculata</i> , <i>T. brachycaulos</i> and <i>T. yucatanana</i> (solid lines), in the period from 07/02 to 19/03/2016. Data are means, shaded areas indicate \pm SE.	34
Figure 2.5 Water relations at the beginning (early dry season: All plants exposed to rain and dew) and at the end (dry season: half of the plants dew deprived) of the 8-week long experiment, for leaves of <i>T. elongata</i> , <i>T. fasciculata</i> , <i>T. brachycaulos</i> and <i>T. yucatanana</i> in the exposed (open bars) and covered treatments (shaded bars), (a) RWC for exposed plants,	

(b) RWC for covered plants, (c) Leaf succulence for exposed plants, (d) Leaf succulence for covered plants. Data are means \pm SE (n = 6 – 8). Asterisks indicate significant differences between seasons for each species and treatment. RWC = relative water content.....36

Figure 2.6 Nocturnal acidification (ΔH^+) and maximum electron transport rate (ETR_{max}) at the beginning (early dry season: All plants exposed to rain and dew) and at the end (dry season: half of the plants dew deprived) of the 8-week long experiment, for leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos* and *T. yucatanana* in the exposed (open bars) and covered treatments (shaded bars). (a) ΔH^+ for exposed plants, (b) ΔH^+ for covered plants, (c) ETR_{max} for exposed plants, (d) ETR_{max} for covered plants. Data are means \pm SE (n = 6 – 8 for ΔH^+ , and n = 5 for ETR_{max}). Asterisks indicate significant differences between seasons for each species and treatment.....37

Figura 3.1 Especies de bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán y dimensiones de los segmentos de hojas empleadas en el presente estudio. a) *Tillandsia elongata*. b) *Tillandsia fasciculata*. c) *Tillandsia brachycaulos*. d) Fragmento de hoja de *T. elongata* empleada en el experimento, con el ápice orientado hacia la cámara, se puede observar el perfil cóncavo de la hoja; ésta presenta una semicircunferencia de 31.5 mm y un ancho de 14.8 mm. e) Fragmento de hoja de *T. fasciculata* empleada en el experimento, con el ápice orientado hacia la cámara; presenta una semicircunferencia de 20.5 mm y un ancho de 4.1 mm. f) fragmento de hoja de *T. brachycaulos* empleado en el experimento de 45 mm de longitud; éste fue adherido a un soporte para mantenerlo plano. Las barras blancas = 10 cm.....46

Figura 3.2 Arreglo experimental para velocimetría por imagen de partículas en un túnel de viento.....47

Figura 3.3 Orientación de las hojas con respecto al flujo de viento para los experimentos de velocimetría de imágenes por partículas. a) Imagen de un fragmento de hoja de *T. brachycaulos* adherido a un soporte en el túnel de viento, el área está iluminada por la hoja de láser. b) Vista esquemática del experimento: las flechas azules representan el flujo de viento, el círculo negro representa la lente de la cámara, el segmento de hoja de *T. brachycaulos* está posicionado longitudinalmente en la misma dirección del viento. c) Hoja de *T. fasciculata* colocada de forma perpendicular al viento con el ápice hacia la cámara,

se puede observar claramente el perfil cóncavo de la hoja. d) Vista esquemática del experimento, las flechas azules representan el flujo de viento, el círculo negro representa la lente de la cámara, el segmento de hoja de *T. fasciculata* está colocado de forma perpendicular al flujo del viento.51

Figura 3.4 Mapas de vectores y perfiles de velocidad del viento para *Tillandsia brachycaulos* con y sin tricomas al 0% y 15% de potencia del ventilador. El eje Y muestra la altura en la columna de aire en mm desde la superficie de la hoja, 0 mm es la superficie de la hoja; el espacio vacío en los mapas de vectores implica que no se detectó el movimiento de partículas en esa región. El eje x denota velocidad del viento en mm s^{-1} . a) Mapa de vectores para V1 (203 mms^{-1}), hoja con tricomas. b) Mapa de vectores para V1 (203 mms^{-1}), hoja sin tricomas. c) Mapa de vectores para V2 (371 mms^{-1}), hoja con tricomas. d) Mapa de vectores para V2 (371 mms^{-1}), hoja sin tricomas. e) Perfiles de velocidad de viento para hoja con tricomas, para las velocidades V1 y V2. f) Perfiles de velocidad de viento para hoja sin tricomas para las velocidades V1 y V2.53

Figura 3.5 Mapas de vectores y perfiles de velocidad del viento para *Tillandsia fasciculata* y *Tillandsia elongata* al 0% y 15% de potencia del ventilador. El eje Y muestra la altura en la columna de aire en mm desde la superficie de la hoja, 0 mm es la superficie de la hoja; el espacio vacío en los mapas de vectores implica que no se detectó el movimiento de partículas en esa región debido a la presencia de la hoja. El eje x muestra velocidad del viento en mm s^{-1} . a) Mapa de vectores para V1' (350 mms^{-1}) en *Tillandsia fasciculata*. b) Mapa de vectores para V1' (350 mms^{-1}) *Tillandsia elongata*. c) Mapa de vectores para V2' (481 mms^{-1}), *Tillandsia fasciculata*. d) Mapa de vectores para V2' (481 mms^{-1}), *Tillandsia elongata*. e) Perfiles de velocidad de viento para hojas de *Tillandsia fasciculata*. f) Perfiles de velocidad de viento para hojas de *Tillandsia elongata*.55

Figure 4.1 Experimental setup for the leaf temperature and energy budget experiment. ..63

Figure 4.2 Percentage of visible (400 – 700 nm) light reflected by the adaxial and abaxial surfaces of leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos*, *T. yucatanana* and *T. schiedeana* intact and with the trichomes removed.66

Figure 4.3 Relationship between average reflectance to visible light (400 -700 nm) and average area of the central disk of the leaf trichomes on the abaxial surface of intact

leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos*, *T. yucatana* y *T. schiedeana*.
 Morphological data from Cach-Pérez *et al.* (2016).....67

Figure 4.4 Leaf – Air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$) after 5 (a) and 30 minutes (b) of exposure to a source of long wave and short wave radiation, for intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatana* and *T. schiedeana*, intact (open bars) and with the trichomes removed (shaded bars). Note that species are arranged from the highest to lowest average leaf width.68

Figure 4.5 Relationship between the Leaf-air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$) and average leaf width in intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatana* and *T. schiedeana* (n= 5) after 30 minutes of exposure to shortwave and infrared radiation.....69

Figure 4.6 Energy dissipated by intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata* and *T. schiedeana* after 5 and 30 minutes of exposure to a source of long wave and short wave radiation. (a) Leaf energy budget after 5 minutes of exposure. (b) Leaf energy budget after 30 minutes of exposure. Axis break in Exchanged energy (Wm^{-2}) was done to enhance data readability. (c) Partitioning of energy dissipated (%) after 5 minutes of exposure.(d) Partitioning of energy dissipated (%) after 30 minutes of exposure.....70

Figure 4.7 Calculated leaf temperature, and Leaf – Air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$) after 5 and 30 minutes of exposure to a source of long wave and short wave radiation, using light absorbance values $A(400-3000)$ for leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatana* and *T. schiedeana* with (open bars) and without trichomes (shaded bars). (a) Leaf temperature after 5 minutes of exposure. (b) Leaf temperature after 30 minutes of exposure. (c) $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ After 5 minutes of exposure.(d) $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ After 30 minutes of exposure. Note that species are arranged from the highest to lowest average leaf width.71

LISTADO DE CUADROS

Table 2.1 Life form, water impounding capacity, Leaf Size (Length X Width), Specific Leaf Area (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) and Habitat on the Yucatán Peninsula for the Species Used in This Experiment.	28
Cuadro 3.1 Velocidades mínimas de viento y capa límite estimada y calculada en la superficie de una sección de hoja, de <i>T. brachycaulos</i> , con y sin tricomas foliares . Promedio \pm EE (n= 10).	52
Cuadro 3.2 Velocidades del viento circundante y al interior de la región cóncava de las hojas de <i>T. fasciculata</i> y <i>T. elongata</i> para V1' y V2'	56
Cuadro 3.3 Tamaño de la capa límite para <i>T. fasciculata</i> y <i>T. elongata</i> estimada a partir de imágenes, mediante PIV y calculada para una hoja plana o cilíndrica a partir de la fórmula de Nobel (2009) para V1' (350 mms^{-1}) y V2' (481 mms^{-1}).	56
Table 4.1 Average leaf width, specific leaf area (SLA), trichome density, trichome area for the species and central disk area. Average \pm S.E.(n= 5).	61
Table 4.2 Leaf absorbance (%) to visible light (400 – 700 nm) and solar radiation (400 – 3000 nm) for the axial and abaxial leaf surfaces with and without trichomes for plants of <i>T. elongata</i> , <i>T. fasciculata</i> , <i>T. brachycaulos</i> , <i>T. yucatanana</i> and <i>T. schiedeana</i> . Average \pm S.E. n=3.....	66

Abreviaturas

$a_{400-3000}$	Absorbancia a la radiación solar
a_{IR}	Absorbancia infrarroja de la hoja
ANOVA	Análisis de varianza
CAM	Metabolismo ácido de las crasuláceas
C_{wv}^e	Concentración de vapor del aire circundante a la hoja
$C_{wv}^{hoja^*}$	Concentración de saturación de vapor de agua a la temperatura de la hoja
C_{wv}^{ta}	Concentración de vapor en la cámara subestomática
CO ₂	Dióxido de carbono
d	Diámetro en una hoja cilíndrica
D_{wv}	Coefficiente de difusión del vapor de agua
ΔH^+	Acidez tisular
$\Delta T_{leaf-air}$	Diferencia de temperatura entre la hoja y el aire circundante
Δx^{total}	Distancia efectiva total, o capa límite
δ^{cl}	Grosor de la capa límite
ETR	Tasa de transporte de electrones
ETR _{max}	Tasa de transporte de electrones máxima
e_{IR}	Emisividad infrarroja de la hoja
H_{vap}	Calor de evaporación del agua
J_{wv}	Tasa de transpiración
K^{aire}	Coefficiente de conducción del aire
l	Longitud de la hoja
N ₂	Nitrógeno
NaOH	Hidróxido de sodio
NIR	Infrarrojo cercano
O ₂	Oxígeno
PEPc	Fosfenol piruvato carboxilasa

ABREVIATURAS

PIV	Velocimetría de imágenes por partículas
PFDa	Densidad de flujo de fotones absorbida
PSI	Fotosistema I
PSII	Fotosistema II
PTV	Velocimetría por seguimiento de partículas
Φ_{psII}	Eficiencia cuántica del fotosistema II
r	Reflectancia de los alrededores
RH	Humedad relativa
RUBISCO	Ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa
RWC	Contenido relativo de agua
S	Radiación solar total
SLA	Área foliar específica
σ	Constante de Stefann-Boltzmann
t	Temperatura del aire
T^{aire}	Temperaturas del aire
T^{alr}	Temperatura de los alrededores
T^{cielo}	Temperatura del cielo
T^{hoja}	Temperatura de la hoja
UV	Ultravioleta
v	Velocidad del viento
Vis	Luz visible

RESUMEN

La temperatura de las hojas de una planta es el producto de la suma neta de las entradas y salidas de energía y, a su vez, está relacionada con las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas de la hoja. La temperatura foliar influye en los procesos metabólicos. Las bromeliáceas epífitas están sujetas a condiciones de alta radiación solar, disponibilidad de agua intermitente y una marcada estacionalidad, especialmente en las selvas bajas caducifolias. Por lo que éstas presentan una diversidad morfológica y de estrategias fisiológicas y ecológicas con respecto al uso del agua. Los tricomas foliares mediante los cuales absorben agua y nutrientes son una adaptación importante al dosel. Se ha especulado que podrían influir en el balance de energía. El objetivo de éste trabajo fue estudiar la influencia de las características foliares: tamaño, forma y presencia de tricomas, en las propiedades de la capa límite y la temperatura foliar; así como la importancia fisiológica de la formación de rocío nocturno en bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán con morfologías y estrategias fisiológicas contrastantes. Se estudió en condiciones semicontroladas la importancia del rocío para especies de *Tillandsia* tipo atmosféricas y tanque durante la transición de “nortes” a sequía. Encontramos que la exposición al rocío tuvo efectos significativos en el contenido relativo de agua y la acidez tisular en *Tillandsia elongata* y *T. brachycaulos*; pero no tuvo efectos significativos en *T. yucatanana* y *T. fasciculata*. Se describió, mediante la técnica de velocimetría de imágenes por partícula, el efecto de los tricomas en la capa límite en *T. brachycaulos*, así como el efecto de la forma en hojas de *T. elongata* y *T. fasciculata*. La presencia de tricomas tuvo un efecto significativo, pero poco claro, en el tamaño y la velocidad mínima de la capa límite; por otro lado, especies con hojas cóncavas, como *T. fasciculata* y *T. elongata* presentaron capas límite con formación de un vórtice central no descrito previamente. Se evaluó el efecto de los tricomas foliares sobre la absorbancia de luz y los cambios en la temperatura foliar en condiciones de laboratorio. En general, la presencia de tricomas reduce la absorbancia a la luz visible. El grado de reflectancia se correlacionó con el tamaño y la densidad de los tricomas. El efecto de los tricomas sobre la temperatura foliar fue insignificante, a diferencia del ancho de la hoja. El tamaño y la forma de las hojas fueron los parámetros morfológicos que más influyeron en la temperatura foliar y el comportamiento de la capa límite; mientras que el ancho de la hoja y el grosor de ésta, así como la cobertura de tricomas podrían estar relacionadas con el acceso al rocío nocturno.

ABSTRACT

The temperature of the leaves of a plant is the product of the net sum of the inputs and outputs of energy, which in turn is related to the leaf's physiological, morphological and anatomical traits. The temperature of the leaf influences its metabolic processes but also phenomena such as the dew deposition. Epiphytic bromeliads are subjected to high solar radiation, intermittent water availability and a marked seasonality. These plants display morphological, physiological and ecological strategies regarding the use of water. One of the most important adaptations to the life in the canopy are foliar trichomes with which they acquire water and nutrients. It has been speculated that trichomes could affect the energy balance of epiphytic bromeliads. The objective of this thesis was to study the influence of leaf characteristics: size, shape and presence of trichomes, on the properties of the boundary layer and leaf temperature; as well as the physiological importance of the formation of nocturnal dew in epiphytic Bromeliaceae with contrasting morphologies and physiological strategies of the Yucatan Peninsula. We studied under semi-controlled conditions the importance of night dew for atmospheric and tank species during the transition from early dry to dry season. We found that the exposure to dew had significant effects on the relative water content and tissue acidity in *Tillandsia elongata* and *T. brachycaulos*; but not on *T. yucatanana* and *T. fasciculata*. We described the effect of the trichomes on the boundary layer in *T. brachycaulos*, as well as the effect of the leaf shape of *T. elongata* and *T. fasciculata* using particle image velocimetry. The presence of trichomes had a significant but unclear effect on the thickness; on the other hand, species with concave leaves, such as *T. fasciculata* and *T. elongata*, presented boundary layers with the formation of a central vortex, which has not been described previously. The effect of leaf trichomes on the light absorbance and leaf temperature was characterized under laboratory conditions. In general, the trichomes reduced the visible light absorbance by increasing reflectance. The degree of reflectance was correlated to the trichome size and density. The trichomes had a negligible effect on leaf temperature, in contrast, the effect of leaf width was significant. Leaf size and shape were the morphological parameters that had the strongest effect on leaf temperature and characteristics of the boundary layer; while the leaf width and thickness, as well as trichome cover could be related to the access to nighttime dew. Contrary to what we expected, leaf trichomes did not significantly impact on the energy balance of epiphytic bromeliads.

INTRODUCCIÓN

La familia Bromeliaceae ocupa el segundo lugar en número de especies epífitas, después de Orchidaceae (Zotz, 2013; Benzing, 2000). El ambiente epífito se caracteriza por la disponibilidad intermitente de agua en pulsos de duración y frecuencia variable (Reyes-García et al., 2012; Andrade, 2003); y en el caso de las selvas tropicales caducifolias, los cambios estacionales en la precipitación van acompañados de cambios en la radiación solar (González-Salvatierra et al., 2010; Valdez-Hernández et al., 2010; Cervantes et al., 2005).

Las bromeliáceas epífitas obtienen agua y nutrientes minerales por medio de tricomas foliares similares a escamas; estos están formados por células muertas altamente higroscópicas, y que se conectan al tejido fotosintético de la hoja por medio de un tallo de células vivas (Benzing, 2000, 1976). Existe una gran variación interespecífica en la forma y el tamaño de los tricomas, lo que además le proporciona a las hojas de diversas especies un color grisáceo característico (Cach-Pérez et al., 2018; Pierce, 2007). Por esto se ha especulado que los tricomas podrían desarrollar funciones secundarias como la reducción de transpiración nocturna y la fotoprotección, entre otras (Pierce, 2007; Benz y Martin, 2006; Benzing, 2000, 1976; Benzing et al., 1978).

En general, las bromeliáceas epífitas se dividen en dos grupos funcionales: “tanque” y “atmosféricas” (Benzing, 1990; Pittendrigh, 1948). Las plantas tipo tanque almacenan agua entre sus hojas, tienen coberturas de tricomas menos densas, con tricomas más pequeños y hojas más anchas y menos suculentas; esto las hace más vulnerables a la sequía una vez que se agota su reserva de agua (Reyes-García et al., 2012, 2008; Graham y Andrade, 2004; Pittendrigh, 1948). Por otro lado, las especies atmosféricas en general presentan hojas más suculentas y angostas con coberturas de tricomas más desarrollados; y son capaces de mantener actividad fotosintética con un bajo contenido relativo de agua (Reyes-García et al., 2012; Pierce, 2007; Benzing, 2000).

El acceso a fuentes alternativas de agua como la neblina y el rocío pueden influir en su abundancia, supervivencia, estratificación y distribución (Guevara-Escobar et al., 2011; Reyes-García et al., 2008; Andrade, 2003; Cavelier y Goldstein, 1989). La formación de rocío por lo general ocurre durante la noche, en condiciones de humedad alta y temperaturas relativamente bajas. Cuando las hojas alcanzan una temperatura menor que el punto de rocío del aire adyacente, el vapor de agua en el aire se condensa entonces sobre la superficie de las hojas (Nobel, 2009). En las selvas secas, la importancia relativa

de estas fuentes de agua varía entre especies, ubicación y época del año (Reyes-García et al., 2012, 2008; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003).

Por otra parte, la temperatura de las hojas se debe a la suma neta de entrada y salida de energía, lo que incluye la absorción de la radiación solar e infrarroja, la emisión de radiación infrarroja por parte de la hoja, la convección, conducción y la transpiración (Nobel, 2009; Ehleringer, 2000). Toda actividad fisiológica ocurre dentro de un rango de temperaturas; así mismo, la formación de rocío se debe también a una disminución de la temperatura foliar con respecto a la temperatura del aire (Nobel, 2009; Andrade, 2003). La cantidad de energía que es intercambiada mediante conducción y convección depende de las dimensiones de la capa límite, una capa de aire adyacente a la superficie de la hoja y que actúa como un freno para la disipación de calor (Nobel, 2009). Hojas más anchas y velocidades de viento menores promueven capas límite más gruesas (Leigh et al., 2017; Nobel, 2009; Vogel, 2009). Por lo que, en ausencia de transpiración, el tamaño y forma de la hoja son fundamentales para determinar la temperatura de ésta. A menudo las plantas de ambientes con alta exposición solar reducen la absorbancia de luz mediante un aumento en la reflectancia por estructuras como los tricomas foliares (Bickford, 2016; Ehleringer, 1981). La radiación excesiva, tanto visible como infrarroja puede causar daño a los fotosistemas y otros procesos fisiológicos por las temperaturas foliares elevadas (Adams III et al., 2008; Sharkey y Schrader, 2006).

Las bromeliáceas epífitas son altamente sensibles a los cambios ambientales, y se ha propuesto considerarlas como indicadores tempranos de los efectos del cambio climático en las selvas (Cach-Pérez et al., 2018, 2014; Wagner y Zotz, 2018). El estudio del balance de energía, los factores que intervienen en él y sus implicaciones, son importante para comprender la ecología y la respuesta fisiológica de las bromeliáceas epífitas. Ésto es especialmente importante en ambientes con una estacionalidad marcada, como la península de Yucatán, donde se espera que el cambio climático ocasione estaciones secas más severas con temperaturas más elevadas (Orellana et al., 2009).

El propósito de éste trabajo fue estudiar la influencia de las características foliares: tamaño, forma y presencia de tricomas, en la formación del rocío, las propiedades de la capa límite y la temperatura foliar en bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán con morfologías y estrategias fisiológicas contrastantes. Todo esto en el marco del balance de energía de las hojas de estas especies.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1. El Balance de energía

En las plantas, la actividad enzimática, y por lo tanto los procesos fisiológicos, ocurren dentro de un rango limitado de temperaturas (Nobel, 2009). Esto es importante, por ejemplo para la fijación de carbono ya que a altas temperaturas, la enzima encargada de esta función, la Ribulosa 1,5 bifosfato Carboxilasa-Oxigenasa (RUBISCO), reduce su especificidad por el CO₂ y aumenta para el O₂, por lo que la tasa de fotorrespiración aumenta y la fijación de carbono se ve reducida. Por ejemplo, en espinaca (*Spinacia oleracea*) la especificidad se ve reducida en un 50 % con un incremento de 15 °C de temperatura (de los 15 °C a los 30 °C; Brooks y Farquhar 1985). Además, la actividad misma de la RUBISCO disminuye con la temperatura, en plantas de trigo (*Triticum aestivum*) su actividad se puede ver reducida en temperaturas encima de los 25 °C (Kobza y Edwards, 1987). Otros procesos que se pueden ver impactados negativamente por las altas temperaturas incluyen el transporte de electrones durante las reacciones lumínicas de la fotosíntesis, el desarrollo del polen y el establecimiento de plántulas (Sharkey y Schrader, 2006).

Aunque la temperatura de las plantas depende de la temperatura del aire, aquella refleja el resultado neto de todas las entradas y salidas de energía (Nobel, 2009; Sharkey y Schrader, 2006). En equilibrio, la ganancia y pérdida de energía son constantes y el calor ganado por un proceso es balanceado mediante la pérdida en otro proceso (Sharkey y Schrader, 2006). Existen tres rutas principales para el intercambio de energía: transferencia de calor sensible (conducción y convección), radiación, y transferencia de calor latente (evaporación y condensación); la energía entrante proviene del sol, de manera directa o de los alrededores calentados por éste (radiación infrarroja) (Nobel, 2009; Sharkey y Schrader, 2006). Normalmente las hojas reciben radiación solar e infrarroja y pierden energía mediante calor latente y sensible, y mediante la emisión de radiación infrarroja, pero todas las rutas pueden ser positivas o negativas (Nobel, 2009; Sharkey y Schrader, 2006).

Durante el día las plantas reciben radiación del sol en las longitudes de onda entre 300 nm y 3000 nm; poco menos de la mitad de la energía que alcanza la superficie de la tierra proviene de la luz visible (400 nm - 700 nm), casi la mitad es radiación infrarroja (> 750 nm) y el restante 2% es radiación ultravioleta (< 400 nm) (Nobel, 2009; Ehleringer, 2000). La

radiación solar puede ser directa o difusa (luz dispersada por las nubes o el polvo en la atmósfera); además tanto la luz directa como la difusa pueden ser reflejadas por los alrededores, la luz reflejada por lo general incide en la superficie abaxial de las hojas (Nobel, 2009). La fracción de la radiación incidente absorbida por las hojas expresada como porcentaje es llamada absorbancia. Típicamente las plantas presentan valores de absorbancia a la luz visible entre ($a_{400-700}$) 0.75 – 0.90, y al espectro completo ($a_{400-3000}$) entre 0.4 - 0.6 (Nobel, 2009; Ehleringer, 2000). Las plantas de ambientes expuestos, con alta incidencia de radiación y con poca precipitación, o sin acceso a fuentes permanentes de agua, a menudo poseen estructuras reflejantes como pubescencias, secreciones de sal o depósitos de cera epicuticular que reducen la absorbancia a valores tan bajos como 0.45 en *Encelia phenicodonia* del desierto de Mojave (Nobel, 2009; Ehleringer, 1981). Pierce (2007), examinó la reflectancia en 8 especies de bromeliáceas epífitas del género *Tillandsia*, y encontró que sus tricomas foliares presentan un amplio rango de valores que van desde 0.40 en *Tillandsia albida* a 0.1 en *Tillandsia cyanea*. Mientras que las hojas de *Tillandsia fasciculata*, una especie presente en la península de Yucatán, reflejan entre 0.42 y 0.47 de la luz visible recibida.

Además de la radiación en el espectro visible, las hojas absorben radiación infrarroja, ésta proviene de la atmósfera y de los alrededores (es emitida por todos los cuerpos en función de su temperatura), y también es emitida por las hojas (Nobel, 2009). En plantas expuestas, el cielo juega un papel importante en la disipación de la energía radiante, ya que en condiciones despejadas, la temperatura de éste puede ser menor a 0 °C, y por lo tanto actúa como un sumidero, mientras que un cielo nublado tiene una temperatura mucho mayor. En condiciones de nublado parcial, donde pasan algunos rayos de sol, las hojas pueden recibir radiación y no ser capaces de disiparla totalmente (Nobel, 2009; Sharkey y Schrader, 2006). Si bien las plantas presentan valores de absorbancia muy bajos para la radiación infrarroja entre los 750 nm y los 1200 nm, son consideradas objetos negros para longitudes de onda de 2000 nm en adelante, es decir tienen una absorbancia de 0.94 – 0.98 (Nobel, 2009). Además, se ha observado que los indumentos reflejantes de plantas de ambientes expuestos son capaces de reducir el porcentaje de radiación infrarroja absorbida (Ehleringer, 1981). Por lo que los tricomas de las bromeliáceas epífitas podrían reducir el efecto de la energía radiante sobre la temperatura de éstas.

El balance de la energía radiante puede representarse con la siguiente ecuación (Nobel, 2009):

$$Radiacionneta = a_{400-3000}(1 + r)S + a_{IR}\sigma \left[(T^{alr})^4 + (T^{cielo})^4 \right] - 2e_{IR}\sigma(T^{hoja})^4$$

donde $a_{400-3000}$ es la absorbancia a la radiación solar, r es el porcentaje de luz reflejado por los alrededores, S es la radiación solar total, a_{IR} y e_{IR} son la absorbancia y la emisividad infrarroja de las hojas respectivamente, T^{alr} , T^{cielo} y T^{hoja} son las temperaturas de los alrededores, el cielo y la hoja respectivamente, σ es la constante de Stefann-Boltzmann.

El movimiento de un fluido sobre una superficie sólida ocasiona que una capa de éste se adhiera sobre la superficie, la cual se ha denominado capa límite; en el caso de las hojas el intercambio de materia y energía con la atmósfera ocurre a través de ella, y se le considera una resistencia (Nobel, 2009). Aunque en plantas se supone que la capa límite es laminar, experimentos en túnel de viento indican que en condiciones de aire turbulento, similares a las que ocurren en la naturaleza, la capa límite será turbulenta, especialmente en hojas que aletean con el viento (Grace, 1978). El grosor y el carácter de la capa límite están dados por la velocidad del viento, la longitud de la hoja en dirección del viento (longitud efectiva) y la textura de su superficie (Nobel, 2009; Schreuder et al., 2001). Velocidades de viento menores y hojas más grandes producen capas límite más gruesas. Una aproximación para estimar el grosor de la capa límite en una hoja plana paralela a la dirección del viento, expresada como δ^{cl} en mm, es la siguiente fórmula.

$$\delta_{mm}^{cl} = 4.0 \sqrt{\frac{l_{(m)}}{v_{(ms^{-1})}}}$$

Donde l es la longitud de la hoja expresada en metros en la dirección del viento, y v es la velocidad del viento; 4,0 es un factor en $mms^{-0.5}$.

Así mismo, características de la hoja como la presencia de lóbulos y “ventanas” reducen su grosor (Nobel, 2009; Vogel, 1970). El efecto de los tricomas foliares no ha sido del todo comprendido, y podría depender del tamaño de estos. *Espeletia timotensis*, una rosetófila gigante de los Andes Venezolanos, posee una pubescencia que alcanza de 2 a 3.5 cm de espesor, y ésta contribuye a mantener una capa límite gruesa (Meinzer y Goldstein, 1985). Benz y Martin (2006) exploraron la misma posibilidad para las bromeliáceas epífitas, pero el efecto fue insignificante; por otro lado, Schreuder et al. (2001) predicen que la presencia de tricomas debe volver la capa límite turbulenta a menores velocidades de viento, lo que

umentaría el flujo de materia y energía, dichos efectos serían mayores en hojas más pequeñas.

Cuando la temperatura de una hoja es mayor que la temperatura del aire, ocurre transferencia de energía mediante conducción y convección (calor sensible); la tasa a la que esto sucede depende de la diferencia de temperatura entre ambos y del grosor de la capa límite (Nobel, 2009; Gates y Benedict, 1963). La energía primero es transmitida por conducción de la superficie de la hoja al aire inmediatamente adyacente, la capa límite, y posteriormente por la convección propiamente dicha: una corriente de aire que transporta las moléculas con más energía desde regiones de mayor temperatura a regiones más frías (Gates y Benedict, 1963). Se considera que existen dos formas de convección: la convección libre, donde el movimiento de aire está dado únicamente por diferencia en la densidad del aire debido a las diferencias de temperatura; y la convección forzada, donde el movimiento del aire se debe a una fuerza externa, como el viento (Gates y Benedict, 1963). Normalmente es difícil separar los efectos individuales de la convección y la conducción. Una manera de calcular la tasa de conducción de calor sensible para una hoja plana es mediante la fórmula (Nobel, 2009):

$$J_H^C = 2K^{aire} \frac{(T^{hoja} - T^{aire})}{\delta^{cl}}$$

La conducción ocurre en ambos lados de la hoja y se asume que ambas capas límites son del mismo tamaño; K^{aire} es el coeficiente de conducción del aire, T^{hoja} y T^{aire} las temperaturas de la hoja y el aire respectivamente, y δ^{cl} la capa límite.

La pérdida de agua a través de los estomas en las hojas es conocida como transpiración, éste fenómeno es un efecto inevitable del intercambio gaseoso. No obstante, cumple un papel importante en el balance de energía. El agua a 25 °C tiene un calor de evaporación de 44 kJ mol⁻¹, el más alto de cualquier líquido, bajo ciertas circunstancias una planta puede disipar mediante transpiración aproximadamente la mitad del calor ganado por radiación. Al calor intercambiado por transpiración se le llama calor latente. La transferencia de calor de evaporación está dada por la tasa de transpiración, el calor de evaporación del agua a la temperatura de la hoja y la diferencia de humedad dentro y fuera de la cavidad subestomática. El flujo saliente de calor latente se puede calcular mediante la siguiente fórmula (Nobel, 2009):

$$J_H^T = J_{wv} H_{vap} = \frac{H_{vap} D_{wv} (C_{wv}^e - C_{wv}^{ta})}{\Delta x^{total}}$$

J_{wv} es la tasa de transpiración, H_{vap} : calor de evaporación del agua, D_{wv} el coeficiente de difusión del vapor de agua, C_{wv}^e y C_{wv}^{ta} las concentraciones de vapor en las cámaras subestomáticas y aire circundante respectivamente y Δx^{total} la distancia efectiva total, o capa límite.

Por otro lado, cuando la concentración de vapor de agua es alta en el aire circundante y la temperatura de la hoja es menor que la del aire, puede ocurrir la formación de rocío. Éste fenómeno por lo general ocurre durante la noche en condiciones de alta humedad y cielo despejado (ya que el cielo actúa como un sumidero de calor radiante) (Nobel, 2009). Se considera que la formación de rocío conduce a la ganancia de calor y es el inverso de la pérdida por evaporación (Nobel, 2009). La temperatura necesaria para que el aire se sature de humedad se conoce como punto de rocío, y cuando la temperatura de la hoja es menor, ocurre la formación de rocío (Nobel, 2009). Al igual que en el caso de la transpiración y la convección, la capa límite actúa como una resistencia para la formación de rocío sobre las superficies. La ganancia de calor latente por tiempo por área en una hoja plana puede ser calculada mediante la siguiente ecuación (Nobel 2009):

$$J_H^{Dew} = \frac{2H_{vap}D_{wv}(C_{wv}^{ta} - C_{wv}^{hoja*})}{\delta^{cl}}$$

Se supone que el fenómeno ocurre en ambos lados de la hoja, y que la capa límite es igual en ambas superficies: H_{vap} es el calor de evaporación del agua, D_{wv} el coeficiente de difusión del vapor de agua, C_{wv}^{ta} la concentración de vapor del aire, C_{wv}^{hoja*} es la concentración de saturación de vapor de agua a la temperatura de la hoja y δ^{cl} la capa límite (Nobel, 2009).

La formación de rocío puede ser un evento importante para algunas plantas, especialmente en ambientes áridos con poca precipitación en forma de lluvia (Nobel, 2009). El rocío puede ser también importante para las epífitas, ya que éstas dependen de la atmósfera para obtener agua. Por ejemplo, las bromeliáceas epífitas en ambientes con una marcada estacionalidad, sobre todo durante la época de sequía (Reyes-García et al., 2012, 2008; Graham y Andrade, 2004). Por lo tanto, el intercambio de energía de las epífitas con el ambiente tiene implicaciones ecológicas, ya que se relaciona con la elección de hábitat, sus relaciones hídricas y su morfología (de la Rosa-Manzano et al., 2014; Graham y Andrade, 2004).

Cabe destacar que la mayoría de las fórmulas presentadas son aproximaciones, y que a menudo se supone que las hojas son perfectamente planas (o cilíndricas), que se mantienen en una misma posición y que el flujo del viento será constante y laminar; sin embargo, en la naturaleza esto raramente ocurre, por lo que los resultados esperados pueden desviarse de la realidad.

2. Bromeliáceas epífitas

La familia Bromeliaceae se distribuye en el continente Americano desde el sur de Estados Unidos hasta el sur de América, y una especie en el oeste de África (Crayn et al., 2004; Benzing, 2000). El 56 % de las especies (1770 spp.) de ésta familia son epífitas, esto representa al 6.4 % de todas las epífitas vasculares (Zotz, 2013). Las epífitas son importantes en ecosistemas tropicales ya que el porcentaje de biomasa que aportan es proporcionalmente alto (Granados-Sánchez et al., 2003); proveen de recursos a aves, artrópodos, anfibios, reptiles y mamíferos que habitan en el dosel de la selva (Cruz-Angón y Greenberg, 2005) y, al modificar el microclima en la copa de los árboles proporcionan un hábitat menos extremoso para otros organismos (Turner y Foster, 2006; Stuntz et al., 2002; Nadkarni, 1989). Cuando éstas plantas caen al suelo contribuyen con el reciclaje de nutrientes; tal como se observó en un bosque nublado de Puerto Rico, donde la presencia de individuos de *Guzmania berteroniana* desplazados al suelo aumentaba la concentración de carbono, nitrógeno y fósforo en el sustrato circundante (Pett-Ridge y Silver, 2002).

En la familia Bromeliaceae el epifitismo se originó de manera independiente en cuatro ocasiones, las dos principales aproximadamente 16 millones de años y 5.9 millones de años respectivamente; en ambos casos su aparición estuvo asociada en un principio a la aparición de hábitats lluviosos y con alta disponibilidad de nutrientes por encima de 1000 m sobre el nivel del mar (Givnish et al., 2014). Tradicionalmente se considera que el epifitismo les proporciona a las plantas mayor acceso a la luz; sin embargo, el ambiente epífita presenta una variedad de condiciones de disponibilidad de luz, agua, nutrimentos y sustratos por lo que la principal función de éste tipo de vida ha sido el acceso a nuevos nichos y espacios (Zotz, 2016). Además, el hábito epífita y algunas características asociadas a éste como la polinización por aves y semillas plumosas se han asociado a la aparición de nuevas especies en un tiempo relativamente corto (Givnish et al., 2014).

Debido a la falta de suelo en el dosel de las selvas tropicales secas, la epífitas solamente

tienen acceso al agua en forma de pulsos de duración e intensidad variable en forma de lluvia, neblina y rocío (Reyes-García et al., 2012; Andrade, 2003; Zotz y Hietz, 2001; Martin, 1994). Esta dependencia completa de la atmósfera vuelve a las bromeliáceas epífitas más sensibles a cambios en la precipitación y humedad atmosférica en comparación con las especies terrestres (González-Salvatierra et al., 2013; Holbrook y Putz, 1996). En las selvas bajas, donde la estación seca implica una reducción drástica en la disponibilidad de agua, acompañada del aumento en la disponibilidad de luz debido a la pérdida de follaje de los forofitos, las bromeliáceas epífitas presentan una importante disminución en la actividad fotosintética y estatus hídrico (Reyes-García et al., 2012; Cervantes et al., 2005).

El cambio climático podría causar cambios en los patrones de precipitación o en la duración de los pulsos de lluvia o rocío, estos cambios podrían causar extinciones o desplazamiento de poblaciones (Cach-Pérez et al., 2014). Por ejemplo, se observó en la selva baja caducifolia de Dzibilchaltún (Yucatán, México), que en los años con baja precipitación disminuía el reclutamiento de plántulas de *Tillandsia brachycaulos* (Mondragón et al., 2004b); además de que una baja probabilidad de años favorables en términos de disponibilidad de agua podría estar causando un declive en la tasa de crecimiento poblacional (Mondragón et al., 2004b).

La altura, arquitectura y estructura vertical de los árboles, así como su corteza, causan que existan gradientes verticales de humedad, luz, temperatura y velocidad del viento, que ocasionan la estratificación y separación de nichos entre las especies epífitas (Reyes-García et al., 2008; Graham y Andrade, 2004; Granados-Sánchez et al., 2003). Se ha observado en las selvas bajas caducifolias de Chamela, Jalisco y Dzibilchaltún, Yucatán que hay una mayor formación de rocío en estratos más altos de la vegetación, especialmente en comparación con el suelo de la selva (Andrade, 2003; Barradas y Glez-Medellín, 1999). Estas diferencias en la formación de rocío generan patrones de distribución vertical de las bromeliáceas epífitas. En Dzibilchaltún, *Tillandsia elongata*, menos tolerante a la sequía, y con morfología tipo tanque, se encuentra en sitios más expuestos, con mayor irradiación solar, pero con más acceso al agua, mientras que *T. brachycaulos*, más tolerante a la sequía, ocupa sitios más bajos en el dosel (Graham y Andrade, 2004). De manera similar, en Chamela, de seis especies del género *Tillandsia* estudiadas, dos especies, con morfología de tanque, ocupan preferentemente sitios de mayor altura, mientras que las cuatro especies restantes, atmosféricas, ocupan una variedad de sitios, aunque muestran preferencia por microambientes más protegidos (Reyes-García et al., 2008). Por otro lado,

la distribución vertical de *T. brachycaulos* está asociada a la disponibilidad de luz: la mayoría de los individuos crecen a alturas medias (40-59 % de la altura de los forofitos) donde reciben aproximadamente 40 % del flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) total durante la estación seca; estos individuos presentan mayor crecimiento foliar en comparación con aquellos que crecen en ambientes más expuestos o más sombreados (Cervantes et al., 2005).

3. Fotosíntesis y estado hídrico

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las plantas almacenan en forma de energía química la energía obtenida de la radiación solar; durante la fotosíntesis, la clorofila es excitada por la luz visible y transfiere ésta energía al centro de reacción del fotosistema II, el cual transfiere electrones, obtenidos de la oxidación del agua, a la cadena de transporte de electrones, cuyo aceptor final es el NADP⁺, que se reduce a NADPH y participa en las reacciones del ciclo de Calvin (Taiz y Zeiger, 2002). La energía de excitación de la clorofila puede participar en tres procesos: puede ser transferida y empleada en los procesos fotoquímicos, puede ser re-emitida en forma de fluorescencia, o puede ser disipada en procesos no fotoquímicos (disipación no fotoquímica); estos tres procesos compiten entre sí, y la medición de la fluorescencia de la clorofila permite conocer el estado de los procesos fotosintéticos (Taiz y Zeiger, 2002; Maxwell y Johnson, 2000).

Por otro lado, el estrés hídrico juega un papel importante en la distribución de las plantas; el nivel de estrés experimentado por éstas depende de los factores ambientales y de las estrategias de cada especie para regular sus relaciones hídricas. El estrés hídrico resulta en la reducción de la asimilación de CO₂, debido al cierre estomático, pero también contribuye al daño del aparato fotosintético (Osmond et al., 1987). Una manera de conocer el estado hídrico en plantas es mediante la medición del contenido relativo de agua (CRA); éste se expresa como el porcentaje de agua, en un momento dado, en relación con el máximo contenido de agua posible y el peso seco de la hoja, y determinados valores de CRA por lo general se pueden asociar con cambios en la la asimilación de CO₂ o el aumento de la respiración (González y González-Vilar, 2001).

4. El metabolismo ácido de las Crasuláceas

Ya que las epífitas dependen exclusivamente de la atmósfera para obtener agua, y sin la capacitancia del suelo, el ambiente del dosel puede considerarse relativamente árido (Zotz y Hietz, 2001). En el dosel, el agua en forma de lluvia, neblina o rocío está disponible sólo durante pulsos, esto es especialmente importante en las selvas bajas caducifolias, que presentan una marcada estacionalidad y donde la precipitación pluvial se concentra en los meses de verano. Una adaptación a los ambientes con poca disponibilidad de agua es el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés), que les permite a las plantas realizar el intercambio gaseoso durante la noche cuando la demanda evaporativa de la atmósfera es menor y por consiguiente reducir la pérdida de agua a través de los estomas (Crayn et al., 2004; Dodd et al., 2002).

La fotosíntesis CAM se divide en cuatro fases con una fisiología distintiva (Figura 1.1): la primera fase ocurre durante la noche, la planta abre sus estomas y el intercambio gaseoso ocurre, el CO₂ es fijado en forma de ácidos orgánicos (por lo general ácido málico) por acción de la enzima fosfenol piruvato carboxilasa (PEPc) y almacenado en las vacuolas de las células fotosintéticas. La fase dos ocurre al amanecer, en presencia de luz la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa (RUBISCO) fija CO₂ antes de que se cierren los estomas. Durante la fase tres, ya con los estomas cerrados, los ácidos orgánicos son descarboxilados en el citoplasma a lo largo del día, y el CO₂ participa en el ciclo de Calvin. En la fase cuatro, después de que el ácido orgánico ha sido agotado hacia el final del periodo de luz, los estomas se abren y hay fijación de CO₂ por PEPc y RUBISCO, ésta última cesa su actividad con la oscuridad (Dodd et al., 2002; Griffiths et al., 2002). Dependiendo de la especie, la duración de éstas fases puede variar de acuerdo a la disponibilidad de agua. La medición de la acumulación de ácidos durante la noche, expresada como ΔH^+ , es un buen indicador de la actividad fotosintética en las plantas CAM y de los efectos del ambiente sobre ésta.

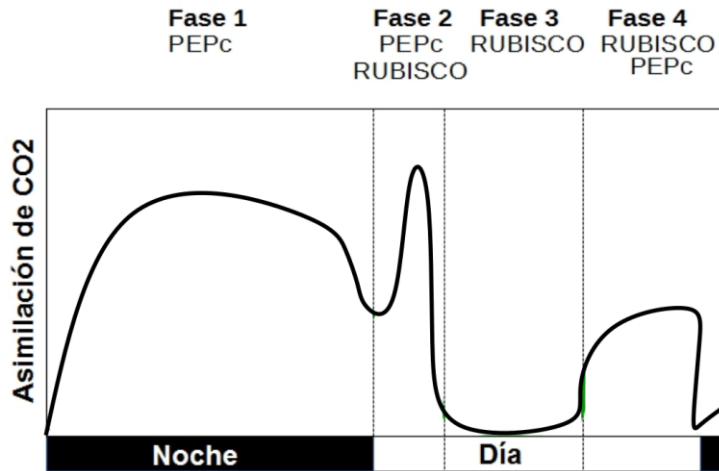


Figura 1.1 Ciclo diario de asimilación de CO₂ de una planta CAM hipotética bien irrigada.

La fotosíntesis CAM está ampliamente representada en diversos linajes de epífitas (Zotz, 2004), especialmente en miembros de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae (Crayn et al., 2015, 2004; Zotz, 2004; Winter y Smith, 1996a); en ésta última familia ha aparecido de manera independiente en 5 ocasiones, en 5 subfamilias distintas, y se le ha relacionado con la ocupación tanto de ambientes epífitos como con la colonización de hábitats áridos y semiáridos (Crayn et al., 2015; Givnish et al., 2014). En Yucatán se encuentran presentes 14 especies de bromeliáceas epífitas, de las cuales 13 pertenecen al género *Tillandsia* y una al género *Aechmea* (Espejo-Serna et al., 2004; Ramirez-Morillo y Carnevali F. C., 1999), y todas presentan fotosíntesis CAM.

En general, las bromeliáceas epífitas de las selvas secas muestran una mayor acumulación de ácido durante la estación lluviosa, en comparación con la estación seca, cuando además de la falta de agua están expuestas a un exceso de luz, tal es el caso de *Aechmea bracteata*, *Tillandsia dasyriliifolia* y *T. brachycaulos* en la península de Yucatán (Ricalde et al., 2010; Cervantes et al., 2005); y para *T. makoyana* y *T. rothii* en la costa del Pacífico (Reyes-García et al., 2012, 2008); mientras que otras especies como *T. schiedeana*, *T. eistetteri* y *T. pseudobaileyi* presentan la mayor acumulación de ácidos en febrero, a principios de la estación seca, cuando las lluvias son escasas, pero hay eventos de rocío y neblina y el dosel está más abierto que en la estación lluviosa (Reyes-García et al., 2012, 2008). Por lo que distintas especies de bromeliáceas epífitas con fotosíntesis CAM presentan distintas estrategias de uso de agua y luz, dependiendo del lugar que ocupen en el dosel, su morfología y su fuente principal de agua.

Por otro lado, la falta de transpiración diurna elimina el intercambio de calor latente, y puede favorecer temperaturas foliares altas, especialmente cuando la radiación es alta y hay poco viento, lo que disminuye la convección forzada (Sharkey y Schrader, 2006; Ehleringer, 2000). En Dzibilchaltún las hojas de *T. brachycaulos* pueden alcanzar temperaturas hasta 3 °C mayores que el aire entre las 13:30 h y las 15:20 h (Cervantes et al., 2005). Así mismo, las orquídeas epífitas con metabolismo ácido como *Encyclia nematocaulon*, *Cohniella yucatanensis* y *Laelia rubescens* presentan temperaturas foliares máximas entre 37 °C y 38 °C durante la estación seca en la selva baja de Celestún, Yucatán (de la Rosa-Manzano et al., 2014).

5. Adaptaciones morfológicas y anatómicas

Las bromeliáceas epífitas poseen diversas características morfológicas y anatómicas que les posibilitan la vida en el dosel. Una de ellas es la presencia de raíces resistentes y capaces de crecer en cualquier dirección que les permiten adherirse a distintas superficies (Benzing, 2000). Aunque en algunas especies éstas podrían ser absorbentes bajo condiciones adecuadas, no parece que en la naturaleza sea una situación común (Benzing, 2000). Por otro lado, las raíces de las plantas del género *Tillandsia* carecen de pelos radicales, y presentan vascularización atrofiada, por lo que su papel se reduce al soporte y adherencia (Pierce, 2007; Benzing, 2000; Brighigna et al., 1990).

Una adaptación a ambientes más secos, como el dosel es la cutícula: una estructura formada por varias capas de ceras, cutina y polisacáridos que cubre la pared exterior de las células de la epidermis, está presente en todas las plantas y su función es impedir la pérdida de agua y por lo tanto protegerlas de la desecación (Taiz y Zeiger, 2002). Se ha reportado que las cutículas de hojas de epífitas de climas tropicales pueden ser menos permeables que las de las hojas de plantas terrestres en climas mediterráneos (Helbsing et al., 2000). En general las bromeliáceas poseen cutículas bien desarrolladas (Benzing, 2000), y aquellas especies con más acceso a agua, o con mayor capacidad de almacenamiento de agua entre sus hojas (tanque) presentarán cutículas más permeables que aquellas en ambientes más secos o que no pueden acumularla (Helbsing et al., 2000; Kerstiens, 1996). La succulencia se puede definir por la presencia de células de gran tamaño que permiten el almacenamiento de agua (succulencia celular), lo que a menudo se traduce en estructuras vegetativas engrosadas (succulencia morfológica) (Griffiths y Males, 2017). Existen dos

formas de succulencia en las bromeliáceas epífitas: una está asociada a una capa de tejido especializado (hidrénquima) que transfiere el agua almacenada al tejido fotosintético (clorénquima) (Benzing, 2000); la otra forma se debe a células fotosintéticas voluminosas con vacuolas grandes que almacenan más ácidos orgánicos, y por lo tanto CO₂, por unidad de área (Males, 2016; Winter y Smith, 1996a).

Las bromeliáceas epífitas, especialmente las de sitios poco lluviosos, a menudo cuentan con hojas succulentas que les permiten almacenar agua en sus tejidos y les confiere capacitancia hídrica; es decir, que la disminución en el potencial hídrico foliar sea menor que la disminución en el contenido relativo de agua. Esto permite continuar con tasas altas de fijación de carbono durante más tiempo en comparación con otras plantas, después del inicio de la sequía y desacoplar la fotosíntesis de los cambios en la disponibilidad de agua (Benzing, 2000; Winter y Smith, 1996b). La variación interespecífica del grado de succulencia en las bromeliáceas epífitas permite la estratificación vertical y la separación de nichos de acuerdo a las fuentes de agua: especies menos succulentas y que requieren de mayor acceso al agua como *Tillandsia eistetteri* o *T. elongata* ocupan microambientes más expuestos y especies más succulentas que requieren un flujo menos constante de agua, como *Tillandsia intermedia* o *T. brachycaulos* que pueden ocupar sitios más protegidos y bajos en el dosel (Reyes-García et al., 2012; Graham y Andrade, 2004).

La morfología misma de las bromeliáceas epífitas constituye una adaptación al dosel y a los microambientes específicos que éstas ocupan. La disposición de las hojas en forma de roseta ha sido asociada en otros taxones, como las familias Agavaceae y Nolinaceae, con la captación de agua en forma de rocío y neblina y con su escorrentía hacia la base de la planta (Martorell y Ezcurra, 2002). El tamaño y el ángulo en el que están dispuestas las hojas afecta la exposición a la luz solar y puede determinar la principal fuente de agua en la bromeliáceas epífitas: hojas más angostas y verticales favorecen la intercepción de neblina (Reyes-García et al., 2012, 2008), y hojas más anchas son óptimas para la formación de rocío sobre su superficie (Kidron, 2005).

Un número importante de especies presentan las hojas unidas en sus bases, lo que les permite la acumulación de agua y materia orgánica (Martin, 1994). Éste hábito, conocido como “tanque” apareció en tres ocasiones de forma independiente en Bromeliaceae, asociado originalmente a hábitats lluviosos, y favoreció la aparición del epifitismo (Givnish et al., 2014). Plantas con tanques más profundos y con menor área expuesta, conservarán su agua durante más tiempo en comparación con aquellos de mayor área y menor

profundidad, incluso en plantas del mismo tamaño, como se observó en *Guzmania monostachya* y *Tillandsia fasciculata* (Zotz y Thomas, 1999). Por otro lado, algunas especies como *Aechmea bracteata* desarrollan una estructura impermeable en forma de ánfora que permite el establecimiento de colonias de hormigas (Dejean y Olmsted, 1997); éstas aportan nutrimentos, especialmente nitrógeno que pueden ser difíciles de obtener en el dosel (Leroy et al., 2013; Dejean et al., 1995).

Sin embargo, las especies tipo “tanque” son relativamente raras en las selvas bajas caducifolias debido a que su tolerancia a la sequía es limitada una vez que se ha agotado el agua del tanque; por lo cual éstas especies muestran un uso más conservador del agua, cerrando antes sus estomas para reducir la transpiración, lo que reduce también la captura de CO₂ y la actividad fotosintética (North et al., 2013; Reyes-García et al., 2012, 2008; Graham y Andrade, 2004; Wolf y Alejandro, 2003; Pittendrigh, 1948). En contraste, las especies tipo “atmosféricas” no almacenan cantidades considerables de agua entre sus hojas, tienden a ser más suculentas y están mejor adaptadas para aprovechar pulsos breves de precipitación; y son capaces de mantener actividad fotosintética con valores de contenido relativo de agua bajos (Cach-Pérez et al., 2013; Reyes-García et al., 2012; Pierce, 2007; Benzing, 2000; Lüttge, 1989), por lo que están mejor adaptadas para sobrevivir en ambientes estacionalmente secos.

5.1. Los tricomas foliares

En las plantas de la familia Bromeliaceae los tricomas foliares son estructuras con forma de escama presentes en la superficie de las hojas. Están presentes en todos los linajes de la familia, y en los más antiguos los tricomas son hidrófobos y su función es la repelencia del agua (Pierce et al., 2001; Benzing et al., 1976). Sin embargo, en los grupos epífitos, especialmente en la subfamilia Tillandsioideae son el principal medio para la obtención de agua y nutrimentos (Benzing et al., 1976). Los tricomas son estructuras multicelulares complejas y constan de un escudo de células muertas con paredes gruesas e impermeables, el escudo consta de un ala, células del anillo y células de disco central (Figuras 1.2 y 1.3a); y un “tallo” de células vivas: células de domo y pie (Figura 1.33a) (Benzing et al., 1976).

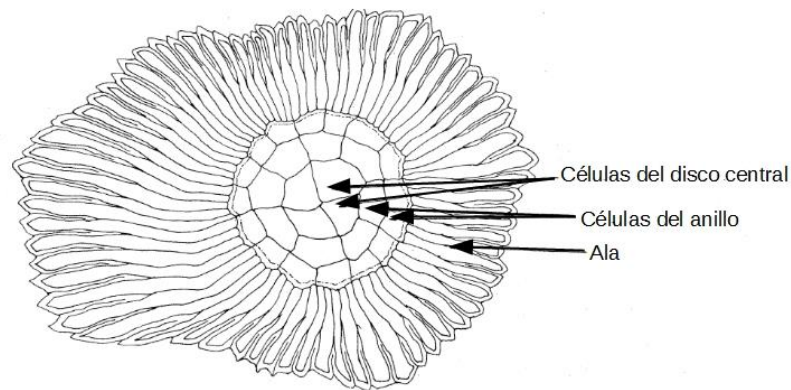


Figura 1.2 Vista superior de un tricoma foliar de una bromeliácea Tillandsioideae. Tomado de Benzing et al. (1976).

En ausencia de agua, el ala de los tricomas se mantiene erecta y las células del disco central y el anillo colapsadas; en contacto con el agua la absorben rápidamente y aumentan de volumen, lo que ocasiona que el ala se aplane contra la superficie de la hoja; el agua es conducida por aquí, y pasa a las células del disco central, y entra a las células del domo por ósmosis (Figura 1.3a y b) (Benzing et al., 1976). Se ha observado también en condiciones de alta humedad relativa, que plantas de *Tillandsia usneoides* son capaces de absorber vapor de agua directamente de la atmósfera (Martin y Schmitt, 1989). Sin embargo, éste fenómeno no tiene relevancia fisiológica y probablemente se limita a las células muertas del tricoma, ya que no se ve reflejado en la respuesta de las células de la epidermis adyacentes (Martin et al., 2013). Las células del domo son capaces de absorber solutos rápidamente y almacenarlos (Benzing et al., 1976). En *Aechmea fasciata*, una bromeliácea tipo tanque, la mayor parte de la absorción de fósforo ocurre a través de los tricomas foliares de manera activa (mediado por ATP), y presenta una afinidad por el fosfato comparable con transportadores de raíces de plantas terrestres (Winkler y Zotz, 2009).

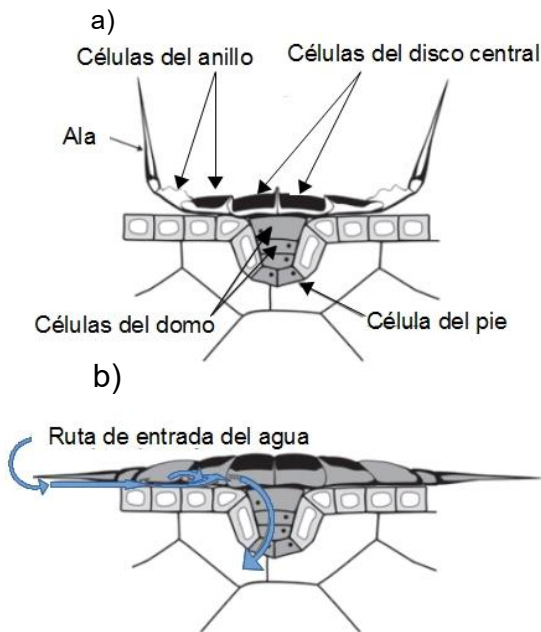


Figura 1.3 Vista transversal de un tricoma de una bromeliácea Tillandsioideae. a) seco y b) en contacto con agua. Modificado de Pierce (2007).

Las hojas de algunas especies de bromeliáceas epífitas, sobre todo del género *Tillandsia* presentan una coloración grisácea o blanca debido a la cubierta de tricomas. Se ha propuesto que esto constituye una adaptación a los sitios expuestos a la radiación solar (Benzing, 1976). Los tricomas pueden reflejar hasta el 40 % de la luz visible incidente, y evitar la disminución en la eficiencia del fotosistema II; el grado de fotoprotección conferido es proporcional a la reflectancia (Pierce, 2007). No obstante, el grado de reflectancia no está directamente relacionado con la densidad de tricomas, y podría estar influenciado por las propiedades de la superficie del escudo o de la manera en la que estos están dispuestos con respecto a la superficie foliar (Pierce, 2007). Otra posible función sería la reducción de la transpiración mediante la modificación de las características de la capa límite, sin embargo el efecto de la conductancia de la capa límite sobre la transpiración podría ser irrelevante (Benz y Martin, 2006).

El tamaño y estructura de los tricomas foliares varía entre especies de bromeliáceas epífitas; sin embargo, los miembros atmosféricos del género *Tillandsia* presentan los más grandes y complejos en comparación con otros clados, especialmente de la subfamilia Bromelioideae (Cach-Pérez et al., 2016; Benzing et al., 1976). De igual manera su densidad varía entre especies, pero en general su densidad es mayor en especies de sitios más expuestos y climas más secos, y menor en especies con tanque (Benzing, 2000). Por otro

lado, en un estudio realizado a lo largo de un gradiente de precipitación en la península de Yucatán se observó que en las especies presentes en más de un tipo de vegetación, los individuos de los sitios más secos presentan mayor densidad de tricomas, y que la variación intraespecífica puede ser mayor que la interespecífica (Cach-Pérez et al., 2016). Además, existen gradientes de densidad de tricomas a lo largo de las hojas, se considera que por lo general en las plantas tanque su densidad será mayor en la base de las hojas, mientras que en las atmosféricas tendrán una distribución uniforme (Benzing, 2000). Sin embargo, éste no siempre es el caso, Cach-Pérez et al. (2016), encontraron en un estudio con 14 especies de la Península de Yucatán, que las especies atmosféricas mostraban una mayor densidad en la base de las hojas mientras que las tipo tanque no mostraron ningún patrón.

6. Especies bajo estudio

Para el presente trabajo se emplearon cinco especies epífitas con fotosíntesis CAM del género *Tillandsia*: *Tillandsia brachycaulos* Schltld., *T. elongata* Kunth, *Tillandsia fasciculata* Sw., *T. schiedeana* Steudel., y *T. yucatanana* Baker. Todas las especies son epífitas obligadas con fotosíntesis CAM y se encuentran de forma natural en la península de Yucatán (Cach-Pérez et al., 2013; Ramirez-Morillo et al., 2004; Ramirez-Morillo y Carnevali F. C., 1999). Las especies difieren en morfología, tipo ecológico y rango de distribución a lo largo de la península de Yucatán.

Tillandsia brachycaulos (Figura 1.4a) es una especie atmosférica generalista con capacidad limitada para almacenar agua entre sus hojas, mismas que presentan un perfil cóncavo. Es una de las especies más abundantes y ampliamente distribuidas en la península de Yucatán, presente en casi todos los tipos de vegetación de la región (Cach-Pérez et al., 2013; Ramirez-Morillo y Carnevali F. C., 1999); es tolerante a la sombra, y a la sequía (Cervantes et al., 2005; Graham y Andrade, 2004). En las selvas bajas no presenta una estratificación vertical clara, aunque tiende a ser más abundante en la sección media del dosel, donde preferentemente ocupa sitios más cercanos al tronco; lo que le proporciona una exposición de ~50 % de la radiación solar total durante la estación seca (Cach-Pérez et al., 2013; Chilpa-Galván et al., 2013; Cervantes et al., 2005). Su ecología, dinámica poblacional y respuesta fisiológica han sido ampliamente estudiados en la selva baja caducifolia de Dzibilchaltún, Yucatán (González-Salvatierra et al., 2010; Cervantes et al., 2005; Graham y Andrade, 2004; Mondragón et al., 2004a, 2004b; Andrade, 2003).

Tillandsia elongata (Figura 1.4b) tiene una morfología de tanque poco profundo, posee las hojas más anchas de las especies evaluadas, con un perfil cóncavo pero considerablemente menos pronunciado que *T. brachycaulos* y *T. fasciculata*; y la menor cobertura de tricomas de todas las especies evaluadas (Cach-Pérez et al., 2016; Ramirez-Morillo et al., 2004). En México está presente en Tabasco, Campeche, Quintana Roo y Yucatán, en altitudes de 0 – 800 metros sobre el nivel del mar; su distribución está restringida principalmente a selvas bajas, pero también se le puede encontrar en manglares y selvas altas (Cach-Pérez et al., 2013; Espejo-Serna et al., 2004; Ramirez-Morillo y Carnevali F. C., 1999). Es menos tolerante a la sequía que *T. brachycaulos*, con la que suele compartir forofitos, por lo que tiende a ocupar sitios más expuestos en el dosel con mayor acceso a agua de lluvia y rocío (Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003).

Tillandsia fasciculata (Figura 1.4c) ha sido descrita como atmosférica, tanque o intermedia (Cach-Pérez et al., 2018, 2016; Bader et al., 2009; Zotz y Thomas, 1999; Pittendrigh, 1948). Sus hojas son largas y angostas, con un perfil cóncavo muy pronunciado. En México está ampliamente distribuida desde el centro del país hasta la península de Yucatán, donde se encuentra presente en casi todos los tipos de vegetación; sin embargo, es más común en los ecosistemas más húmedos como las selvas medianas subcaducifolias y subperenifolias (Cach-Pérez et al., 2013; Espejo-Serna et al., 2004; Ramirez-Morillo y Carnevali F. C., 1999). En esta especie, la germinación y el crecimiento de las plántulas es altamente sensible a la sequía, lo que podría limitar su abundancia y rango de distribución (Bader et al., 2009). Presenta una alta densidad de tricomas foliares tanto en la superficie abaxial como en la adaxial (Cach-Pérez et al., 2016).

Tillandsia schiedeana (Figura 1.4d) es una especie atmosférica con hojas angostas, y muy involutas, lo que les da un perfil aproximadamente cilíndrico. Ésta especie forma colonias de numerosas plantas con una forma globosa (Ramirez-Morillo et al., 2004). Está ampliamente distribuida desde el norte de México; en la península de Yucatán se encuentra en selva baja caducifolia, mediana subcaducifolia, mediana subperenifolia y en selva baja inundable (Cach-Pérez et al., 2013; Ramirez-Morillo y Carnevali F. C., 1999). En la selva baja de Dzibilchaltún, Yucatán, su presencia está asociada positivamente con la distancia al cenote¹ del sitio, y a la textura de la corteza de los forofitos (Chilpa-Galván et al., 2013).

¹Cenote: palabra proveniente del maya *ts'ono't* o *d'zonot*. Dolina inundada de origen cárstico, con una apertura hacia el exterior y conectada al manto freático de la península de Yucatán (Beddows et al., 2007; Schmitter-Soto et al., 2002).

Presenta los segundos tricomas más grandes y el disco central más grande de las especies evaluadas lo cual le proporciona a sus hojas una coloración grisácea (Cach-Pérez et al., 2018). Así mismo, se ha observado que *T. schiedeana* es capaz de almacenar, durante el día, el CO₂ producto de su respiración, aún cuando no está en condiciones estresantes a diferencia de otras especies de *Tillandsia* (Loeschen et al., 1993; Martin y Adams III, 1987). *Tillandsia yucatanana* (Figura 1.4e) es una especie atmosférica sin capacidad de almacenar agua, presenta las hojas más suculentas de todas las especies empleadas, con un perfil casi cilíndrico. Se distribuye en algunos de los ecosistemas con menor precipitación en la península de Yucatán: selva baja, duna costera y manglar chaparro, donde es más abundante (Cach-Pérez et al., 2013). *Tillandsia yucatanana* presenta los tricomas más grandes entre todas las especies evaluadas, lo que le proporciona un tono grisáceo a sus hojas (Cach-Pérez et al., 2018).

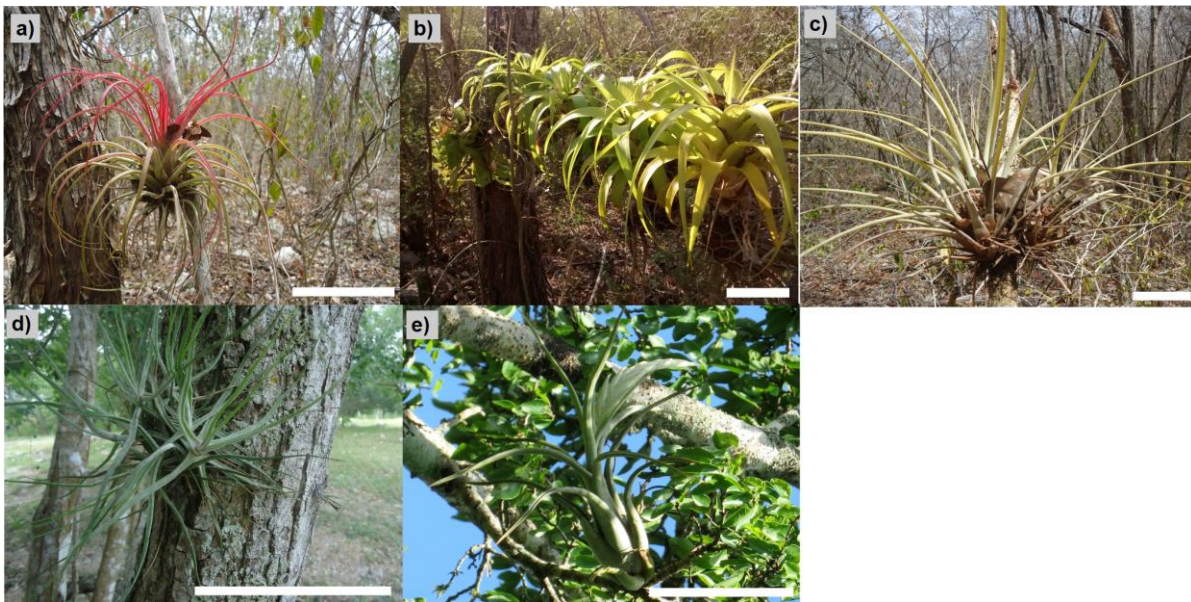


Figura 1.4 Especies de bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán empleadas en el presente estudio. a) *Tillandsia brachycaulos*. b) *Tillandsia elongata*. c) *Tillandsia fasciculata*. d) *Tillandsia schiedeana*. e) *Tillandsia yucatanana*. Las barras blancas = 10 cm.

Preguntas de investigación

- ¿Como influyen las características foliares: tamaño, forma y presencia de tricomas, en la formación del rocío, las propiedades de la capa límite y la temperatura foliar en bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán con morfologías y estrategias fisiológicas contrastantes?
- ¿Cuál es el efecto diferencial de la formación de rocío nocturno sobre los parámetros de fluorescencia de fotosistema II, acidez tisular, contenido relativo de agua y succulencia en bromeliáceas epífitas con morfología tipo “tanque” (*Tillandsia elongata*), “atmosférica” (*T. brachycaulos* y *T. yucatanana*) e intermedia (*T. fasciculata*) en una selva baja caducifolia ?
- ¿Cómo afecta la forma y dimensiones de la sección transversal de las hojas de bromeliáceas epífitas en las características de la capa límite en *T. elongata* y *T. fasciculata*?
- ¿Cómo afectan los tricomas foliares: a) la absorbancia y reflectancia a la luz visible; b) el intercambio de calor radiante; y c) las características de la capa límite en *Tillandsia elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatanana* y *T. schiedeana*?

Hipótesis

- En ausencia de otra fuente de agua, las bromeliáceas epífitas privadas de rocío nocturno presentarán mayor disminución de parámetros de fluorescencia del fotosistema II, acidez tisular, contenido relativo de agua y succulencia foliar en comparación con aquellas expuestas al rocío nocturno.
- En ausencia de rocío nocturno, las plantas de *T. elongata* y *T. fasciculata* presentarán una mayor disminución en los valores de acidez tisular en comparación con las plantas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana*. Las plantas de *T. brachycaulos* y *T. yucatanana* presentarán una mayor disminución en el contenido de agua y la succulencia foliares en comparación con *T. elongata* y *T. fasciculata*.
- La forma y dimensiones de la sección transversal de la hoja tienen mayor influencia sobre las propiedades de la capa límite que la presencia o características de los tricomas foliares en hojas de bromeliáceas epífitas.

- Las hojas intactas de *Tillandsia elongata*, *Tillandsia fasciculata*, *Tillandsia brachycaulos*, *Tillandsia yucatanana* y *Tillandsia schiedeana* tendrán una mayor reflectancia, menor absorbancia, menor radiación neta y una menor temperatura foliar que aquellas a las que se les retire los tricomas.
- Las diferencias en la reflectancia y absorbancia causadas por la densidad y tamaño de los tricomas foliares en las hojas intactas darán como consecuencia diferencias en la absorbancia, radiación neta y temperatura foliar en *Tillandsia elongata*, *Tillandsia fasciculata*, *Tillandsia brachycaulos*, *Tillandsia yucatanana* y *Tillandsia schiedeana*

Objetivo general

Caracterizar la influencia de los tricomas foliares y la forma de la hoja en el balance de energía y la captación de agua en forma de rocío; así como la importancia fisiológica de la formación de rocío nocturno en bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán.

Objetivos particulares

- Evaluar, mediante mediciones en condiciones semicontroladas el efecto de la falta de formación de rocío sobre la fotosíntesis, acidez tisular, contenido relativo de agua y succulencia foliar en *Tillandsia elongata*, *Tillandsia fasciculata*, *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia yucatanana*.
- Caracterizar mediante mediciones en túnel de viento y la técnica de velocimetría de imágenes por partículas la capa límite en hojas de *Tillandsia elongata* y *Tillandsia fasciculata*.
- Caracterizar mediante mediciones en túnel de viento y la técnica de velocimetría de imágenes por partículas el efecto de los tricomas de *Tillandsia brachycaulos* en la capa límite.
- Analizar los componentes del balance de energía en hojas de *Tillandsia* en condiciones controladas.
- Evaluar el efecto de los tricomas foliares sobre la absorbancia y reflectancia a la luz

visible, el intercambio de calor radiante y la temperatura foliar en *Tillandsia elongata*, *Tillandsia fasciculata*, *Tillandsia brachycaulos*, *Tillandsia yucatanana* y *Tillandsia schiedeana*.

Estrategia experimental

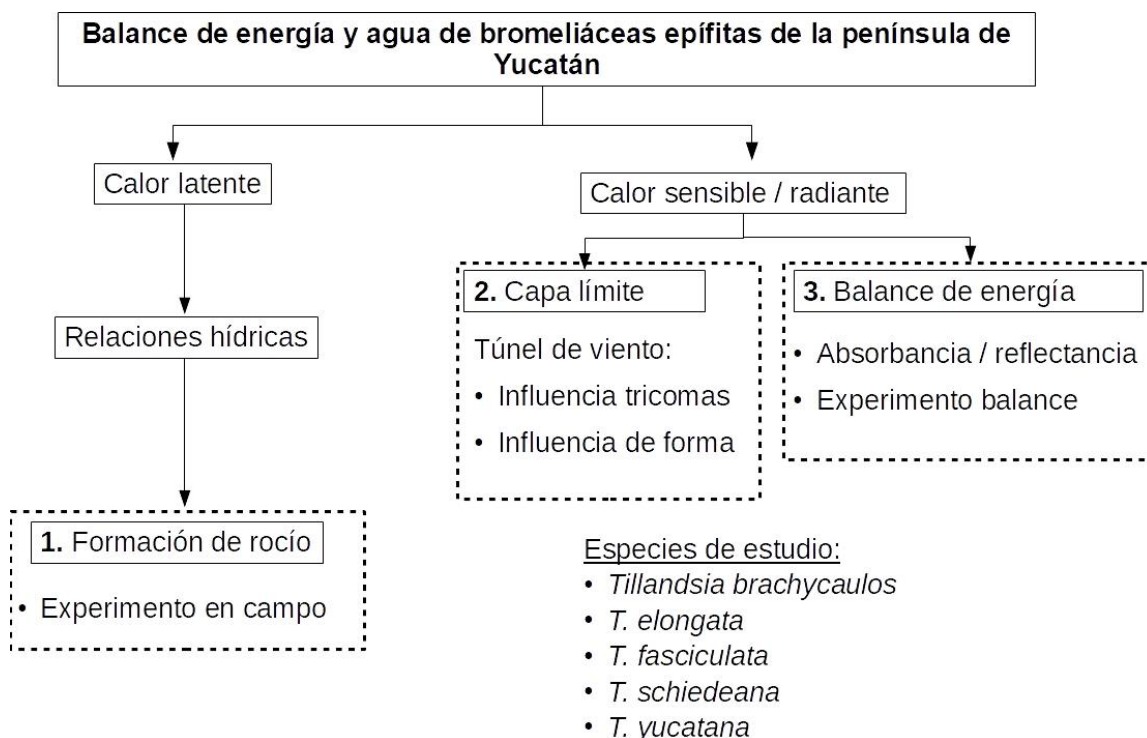


Figura 1.5 Estrategia experimental

El presente trabajo aborda distintos aspectos relacionados con el balance de energía en las hojas de bromeliáceas epífitas: El intercambio de calor, la formación de rocío y las características de la capa límite.

La tesis se divide en tres capítulos experimentales:

- 1) La importancia del rocío como única fuente de agua para distintas especies de bromeliáceas epífitas durante la transición de la estación de “nortes” a sequía en una selva seca de la Península de Yucatán. El trabajo experimental se llevó a cabo en condiciones semicontroladas en la selva baja de Dzibilchaltún, Yucatán.
- 2) La caracterización de la capa límite en hojas de bromeliáceas epífitas, ésta se llevó a cabo en el Laboratorio de pruebas ópticas no destructivas del Centro de Investigación en

Óptica (CIO), en León, Guanajuato empleando un túnel de viento.

3) La caracterización de las propiedades ópticas de los tricomas foliares y su influencia en el intercambio de calor en hojas de bromeliáceas epífitas. Las mediciones de reflectancia y absorbancia se llevaron a cabo en el Centro de Investigaciones en Óptica en León (CIO) en León, Guanajuato; los experimentos de balance de energía en el laboratorio de Fisiología Ambiental de Plantas de la unidad de Recursos Naturales del CICY.

CAPÍTULO II**DEW CAN PROLONG PHOTOSYNTHESIS AND WATER STATUS DURING DROUGHT IN SOME EPIPHYTIC BROMELIADS FROM A SEASONALLY DRY TROPICAL FOREST**

Publicado como: Chávez-Sahagún, E., Andrade, J. L., Zotz, G., & Reyes-García, C. (2019). Dew Can Prolong Photosynthesis and Water Status During Drought in Some Epiphytic Bromeliads From a Seasonally Dry Tropical Forest. *Tropical Conservation Science*, 12, 1940082919870054.

1. Abstract

Dew can represent an alternate water source in epiphytic bromeliads. However, the physiological relevance of dew to withstand the dry season, within seasonal forests, has not been fully understood. To study the effect of dew deposition in the physiological response of four *Tillandsia* species with contrasting morphologies, we performed an experiment in the tropical dry deciduous forest of Dzibilchaltún, Mexico, during the transition from the wet to the dry season. Half of the individuals were covered every night with a plastic tarp to prevent dew deposition. Environmental variables were monitored; and physiological variables (relative water content, leaf succulence, nocturnal tissue acidification and electron transport rate) were measured at the beginning and end of the experiment. We found that throughout the drought, there was consistent nighttime dew formation for > 4 h. Both the time the leaves spent at a temperature below dew point of the air and the effect on water and carbon metabolism was species specific, as evidenced by the comparison among the exposed and covered (dew deprived) plants. *Tillandsia elongata* and *Tillandsia brachycaulos* had longer times of dew formation and showed higher water content at the end of the experiment when exposed to dew, the latter species also had a significant effect of dew on nocturnal acidity. In contrast, neither *Tillandsia yucatana* nor *Tillandsia fasciculata* seemed to be using dew as a relevant source of water during the dry period. We discuss the species' morpho-anatomical traits that may be related to the differences in dew formation and use.

2. Introduction

Approximately half of the Bromeliaceae are epiphytes, making it the second most important angiosperm family in terms of the number of epiphytic species (Zotz, 2013). In the canopy habitat, epiphytic bromeliads endure periods of drought interspersed by pulses of moisture input (Reyes-García et al., 2012; Andrade, 2003; Zotz & Hietz, 2001; Martin, 1994). To cope with these conditions, these species display an array of morphological and physiological traits aimed at acquiring, storing and conserving water. These include succulent leaves; water impounding “tanks”, and crassulacean acid metabolism (CAM) (Crayn et al., 2004; Dodd et al., 2002; Benzing, 2000; Martin, 1994). Additionally, another important feature is the presence of foliar trichomes, which are highly hygroscopic, scale-like, multi-cellular structures that absorb water and nutrients (Givnish et al., 2014; Benzing, 2000; Benzing et al., 1976).

Epiphytic bromeliad species mainly conform to one of two functional groups: “tank” and “atmospheric” species (Benzing, 1990; Pittendrigh, 1948), which reflect two distinct ecological and physiological strategies. In tropical dry deciduous forests, tank species are rare because their tolerance to drought, once tank water is exhausted, is limited; so, these plants show a more conservative use of water (North et al., 2013; Reyes-García et al., 2012; Graham & Andrade, 2004; Wolf & Alejandro, 2003; Pittendrigh, 1948). Both tank and atmospheric epiphytic bromeliads from seasonal environments can display succulent leaves with a dense cover of well-developed trichomes (Benzing, 2000). Yet, atmospheric species, which are more common in these dry forests, usually possess higher leaf succulence and are better adapted to use water from rain pulses. Also, atmospheric species are capable of maintaining photosynthetic activity under low leaf relative water content (Cach-Pérez et al., 2013; Reyes-García et al., 2012; Pierce, 2007; Benzing, 2000; Lüttge, 1989).

Apart from rain, epiphytes may rely on dew and fog as alternate sources of water, which influences their abundance, vertical and altitudinal distribution and survival (Rapp & Silman, 2014; Guevara-Escobar et al., 2011; Reyes-García et al., 2008; Andrade, 2003; Cavelier & Goldstein, 1989). Dew deposition generally occurs during nighttime at high humidity and relatively low temperature. When the air adjacent to the leaves cools down to its dew point, and leaf surfaces get colder than that surrounding air, water will condense on those surfaces (Nobel, 2009).

Fog and/or dew can be the main source of water in bromeliads from arid environments

(González et al., 2011; Pinto et al., 2006). However, the relative importance in the total budget of dry forests epiphytes seems to vary greatly between species, location and season (Wu et al., 2018; Reyes-García et al., 2012, 2008; Graham & Andrade, 2004; Andrade, 2003). The few studies that have explored the importance of dew and fog have found that the ability to access, intercept and use these water resources may depend on plant morphology and physiology (Reyes-García et al., 2012; Martorell & Ezcurra, 2007; Graham & Andrade, 2004). Yet, the magnitude of the effect of dew deposition on the physiology of epiphytic species *in situ* remains to be quantified, as the question to its actual relevance in plant survival remains unanswered.

The present study evaluated the importance of dew deposition in the physiological response of four epiphytic *Tillandsia* species with contrasting life forms (from tank to atmospheric) in the tropical dry deciduous forest of Dzibilchaltún, Mexico. A field experiment was set during the transition from an early dry season, locally known as “nortes” characterized by daily low temperatures, wind events, sparse rainfall, and dew deposition (Andrade, 2003; Orellana, 1999), to the dry season. In order to do so, we monitored the physiology of the species during this transition, either under natural conditions or under semi-controlled conditions where plants were covered with a plastic tarp during the night to prevent dew formation.

We expected that because of this seasonal transition, the tank species would show a more marked decrease in photosynthetic activity values, with more pronounced changes in relative water content and leaf succulence than atmospheric species. We also expected that dew-deprived plants would show significantly lower photosynthetic activity and water status values in comparison to the plants exposed to dew deposition.

3. Materials and methods

3.1. Study site and plant species

This study was conducted at the Dzibilchaltún National Park (21° 05'N, 89° 35'W, 8 m a.s.l.), Yucatan, Mexico, which is characterized as a tropical dry deciduous forest with a mean annual rainfall of 700 mm and mean temperature of 25.8 °C (Thien et al., 1982). A marked dry season (March–May) is separated from the wet season (June–October) by an early dry season known locally as “nortes” (November–February). The latter is characterized by scattered rainfall (20–60 mm), low nocturnal temperatures (<20 °C) and dew formation (Orellana, 1999; Herrera-Silveira, 1995).

Table 2.1 Life form, water impounding capacity, Leaf Size (Length X Width), Specific Leaf Area (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) and Habitat on the Yucatán Peninsula for the Species Used in This Experiment.

Species	Life form	Water impounding capacity	Leaf size (cm × cm)	SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	Habitat ²
<i>T. elongata</i>	Tank	Yes	31 – 39 × 2.5 – 5	99.5 ± 7 ^a	DF, SD
<i>T. fasciculata</i>	Atmospheric	Yes	34 – 58 × 2 – 3	48.4 ± 1 ^b	DF, SD, SE
<i>T. brachycaulos</i>	Atmospheric	Reduced	25 × 0.5 – 1.9	106.3 ± 7 ^b	DF, SD, SE
<i>T. yucatanana</i>	Atmospheric	No	5–15 × 3 – 7	36.2 ± 2 ^c	CD, SM, DF

Note. CD = coastal sand dune; DF = deciduous forest; SD = semideciduous forest; SE = semievergreen forest; SM = scrub mangrove. Different letters indicate significant differences in SLA, $p < .05$.

¹Ramirez-Morillo et al. (2004).

²Cach-Pérez et al. (2013).

Four epiphytic bromeliad species of the genus *Tillandsia* were selected: the shallow tank *Tillandsia elongata* Kunth; *Tillandsia fasciculata* Sw., which is variously described as an atmospheric, a tank or an intermediate species (Cach-Pérez et al., 2018, 2016; Bader et al., 2009; Zotz & Thomas, 1999; Pittendrigh, 1948); *Tillandsia brachycaulos* Schldl., an atmospheric generalist with a limited water impounding capacity; and *Tillandsia yucatanana* Baker, an atmospheric with very succulent leaves and no water impoundment. All species are obligate epiphytes with CAM photosynthesis and are native to the study site (Cach-Pérez et al., 2013; Ramirez-Morillo et al., 2004). Species differ strongly in morphology, ecological type and distribution range along the Yucatan Peninsula (Figure 2.1; Table 2.1). Most of the species are rare at the study site (Cach-Pérez et al., 2013; Chilpa-Galván et al., 2013), a protected area. Thus, apart from *T. brachycaulos*, which was collected at Dzibilchaltún, plants were collected elsewhere: *T. elongata* was collected at Homún; *T. fasciculata* at Hopelchén; and *T. yucatanana* at Komchén, all three sites within the Yucatan Peninsula. Plants, which were adult size, were kept in a shade house at the Centro de Investigación Científica de Yucatán (located <10 km from Dzibilchaltún) for a week before the experiment.

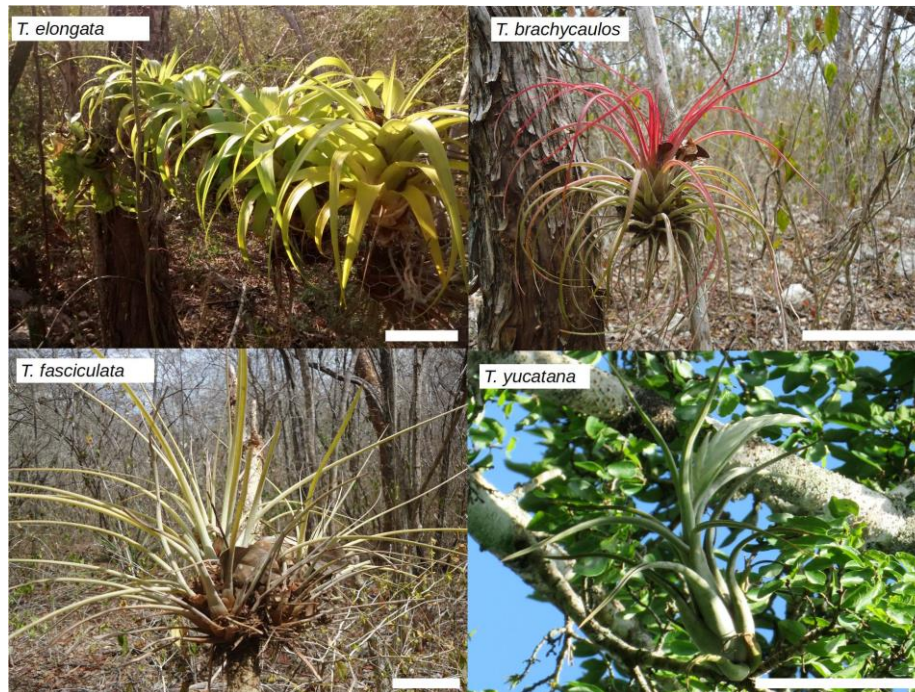


Figure 2.1 The epiphytic *Tillandsia* species with contrasting morphologies and life forms selected for this study. The white bars are 10 cm. Credit: *Tillandsia yucatanana* by C. Espadas-Manrique, others by E. Chávez-Sahagún.

The experiment was established at a site with abundant epiphytes in December 2015. A group of 12-16 individuals per species were mounted on a wire mesh 1.2 m above the ground. The plants were placed evenly spaced in two rows, with the smaller atmospheric species above the larger tank species to prevent shading effects. The plants had been receiving natural rain at the site or nearby shade house and were watered to reduce stress from manipulation when mounted. After 36 days of acclimation (during which no rain was registered at the site), half the plants of each species were covered daily with a plastic tarp during nighttime (18:00 to 06:00 h) to prevent dew deposition on the leaves; the rest of the plants were left uncovered (Supplementary Material). The covered treatment isolated the air to prevent condensation, but encompassed all the plants in the treatment together, thus ensuring a large amount of air within the enclosure so that nighttime gas exchange was not impaired. The experimental treatment lasted 8 weeks from late January to mid-March 2016. To isolate the effect of dew, leaf wetting from rainfall was minimized. During this period there was only one important rainfall event on March 13 (12.7 mm); to prevent plants from getting wet, all plants, irrespective of the treatment, were covered with two plastic tarps before the event started. Minor rainfall events (1-3 mm), occurred during January (5 events) and

February (1 event; data from a CONAGUA meteorological station), however, no measures were taken in such instances.

3.2. Microenvironment measurements

Air temperature and relative humidity were recorded hourly using iButtons (Maxim iButton, Silicon Valley, USA), which were placed at the same height as each group of plants. Vapor pressure deficits were calculated after Jones (1992). Leaf temperature was measured with thermocouples attached to the underside of leaves with microporous tape; temperature was measured every minute and averages recorded every 10 minutes using a datalogger (CR21X, Campbell Scientific, North Logan, USA). To measure the duration of dew events, two leaf wetness sensors (Model 237 Leaf Wetness Sensor, Campbell Scientific, North Logan, USA) were affixed to the wire mesh along the plants in each treatment, averages recorded every 10 minutes with the same datalogger.

The dew point of the air (t_d) was calculated after (2005):

$$t_d = \frac{B_1 \left[\ln \left(\frac{RH}{100} \right) + \frac{A_1 t}{B_1 + t} \right]}{A_1 - \ln \left(\frac{RH}{100} \right) - \frac{A_1 t}{B_1 + t}}$$

where RH is the relative humidity, t is the air temperature, and $A_1 = 17.625$, and $B_1 = 243.04$ °C. The theoretical duration of dew deposition was calculated as the time when leaf temperature was \leq air dew point.

3.3. Physiological data

The effect of dew deposition on plant physiology was assessed by determining nocturnal acidification, relative water content (RWC), leaf succulence and electron transport rate (ETR) in late January just before beginning the nightly covered treatment (referred to as early dry season), and in mid-March after the plants had been under the treatment for 8 weeks (referred to as dry season). All physiological measurements were carried out selecting 5-8 young, but fully expanded healthy leaves per species per treatment to perform the measurements. To characterize RWC, leaf samples were collected before dawn and placed in a sealed bag with moist tissue paper and transported in a cooler with ice to the laboratory to obtain fresh weight; then placed in distilled water for 48 h to obtain saturated weight.

Leaves were then scanned, and leaf area was estimated using ImageJ software. After drying at 65 °C for 48 h, dry weight was determined. RWC was calculated as: (fresh weight – dry weight)/ (saturated weight – dry weight) * 100; leaf succulence was calculated as ((fresh weight – dry weight) * 1000)/leaf area. To further characterize relevant traits that may differentiate the species, we measured specific leaf area (SLA) as: (leaf area (cm²))/ (dry weight (g)), at the beginning of the experiment.

To estimate nocturnal acidification (ΔH^+), samples from every plant of each species were collected at sunset and before dawn the next day and frozen in liquid N₂ on site. In the laboratory, samples were first weighed and then macerated in a porcelain mortar and boiled in distilled water for 5 minutes. After cooling to room temperature, samples were titrated with sodium hydroxide (NaOH) 0.01N using an automatic titrator (702 SM Tritino, Metrohm, Switzerland). Acidity at dawn minus acidity at sunset is reported as ΔH^+ and expressed in mmol H⁺ g⁻¹ fresh weight.

Chlorophyll fluorescence was measured in the field with a pulse amplitude-modulated fluorometer (Mini-PAM, Walz Effeltrich, Germany). Light response curves were performed in dark-adapted leaves to assess maximum electron transport rate (ETR_{max}) values. ETR was calculated after Maxwell and Johnson (2000):

$$\text{ETR} = \Phi_{\text{psII}} * \text{PFDa} * (0.5),$$

where Φ_{psII} is the quantum yield of photosystem II, PFDa is absorbed photon flux density, and 0.5 accounts for the partitioning of energy between PSII and PSI. Values of leaf light absorption, or absorptance were obtained from the mid-leaf section of recently excised leaves from plants used in this experiment (n = 5) using a UV/Vis/NIR Lambda 900 spectrometer coupled with a PELA9026 integrating sphere (Perkin-Elmer, Massachusetts, USA). Absorptance values (a) used were: *T. elongata* = 0.72, *T. fasciculata* = 0.65, *T. brachycaulos* = 0.67, *T. yucatana* = 0.78.

3.4. Statistical analyses

Linear regressions were performed to assess the relationship between average nocturnal relative humidity, air temperature or vapor pressure deficit; and the days passed from the beginning of the experiment. Repeated measures ANOVAs were used to analyze the effect of the season, species and treatments on the duration of dew deposition, relative water content, leaf succulence, nocturnal acidification and ETR_{max}. Tukey post hoc tests were

performed. Differences in SLA between species were analyzed with a non parametric Kruskal-Wallis test followed by paired comparisons since this particular dataset did not fulfil the assumptions of the ANOVA (Kruskal & Wallis, 1952). Repeated measures ANOVA were performed using STATISTICA v.10 (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA), regressions and Kruskal-Wallis were run using the program SPSS 22 (Chicago, IL, USA). A value of $P < 0.05$ was used as the cut-off for significant differences.

4. Results

4.1. Environmental conditions

During the transition from the early dry to the dry season, nocturnal relative humidity (RH) progressively decreased ($R^2 = 0.13$, $P = 0.02$ Figure 2.2a), while both nocturnal temperature ($R^2 = 0.53$, $P < 0.001$; Figure 2.2b) and vapor pressure deficit ($R^2 = 0.30$, $P < 0.01$; Figure 2.2c) increased.

4.2. Dew deposition

Leaf temperature measurements indicate that the average dew deposition lasted 04:24 to 5:26 h every night in uncovered plants (Figure 2.3a), with a significant species effect ($F(3, 672) = 5.806$, $P < 0.001$). Dew duration was significantly longer in *T. elongata* compared to *T. yucatanana* (Tukey test, $P < 0.05$). The treatment effect was also significant ($F(1, 672) = 1047.1$, $P < 0.001$), as the covered plants had much shorter periods of dew deposition. Among covered plants, dew formation lasted only 00:20 to 01:02 h (Figure 2.3a) and species differences were not significant. The leaf wetness sensors gave similar results with an average of dew deposition duration of 08:01 h in the exposed, and 01:09 h for the covered treatments (Figure 2.3b). Leaf temperature showed a sharp decrease between 18:00 and 06:00 h, while dew point of the air showed a more gradual decrease in both treatments (Figure 2.4). Dew point of the air was lower within the plastic tarp of the covered treatment (Figure 2.4), which caused plants in this treatment to reach the dew point for much shorter periods.

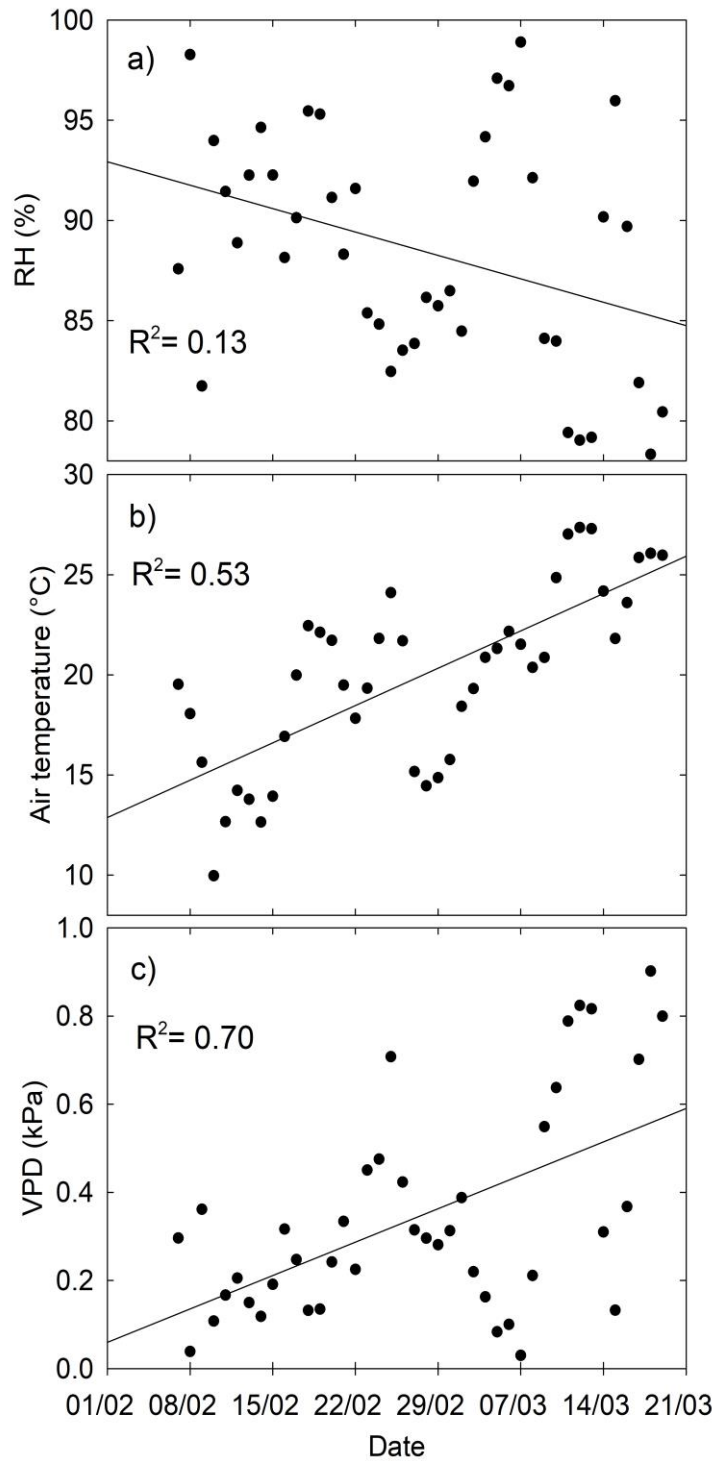


Figure 2.2 Change in average nocturnal (18:00 – 06:00) environmental conditions during the experiment. a) Relative humidity, b) Air temperature, c) Vapor pressure deficit. Solid lines represent significant linear regressions.

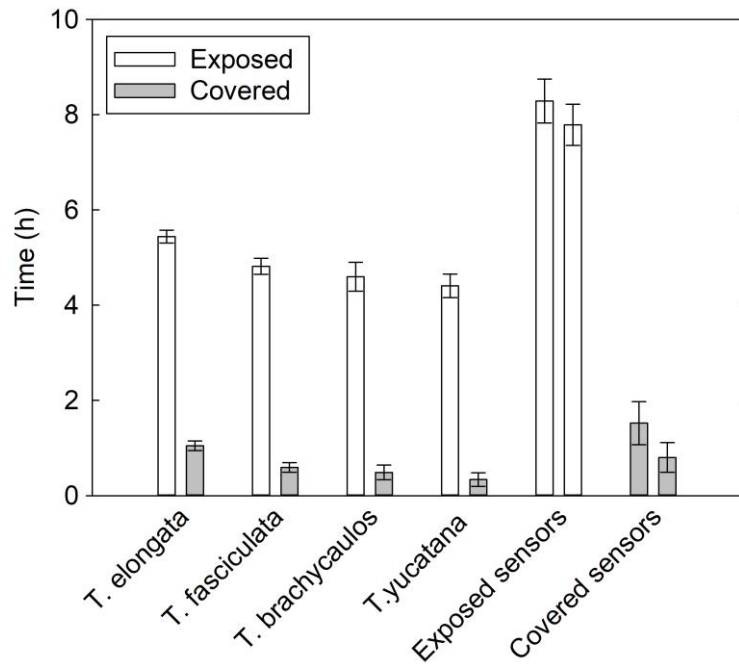


Figure 2.3 Duration of deposition as calculated for the leaves of exposed and covered plants (a), or registered by exposed and covered leaf wetness sensors adjacent to the plants. Data are means \pm SD (n = 6 – 8). Different letters indicate significant differences.

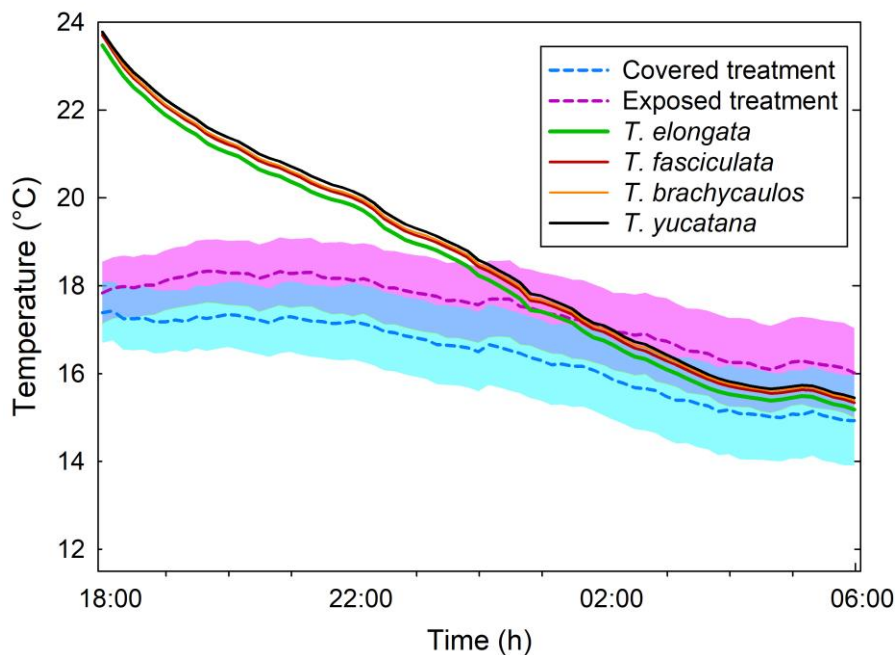


Figure 2.4 Time course of dew point of the air in the cover treatment and exposed control (dashed lines), and leaf temperature of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos* and *T. yucatana* (solid lines), in the period from 07/02 to 19/03/2016. Data are means, shaded areas indicate \pm SE.

4.3. Specific leaf area

Pairwise comparisons found differences among the SLA values in the species ($H(3, N=58) = 47.18$; $P < 0.001$; Table 2.1). *Tillandsia elongata* and *T. brachycaulos* had the highest values (99.5 and $106.3 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, respectively), followed by *T. fasciculata* and *T. yucatanana* that showed the lowest SLA values (48.4 and $36.2 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, respectively).

4.4. Water relations

Progression of the dry season and the exposure to dew treatments affected the water relations of the four species differently (Figure 2.5). *Tillandsia yucatanana* showed the largest drop in relative water content (RWC) between the early dry and dry season (mean decrease of 30 % from its original values, Tukey $P < 0.05$) (Figure 2.5a, b), but this species was not affected by the nightly covered treatment. *Tillandsia fasciculata* had the smallest reduction in RWC in both treatments (mean reduction of 8.5 %) (Figure 2.5a, b), and differences were non-significant; this species was not affected by treatment either. In the case of *T. elongata* and *T. brachycaulos*, reduction of RWC between early dry and dry season was only significant in covered plants (Tukey, $P < 0.05$), with a 26 % and 30 % decrease, respectively (Figure 2.5b), compared to the plants exposed to dew (5 % and 11 % decrease, respectively; $P > 0.05$, Figure 2.5a).

Overall, there were differences in succulence among the species, with *T. elongata* having the least succulent leaves (mean value of $43.8 \text{ mg H}_2\text{O cm}^{-2}$ at the beginning of the experiment) and *T. yucatanana* having the most succulent leaves (initially $191.8 \text{ mg H}_2\text{O cm}^{-2}$, $P < 0.001$). However, only *T. yucatanana* showed significant changes in succulence, with a reduction of approximately 50 % during of the dry season (Tukey $P < 0.0001$, in the overall ANOVA there was a significant species \times time interaction; $F(3,50) = 47.15$, $P < 0.0001$). The other three species showed a non-significant tendency to lower succulence as the drought progressed. Covering did not affect any of the species significantly.

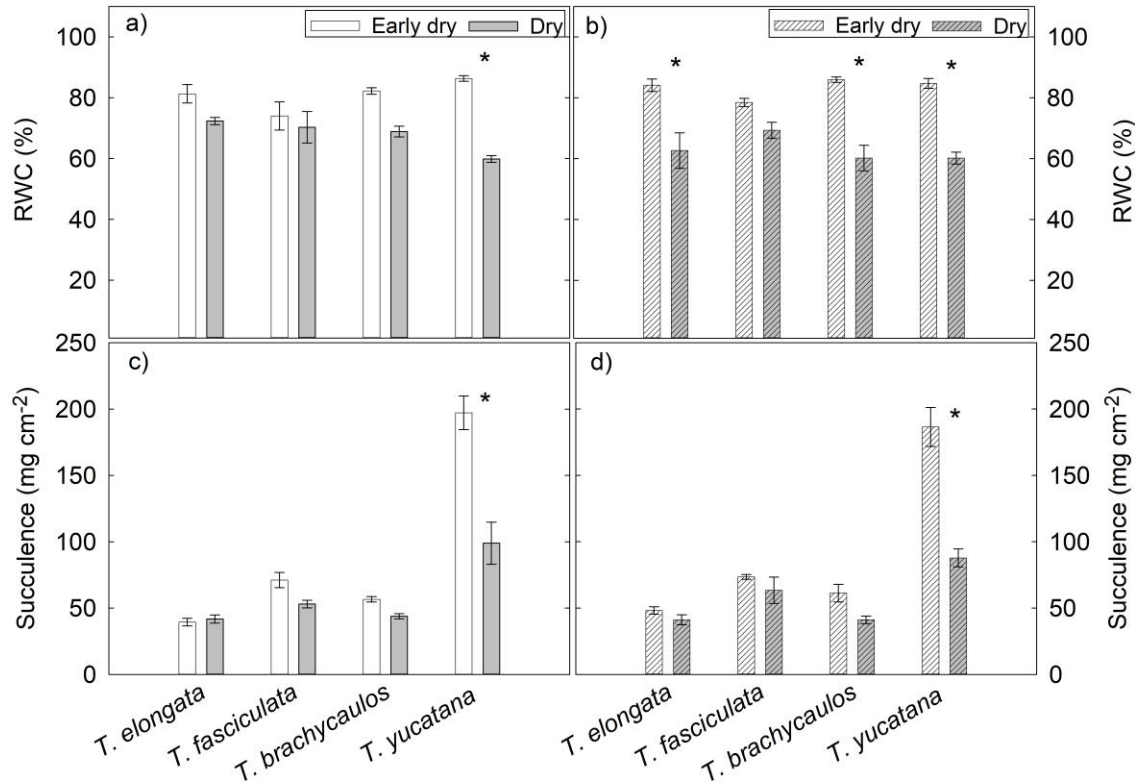


Figure 2.5 Water relations at the beginning (early dry season: All plants exposed to rain and dew) and at the end (dry season: half of the plants dew deprived) of the 8-week long experiment, for leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos* and *T. yucatana* in the exposed (open bars) and covered treatments (shaded bars), (a) RWC for exposed plants, (b) RWC for covered plants, (c) Leaf succulence for exposed plants, (d) Leaf succulence for covered plants. Data are means \pm SE (n = 6 – 8). Asterisks indicate significant differences between seasons for each species and treatment. RWC = relative water content.

4.5. Carbon metabolism

Overall, the species had differences in nocturnal acidification, with *T. fasciculata* and *T. brachycaulos* reaching higher values than *T. yucatana* (Tukey, species effect $P < 0.05$). With the onset of the dry season, there was a tendency towards reduced nocturnal carbon uptake (measured as tissue acidification) (Figure 2.6a, b), with different species responses to the nightly covered treatment (time \times species \times treatment interaction, $F(3,46) = 3.74$ $P < 0.05$). Nocturnal acidification in dew-deprived *T. brachycaulos* plants was reduced by $> 50\%$ with the progressing dry season (Tukey $P < 0.05$). In comparison, exposed plants had a non-significant reduction of $\sim 27\%$. *Tillandsia elongata* did not show significant changes, but had

the same tendency as *T. brachycaulos* with a larger decrease in acidification in covered than exposed plants. *Tillandsia fasciculata* showed the opposite trend with a significant reduction in tissue acidification (~47 %, Tukey $P < 0.05$) only found in exposed plants, with no significant change in covered plants. *Tillandsia yucatanana* showed no significant change related to season or treatment, although there was a large non-significant reduction in acidity (~50 %) with the onset of the dry season.

Contrary to our expectations, there was a tendency to increase ETR_{max} values from the early dry to dry season (Figure 2.6b, c). However, this increase was significant only for *T. yucatanana*, which also had the highest values at the end of the experiment (~60 % increase, Tukey $P < 0.01$, overall ANOVA significant species \times time interaction; $F(3,30) = 6.32$ $P < 0.0001$). The covered treatment did not have a significant effect on any of the species.

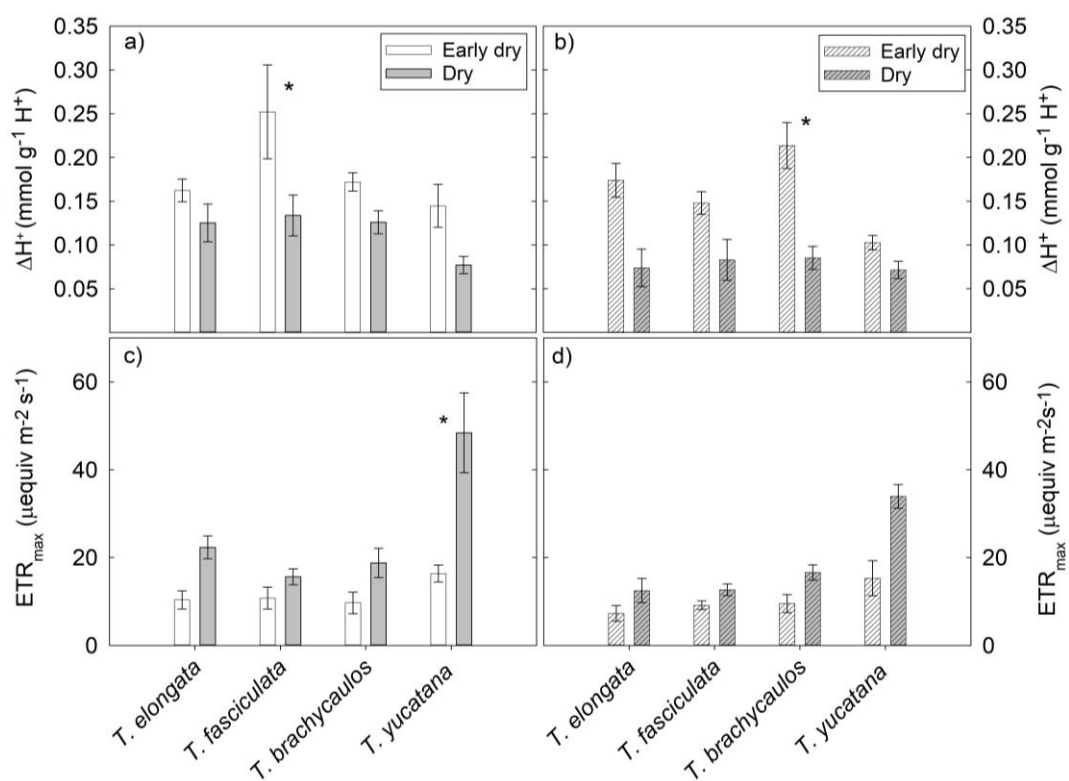


Figure 2.6 Nocturnal acidification (ΔH^+) and maximum electron transport rate (ETR_{max}) at the beginning (early dry season: All plants exposed to rain and dew) and at the end (dry season: half of the plants dew deprived) of the 8-week long experiment, for leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos* and *T. yucatanana* in the exposed (open bars) and covered treatments (shaded bars). (a) ΔH^+ for exposed plants, (b) ΔH^+ for covered plants, (c) ETR_{max} for exposed plants, (d) ETR_{max} for covered plants. Data are means \pm SE ($n = 6 - 8$ for ΔH^+ , and $n = 5$ for ETR_{max}). Asterisks indicate significant differences between seasons for each species and treatment.

5. Discussion

As expected, during the transition from early dry to dry season the canopy microenvironment showed a progressive nighttime increase in air temperature and decrease in air humidity (Figure 2.2). Despite the lack of rainfall, nighttime dew formation was consistently recorded for several hours both on the leaves of the epiphytic Bromeliaceae and on the leaf wetness sensors (Figures 2.3 and 2.4). There were, however, differences among bromeliad species in both the amount of dew condensed in its leaves, and the influence of that water source on plant water status and carbon metabolism.

Our data evidences a gradient of dew formation among the species, with the leaves of *T. elongata* staying under the dew point of the air during a longer period every night, in comparison to the species with the shortest period, *T. yucatanana* (Figures 2.3 and 2.4). In several ways, these two species represent contrasting morphological strategies, which may influence their capacity for dew condensation. The less succulent leaves of *T. elongata* lose more heat to the environment and thus get cooler (Andrade, 2003), promoting leaf temperature to drop below the dew point faster during the night. In contrast, *T. yucatanana* had the most succulent leaves, which represent important water reserves for this species that is abundant at sites with very low annual rainfall (Cach-Pérez et al., 2013). The high thermal capacity of water means that the succulent leaves will take longer to cool during the night (Griffiths & Males, 2017), reducing dew deposition. Flat surfaces found in the wide leaves with horizontal angles of the tank species, *T. elongata*, also promote dew condensation (Kidron, 2005); while the tubular, twisted leaves of the atmospheric *T. yucatanana* lack these surfaces. Leaf morphology also evidences that *T. elongata* has higher leaf surface per unit weight than *T. yucatanana* (SLA, Table 2.1), again increasing the surface exposed for dew formation and absorption in the former species. Finally, the water absorbing leaf trichomes may obstruct dew formation, since water droplets form on the exposed cooler leaf cuticle (Pierce, 2007). Trichome size and density are variable among the *Tillandsia* species studied, with *T. elongata* having the lowest density and smaller trichome size and *T. yucatanana* having higher density and larger trichomes (Cach-Pérez et al., 2016). Together, the leaf succulence, shape, angle and trichome cover contribute to longer dew condensation time in *T. elongata*, and a shorter time in *T. yucatanana*. While the other two *Tillandsia* species have intermediate values on these morphological variables and show intermediate duration of dew formation.

Experimental data have shown that fog (or dew) might not be enough to support growth or recover high RWC in epiphytic bromeliads from a tropical dry deciduous forest after a drought treatment (Reyes-García et al., 2012). However, the hypothesis was that it could contribute to delay the effects of the dry season by maintaining favourable water status and allowing some carbon uptake. Our results support this hypothesis for those species with leaves showing longer hours below dew point. *Tillandsia elongata* and *T. brachycaulos*, did not suffer significant water loss from the early dry to the dry season when exposed to dew, but lower their relative water content 26-30 % under the dew deprived treatment (Figure 2.5). The effect of the conserved water status was evident on carbon metabolism in *T. brachycaulos*, showing a consistent pattern of maintained nocturnal acidity values under dew exposure, but reduced acidity when dew deprived (Figure 2.6). The same non-significant pattern was observed in *T. elongata*.

Overall, *T. fasciculata* seemed unaffected by the seasonal drought or the dew deprivation treatment; this species did not show changes in any of the water (Figure 2.5) or carbon use (Figure 2.6) parameters measured. *Tillandsia fasciculata* was the largest sized of the species used in this study (Table 2.1), and this confers more area to store water and in general a higher capacity to withstand stress (Zotz & Hietz, 2001). The species' thick leaves (SLA; Table 2.1) provide a lower ratio of plant leaf area to plant water content, allowing the species to maintain stomata open during the drought, but with a relatively low loss in internal water content (Zotz & Thomas, 1999). The high nocturnal acidification observed (Figure 2.6) could also be related to high water use efficiency in this species. Thus, a more intense or longer drought would be needed to evaluate whether dew is being used by *T. fasciculata*.

The unexpected increase in ETR_{max} during the experiment in all species (Figure 2.6) partly reflects an increase in incident light as the trees begin to lose their leaves in response to drought, increasing approximately 30 % (from 14 to 21 mol m⁻² d⁻¹, data not shown). Yet, the increase in ETR was unaccompanied by a similar increase in carbon uptake measured as nocturnal acid accumulation; this phenomenon, observed in bromeliads, has been assumed to reflect photorespiration and to be important for photoprotection (Rosado-Calderón et al., 2018; Maxwell, 2002). This excess ETR has been shown to be higher in phenotypes previously adapted to drier conditions than those grown under milder environments (Rosado-Calderón et al., 2018). The high ETR shown in *T. yucatana* may relate to its success in the driest sites of the peninsula, such as mangroves and coastal scrubs (Cach-Pérez et al., 2013), where the need to dissipate excess energy may be large.

In summary, while nocturnal dew can be an important source of water for epiphytic bromeliads in the deciduous forest of Dzibilchaltún during the transition from the early dry to the dry season, its importance varies among species, and the access to this secondary water source may be morphology-dependent.

6. Implications for conservation

Epiphytes are highly sensitive to changes in the environment, this makes them particularly vulnerable to climate change (Wagner & Zotz, 2018; Cach-Pérez et al., 2014), which also makes them possible early indicators of the effects of climate change on forests (Cach-Pérez et al., 2018, 2014). Since the formation of dew is closely related to the minimum daily temperature, increasing temperatures as a consequence of climate change may negatively affect its availability in the future. In the case of the Yucatán Peninsula, more intense dry seasons and higher temperatures are expected to be more frequent with climate change (Orellana et al., 2009). Changes in the dew deposition regime could be followed by monitoring yearly changes in the RWC during the early dry season, especially in species like *T. brachycaulos* and *T. elongata*. Here, we show that while dew may not be a source of water as important as rain, it is still a valuable one and its scarcity may have a negative effect on the survival of sensitive species.

Acknowledgements

We thank Roberth Us, Celene Espadas, Manuela Tamayo, Susana Dzib and Harry Moreno for field and laboratory assistance. We also thank Dzibilchaltún National Park-INAH.

Declaration of Conflicting Interests

The Authors declare that there is no conflict of interest with respect to the research, authorship, and/or publication of this article.

Funding

Eduardo Chávez-Sahagún received a scholarship from CONACYT 419242, the study was funded by SEP-CONACYT project 221490 and INEGI-CONACYT project 290916.

CAPÍTULO III

CARACTERIZACIÓN DE LA CAPA LÍMITE EN HOJAS DE BROMELIÁCEAS EPÍFITAS

1. Introducción

La capa límite es una capa de aire adyacente a una superficie sólida la cual presenta una velocidad de viento menor que la del aire circundante debido al efecto de la fricción con dicha superficie (Nobel, 2009; Schuepp, 1993). En las plantas, la capa límite constituye una resistencia para el intercambio de energía y gases ya que a través de ésta ocurre la captación de CO₂, la transpiración, la formación de rocío y la conducción y convección, por lo que es importante para la fotosíntesis y la temperatura de la planta (Defraeye et al., 2013; Nobel, 2009; Sharkey y Schrader, 2006). La capa límite presenta gradientes de velocidad, temperatura y concentración de gases y estos cambian rápidamente al alejarse de la superficie foliar. El grosor de la capa límite en las hojas varía de un milímetro a un centímetro o más (Raschke, 1960)

El grosor de la capa límite está dado por la velocidad del viento, y el tamaño de la hoja: hojas pequeñas y vientos rápidos favorecen una capa límite más delgada (Vogel, 1970; Gates y Benedict, 1963). La capa límite es más gruesa cerca del borde de la hoja que en las regiones más distales, y carece de un límite claro por lo que éste se establece de manera arbitraria; una manera común de definir el grosor de la capa límite es como “la distancia a la cual la velocidad del flujo es del 99 % de la velocidad del viento circundante”; otra manera de establecer el grosor de la capa límite es mediante la fórmula $\delta \approx \sqrt{(vx/u)}$ v = la viscosidad cinemática del aire, u = la velocidad del viento, y x =el tamaño de la superficie (Schlichting y Gersten, 2016; Nobel, 2009; Schuepp, 1993).

La capa límite puede ser turbulenta o laminar, y en hojas suficientemente grandes pueden presentarse ambos tipos (Nobel, 2009). Sin embargo, aún en los casos en los que predomina una capa límite turbulenta, la región más cercana a la hoja es laminar y en ella se concentra la mayor parte de la resistencia al intercambio de materia y energía (Defraeye et al., 2013; Schuepp, 1993). La superficie de la hoja también puede modificar el carácter de la capa límite, ya que tricomas foliares, dependiendo de su tamaño, densidad y forma pueden aumentar su grosor, lo que contribuye al aislamiento térmico de la hoja (Meinzer y

Goldstein, 1985), o pueden dar pie a una capa límite más turbulenta (Schreuder et al., 2001), lo que aumenta el intercambio de calor entre la hoja y el ambiente. Esto quiere decir que las características de la superficie de la hoja influyen en las características de la capa límite, y por lo tanto en el intercambio de calor y la temperatura de la hoja.

En el campo de la fisiología vegetal, tradicionalmente, se ha estimado el grosor y conductividad de la capa límite de estructuras vegetativas esféricas y cilíndricas mediante el cálculo del intercambio de calor en túneles de viento (Nobel, 1975, 1974). Éste enfoque produce valores de grosor de la capa límite “promedio” o “efectiva”, es decir, engloban las distintas regiones de la capa límite alrededor de la estructura vegetativa, y permite generar fórmulas que son relativamente fáciles de emplear (Nobel, 2009). Sin embargo no permite estimar u observar las dinámicas de flujo de viento en regiones específicas de la capa límite o la influencia de la forma de los cuerpos.

La velocimetría de imágenes por partículas (PIV, por sus siglas en inglés) es una técnica óptica que permite la visualización del movimiento de un fluido mediante el uso de partículas trazadoras que son adicionadas a dicho fluido, son iluminadas y su movimiento es seguido (Westerweel, 1997). Se le considera una técnica no invasiva, ya que no implica el uso de sondas u otros objetos que perturben el flujo; e indirecta, ya que se mide la velocidad de las partículas trazadoras. Originalmente, la técnica se basa en la auto correlación de imágenes expuestas dos veces (Westerweel, 1997).

Las hojas de las bromeliáceas epífitas están cubiertas de tricomas foliares peltados a través de los cuales obtienen agua y nutrientes; éstos son estructuras similares a escamas con alas formadas por células muertas conectadas a un tallo de células vivas que comunica con el tejido fotosintético (Pierce, 2007; Benzing, 1976). En ausencia de agua las alas de los tricomas se mantienen erguidas y le confieren a las bromeliáceas una tonalidad grisácea (Pierce, 2007; Benzing, 1976); los tricomas podrían jugar un papel importante en la fotoprotección foliar. Así mismo, se ha propuesto que los tricomas de las bromeliáceas podrían aumentar el grosor de la capa límite y reducir la transpiración nocturna (Benz y Martin, 2006; Benzing, 1976).

Los objetivos de este capítulo son caracterizar mediante mediciones en túnel de viento y la técnica de velocimetría de imágenes por partículas la capa límite en hojas de *Tillandsia elongata* y *Tillandsia fasciculata*, así como el efecto de los tricomas de *Tillandsia brachycaulos* en la capa límite.

Se espera que la forma y dimensión de la sección transferencia de la hoja tengan una mayor influencia sobre las propiedades de la capa límite que la presencia o características de los tricomas foliares en hojas de bromeliáceas epífitas.

2. Materiales Y Métodos

2.1. Material biológico:

Para el presente estudio se emplearon tres especies epífitas del género *Tillandsia* ampliamente distribuidas en la península de Yucatán, estas presentan una variedad de formas y tamaños foliares; así como de tamaño y densidad de tricomas: *T. elongata* (Kunth) presenta hojas anchas con un perfil cóncavo poco profundo (Figura 3.1a, d), y la densidad de tricomas más baja; *Tillandsia fasciculata* (Sw.) presenta hojas angostas con un perfil cóncavo pronunciado (Figura 3.1b, e) y una mayor densidad de tricomas; las hojas de *T. brachycaulos* (Schlechtendal) tienen dimensiones similares a las de *T. fasciculata* (Figura 3.1c, f), pero son considerablemente más flexibles (obs. Pers.), lo que permite su manipulación y los tricomas más grandes de las especies evaluadas (Cach-Pérez et al., 2016).

Individuos sanos de tamaño adulto fueron recolectados durante diciembre de 2015 en distintos puntos de la península de Yucatán: *Tillandsia elongata* en Homún, Yucatán; *T. fasciculata* en Hopelchen, Campeche; y *T. brachycaulos* en Dzibilchaltún, Yucatán. Los ejemplares fueron mantenidos en los viveros del CICY hasta su uso.

Para todas las mediciones en el túnel de viento se seleccionó y cortó una hoja saludable de cada planta. El fragmento empleado de *T. elongata* tuvo un ancho de 14.8 mm; con una sección cóncava de 1.8 mm de profundidad y 31.5 mm de semicircunferencia (Figura 3.1d). El fragmento de hoja de *T. fasciculata* tuvo un ancho de 4.1 mm, y la sección cóncava una profundidad de 2.4 mm y una semicircunferencia de 20.5 mm (Figura 3.1e). En el caso de *T. brachycaulos* se empleó un fragmento de 45 mm de longitud adherido a un soporte de manera que se mantuviera aplanado (Figura 3.1f).

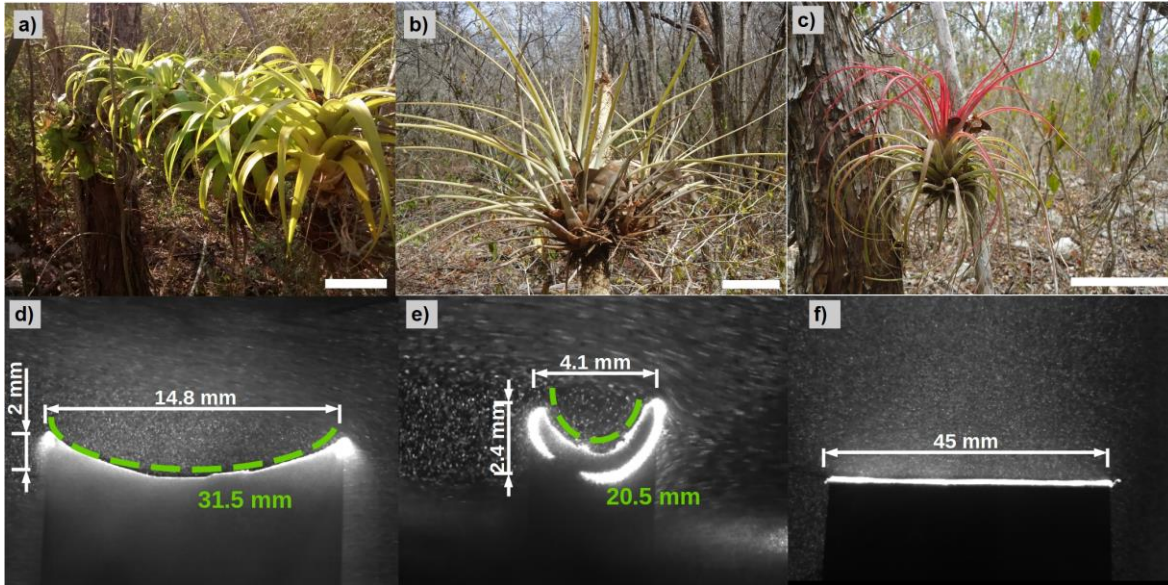


Figura 3.1 Especies de bromeliáceas epífitas de la península de Yucatán y dimensiones de los segmentos de hojas empleadas en el presente estudio. a) *Tillandsia elongata*. b) *Tillandsia fasciculata*. c) *Tillandsia brachycaulos*. d) Fragmento de hoja de *T. elongata* empleada en el experimento, con el ápice orientado hacia la cámara, se puede observar el perfil cóncavo de la hoja; ésta presenta una semicircunferencia de 31.5 mm y un ancho de 14.8 mm. e) Fragmento de hoja de *T. fasciculata* empleada en el experimento, con el ápice orientado hacia la cámara; presenta una semicircunferencia de 20.5 mm y un ancho de 4.1 mm. f) fragmento de hoja de *T. brachycaulos* empleado en el experimento de 45 mm de longitud; éste fue adherido a un soporte para mantenerlo plano. Las barras blancas = 10 cm.

2.2. Velocimetría de imágenes por partículas

En términos prácticos, para realizar la técnica, se coloca una muestra dentro de un túnel de viento, y a la corriente se le adicionan partículas trazadoras (la elección específica de éstas depende de su tamaño, peso y coeficiente de refracción); luego, la región de interés es iluminada con una hoja de láser, lo que permite visualizar a las partículas, cuyo movimiento es captado por una cámara de alta velocidad (Raffel et al., 2012) (Figura 3.2). Posteriormente, los fotogramas son analizados mediante el uso de herramientas informáticas que comparan la posición de las partículas dentro de una región de interés y generan vectores que reflejan la trayectoria y velocidad del fluido.

El PIV permite la observación de flujos turbulentos a distintas escalas (Adrian, 2005), y se ha utilizado para la observación de diversos fenómenos asociados a las capas límite tanto

en objetos estáticos como en objetos con movimiento ondulatorio (Roggenkamp et al., 2015; Carlier y Stanislas, 2005). Por lo anterior podría ser una técnica útil para la observación directa de la dinámica de la capa límite y comprender mejor como afecta el intercambio de calor entre la hoja y el aire circundante.

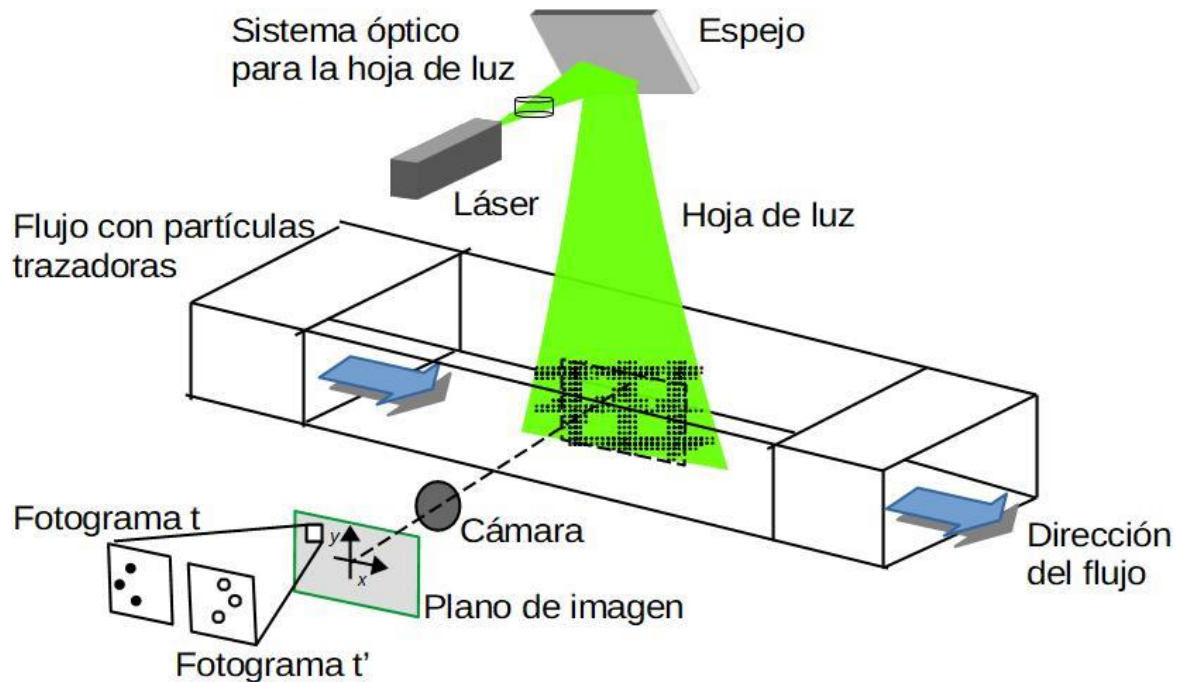


Figura 3.2 Arreglo experimental para velocimetría por imagen de partículas en un túnel de viento

2.3. Túnel de viento y condiciones experimentales:

Las observaciones se realizaron en el Laboratorio de Pruebas Ópticas no Destructivas del Centro de investigaciones en Óptica en León, Guanajuato entre el 2 y el 24 de octubre de 2017.

Se empleó un túnel de viento con una sección experimental transparente de 20 cm x 20 cm x 51 cm, propulsado por un ventilador extractor de potencia regulable y con velocidad máxima de 4.96 m s^{-1} . La salida del túnel de viento estuvo conectada a un extractor de humo, mismo que se mantuvo encendido durante los experimentos. Como trazador se utilizó humo producido al calentar una mezcla de glicerina/agua/etanol (1:1:1 v/v/v). La muestra fue iluminada con un láser continuo de alta potencia (0.3 W – 10 W) (Millennia

Edge, Spectra Physics, Mountain View, EE.UU.), y filmado usando una cámara de alta velocidad (MotionPro Y7-S1, IDT Vision, Tallahassee, EE.UU.). Con la cámara se emplearon dos objetivos diferentes: para las observaciones de flujo paralelo a la hoja se utilizó un objetivo con una distancia focal de 50 mm y f 1.8; para las observaciones de flujo perpendicular se utilizó un objetivo macro (0.3x – 1x), y f 2.8.

Todas las observaciones se realizaron bajo las siguientes condiciones: potencia del láser 1.5 W – 1.7 W, con una tasa de captura de 1500 – 1700 cuadros por segundo, una exposición 230 μ s – 664 μ s. Se obtuvieron 500 imágenes por observación.

2.4. Caracterización del flujo de viento:

Una vez obtenidas las secuencias de imágenes, para cada especie y cada velocidad de viento, se generaron mapas de vectores utilizando el software proVISION-XS PIV 3.12.02, (IDT Vision, Tallahassee, EE.UU.). Este software calcula y compara la posición relativa de grupos de partículas de humo entre una imagen y la siguiente, esto es plasmado como vectores que representa dirección y velocidad del movimiento. El software genera un mapa de vectores para cada par de fotogramas consecutivos, por lo que se obtuvo un juego de mapas de vectores “instantáneos” para cada juego de fotogramas. Usando MATLAB 9.0.0 R2016a (The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, EE.UU.) se creó un mapa promedio a partir de cada juego de mapas de vectores para cada especie en cada velocidad de viento. Se generaron perfiles de velocidad de viento mostrando la variación vertical en la velocidad del viento para un punto determina en la hoja. Esto es, el software obtiene la velocidad y dirección del viento sobre la superficie de la hoja y su cambio al alejarse de ella.

Debido a la velocidad de las partículas en el viento circundante, con respecto a la velocidad de las partículas de la capa límite, no fue posible obtener imágenes con la nitidez suficiente para obtener vectores. Por lo cual, para determinar la velocidad del viento circundante a las hojas de *T. elongata* y *T. fasciculata*, se implementó de manera manual la técnica de PTV (velocimetría por seguimiento de partículas; por sus siglas en inglés). Se seleccionaron manualmente tres partículas individuales claramente visibles y se siguió su desplazamiento en cinco fotogramas consecutivos. La velocidad obtenida es el promedio del desplazamiento de dichas partículas entre cada fotograma.

2.5 .Efecto de los tricomas en la capa límite:

Para observar el efecto de los tricomas foliares sobre la capa límite, se recortó un segmento de 4.5 cm de longitud de una hoja de *T. brachycaulos* (Figura 3.1f). Éste fue montado con la superficie adaxial expuesta, sobre un soporte formado por cartulina y una lámina metálica delgada de manera que quedara completamente plano sobre el soporte. La muestra se colocó en el túnel de viento de manera que el flujo corriera paralelo a la longitud de ésta (Figura 3.3 a, b). Una vez realizadas las observaciones se retiraron los tricomas foliares empleando cinta adhesiva y se repitió el proceso. En ambos casos, se realizaron mediciones de velocidad del viento a partir de cinco puntos aproximadamente equidistantes en la superficie de la hoja.

Para estimar el grosor de la capa límite con y sin tricomas se determinó, a partir de los perfiles de velocidad, la distancia desde la superficie de la hoja en la cual la velocidad del viento fue $\leq 99\%$ de la velocidad promedio del viento circundante. Además del tamaño de la capa límite también se obtuvieron las velocidades mínimas entre potencias con y sin tricomas.

Estas mediciones se realizaron con dos velocidades del túnel de viento $V1= 203 \pm 3 \text{ mms}^{-1}$, con el ventilador al 0% (solo con el viento producido por el extractor de humo); y $V2= 371 \pm 3 \text{ mms}^{-1}$, con el ventilador al 15%.

2.6. Efecto del perfil de la hoja en la capa límite:

Para observar el efecto de la forma del perfil de las hojas sobre la capa límite con el flujo de viento perpendicular, se recortó una hoja de *T. elongata* y *T. fasciculata* respectivamente y se colocaron sobre un soporte que permitiera el paso del viento, con la superficie adaxial hacia arriba, y con la parte media de la hoja perpendicular al flujo de viento, con el ápice de la hoja frente a la cámara (Figura 3.3 c, d). La cámara se enfocó en el interior del canal formado por los bordes de cada hoja. Se realizaron mediciones de velocidad en la parte media de las hojas.

Usando MATLAB, se midió el espesor de las zonas de baja velocidad, claramente visible, en las cercanías de la hoja, específicamente dentro de la región cóncava a partir de fotogramas individuales. Debido a las diferencias en el tamaño de las hojas, para *T. fasciculata* se midió únicamente en la parte media de la hoja; en el caso de *T. elongata* se midieron cinco puntos aproximadamente equidistantes y se obtuvo el promedio.

Para estimar el grosor de la capa límite se determinó la velocidad del viento fue $\leq 99\%$ de la velocidad promedio del viento circundante.

Así mismo, se calculó la capa límite efectiva para las dos hojas de acuerdo a las fórmulas empleadas por Nobel (2009), suponiendo que la hoja tiene una forma plana:

$$\delta_{plano}^{cl} = 4.0 \sqrt{\frac{l(m)}{v(ms^{-1})}}$$

Donde: l = longitud de la hoja en la dirección del viento, y v = velocidad del viento.

Y suponiendo que la hoja tiene un perfil cilíndrico:

$$\delta_{cilindro}^{cl} = 5.8 \sqrt{\frac{d(m)}{v(ms^{-1})}}$$

Donde: d = diámetro del cilindro perpendicular al flujo de viento, y v = velocidad del viento.

Además del tamaño de la capa límite también se obtuvieron las velocidades promedio, máxima y mínima al interior de las zonas cóncavas de las hojas.

Éstas mediciones se realizaron con dos velocidades de viento: $V1' = 350.5 \pm 3 \text{ mms}^{-1}$, con el ventilador al 0% (solo con el viento producido por el extractor de humo); y $V2' = 481.3 \pm 1 \text{ mms}^{-1}$, con el ventilador al 15% de su potencia.

2.7. Análisis estadístico:

Las diferencias en el espesor de la capa límite y velocidad mínima debidas a la presencia de tricomas en segmentos de hojas de *T. brachycaulos* fueron analizadas mediante la prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney empleando el software STATISTICA v.10 (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA).

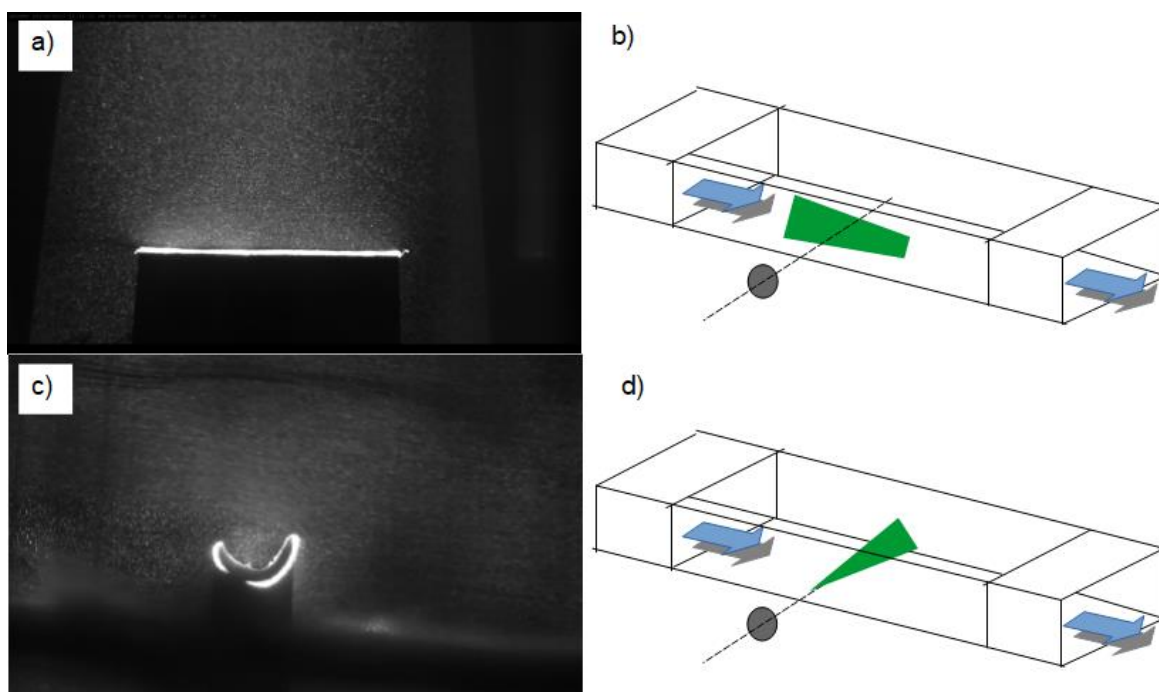


Figura 3.3 Orientación de las hojas con respecto al flujo de viento para los experimentos de velocimetría de imágenes por partículas. a) Imagen de un fragmento de hoja de *T. brachycaulos* adherido a un soporte en el túnel de viento, el área está iluminada por la hoja de láser. b) Vista esquemática del experimento: las flechas azules representan el flujo de viento, el círculo negro representa la lente de la cámara, el segmento de hoja de *T. brachycaulos* está posicionado longitudinalmente en la misma dirección del viento. c) Hoja de *T. fasciculata* colocada de forma perpendicular al viento con el ápice hacia la cámara, se puede observar claramente el perfil cóncavo de la hoja. d) Vista esquemática del experimento, las flechas azules representan el flujo de viento, el círculo negro representa la lente de la cámara, el segmento de hoja de *T. fasciculata* está colocado de forma perpendicular al flujo del viento.

3. Resultados

3.1. Efecto de los tricomas foliares en la capa límite:

La capa límite de hoja intacta de *T. brachycaulos* presentó un espesor estimado promedio de 9.5 ± 0.6 mm ($n=10$) con la velocidad baja (203 mms^{-1}) y 8.7 ± 0.4 mm con la velocidad alta (371 mms^{-1}) ($n=10$) (Cuadro 3.1; Figura 3.4 e); después de retirar los tricomas, la capa límite tuvo un espesor estimado promedio de 11.4 ± 0.8 mm en baja velocidad y 8.4 ± 0.3 mm en alta (Cuadro 3.1; Figura 3.4f). Las diferencias fueron significativas únicamente con la velocidad baja ($p < 0.05$). La capa límite calculada empleando la fórmula de Nobel (2009) tuvo un espesor de 1.9 mm para la velocidad baja, y de 1.4 mm para la velocidad alta (Cuadro 3.1).

Las velocidades mínimas entre potencias con y sin tricomas se presentan en la zona inmediatamente contigua a la superficie de la hoja. Las velocidades mínimas detectadas fueron casi del doble sin tricomas en comparación con el segmento de hoja con tricomas (Cuadro 3.1). Sin embargo, las diferencias solo fueron significativas con una velocidad circundante de 371 mm s^{-1} ($p < 0.05$).

Cuadro 3.1 Velocidades mínimas de viento y capa límite estimada y calculada en la superficie de una sección de hoja de *T. brachycaulos*, con y sin tricomas foliares. Promedio \pm EE (n= 10).

Parámetro	V1	V2
Velocidad circundante	203 mms^{-1}	371 mms^{-1}
Velocidad mínima con tricomas	$0.9 \pm 0.01 \text{ mm s}^{-1}$	$8.2 \pm 0.05 \text{ mm s}^{-1}$
Velocidad mínima sin tricomas	$1.7 \pm 0.01 \text{ mm s}^{-1}$	$19 \pm 0.06 \text{ mm s}^{-1}$
Capa límite estimada intacta	$9.5 \pm 0.6 \text{ mm}$	$8.7 \pm 0.4 \text{ mm}$
Capa límite estimada sin tricomas	$11.4 \pm 0.8 \text{ mm}$	$8.4 \pm 0.3 \text{ mm}$
Capa límite calculada	1.9 mm	1.4 mm

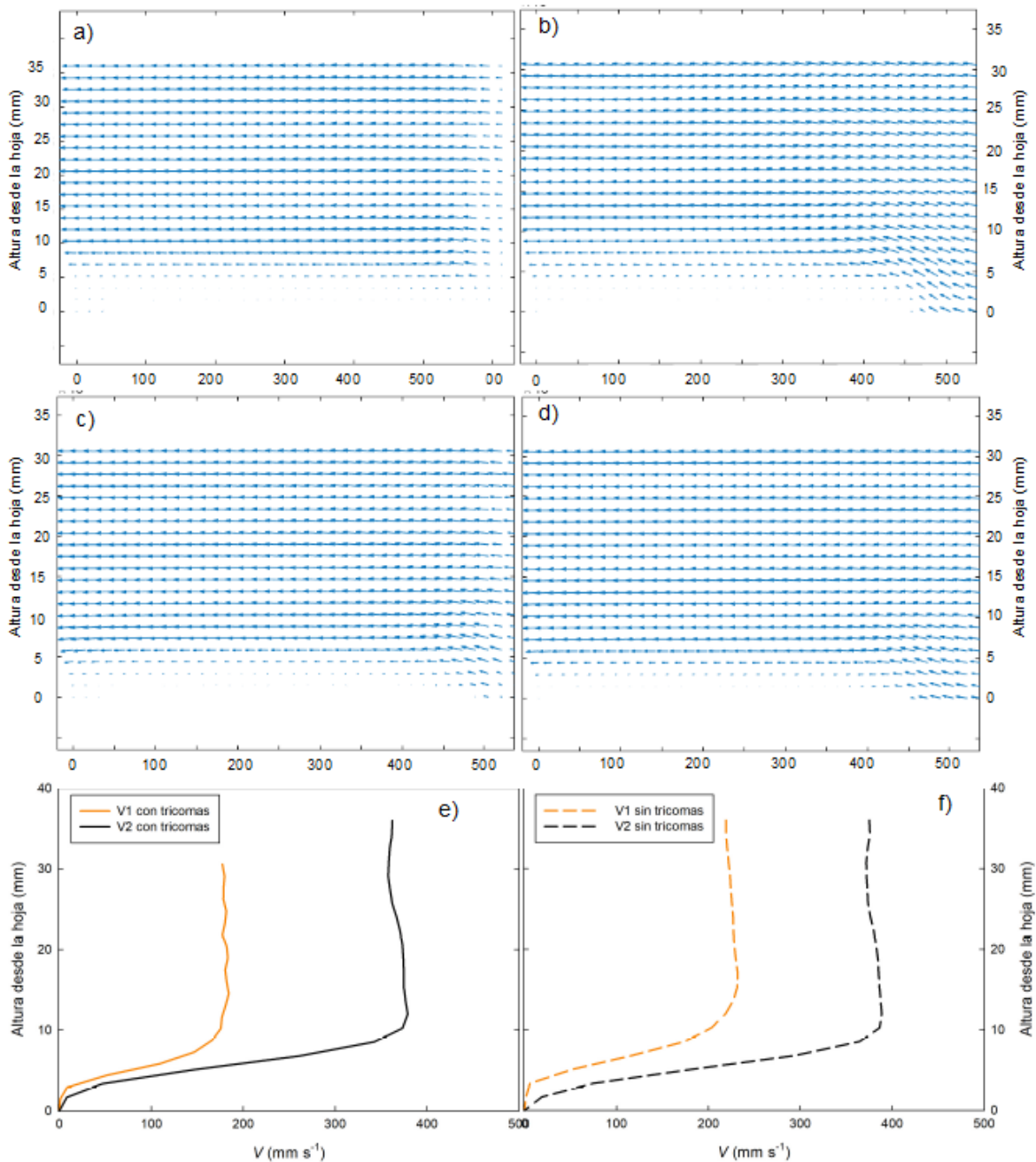


Figura 3.4 Mapas de vectores y perfiles de velocidad del viento para *Tillandsia brachycaulos* con y sin tricomas al 0% y 15% de potencia del ventilador. El eje Y muestra la altura en la columna de aire en mm desde la superficie de la hoja, 0 mm es la superficie de la hoja; el espacio vacío en los mapas de vectores implica que no se detectó el movimiento de partículas en esa región. El eje x denota velocidad del viento en mm s⁻¹. a) Mapa de vectores para V1 (203 mms⁻¹), hoja con tricomas. b) Mapa de vectores para V1 (203 mms⁻¹), hoja sin tricomas. c) Mapa de vectores para V2 (371 mms⁻¹), hoja con tricomas. d) Mapa de vectores para V2 (371 mms⁻¹), hoja sin tricomas. e) Perfiles de velocidad de viento para hoja con tricomas, para las velocidades V1 y V2. f) Perfiles de velocidad de viento para hoja sin tricomas para las velocidades V1 y V2.

3.2. Circulación y capa límite en hojas con perfil cóncavo:

El flujo de viento perpendicular al eje de la hoja de *T. fasciculata* formó un vórtice al interior de la zona cóncava (Figura 3.5 a y c). Con una velocidad circundante de 350.5 mms^{-1} ($V1'$) el vórtice presentó un diámetro de 2.13 mm (Cuadro 3.3; Figura 3.5 a), una velocidad mínima de 0.002 mm s^{-1} , máxima de 32.5 mm s^{-1} y promedio de 12.1 mm s^{-1} en su parte media (Cuadro 3.2, Figura 3.5 e). Con la velocidad alta ($V2'$; 481.3 mm s^{-1}) el vórtice tuvo un diámetro de 2.3 mm, y en su parte media mostró un aumento considerable en las velocidades mínima (0.1 mm s^{-1}) máxima (50.9 mm s^{-1}) y promedio (25.1 mm s^{-1} ; Cuadro 3.2; Figura 3.5 e).

En el caso de *T. elongata*, la interacción entre el flujo de viento y la hoja fue distinto: no se observó un vórtice claramente definido, sino una región de baja velocidad (Figura 3.5 b, d); en general velocidades de viento al interior de la zona cóncava de la hoja fueron menores que *T. fasciculata* (Cuadro 3.2; Figura 3.5). Con una velocidad circundante de 350.5 mms^{-1} ($V1'$) la zona de baja velocidad tuvo un espesor promedio de 1.7 mm (Cuadro 3.3), en su parte media una velocidad mínima de 0.003 mm s^{-1} , máxima de 0.18 mm s^{-1} y promedio 0.067 mm s^{-1} (Cuadro 3.2; Figura 3.5 b, f). Por otro lado, Con la velocidad alta ($V2'$; 481.3 mm s^{-1}) el área de baja velocidad tuvo un espesor promedio de 2.38 mm, en su zona media presentó una velocidad mínima de 0.009 mm s^{-1} , máxima de 0.77 mm s^{-1} y promedio de 0.13 mm s^{-1} (Cuadro 3.2; Figura 3.5 b, f).

Debido a la diferencia de velocidad entre el viento circundante y el viento al interior de las hojas se puede decir que éste constituye la capa límite para la superficie adaxial. Las capas límite efectivas calculadas para las hojas de *T. fasciculata* y *T. elongata* fueron considerablemente menores que los valores obtenidos empíricamente (Cuadro 3.3). Cabe destacar que en general las capas estimadas por PIV mostraron un tamaño similar entre especies a pesar de la diferencia de tamaño. De igual forma los vórtices fueron ligeramente más grandes con la velocidad de viento mayor.

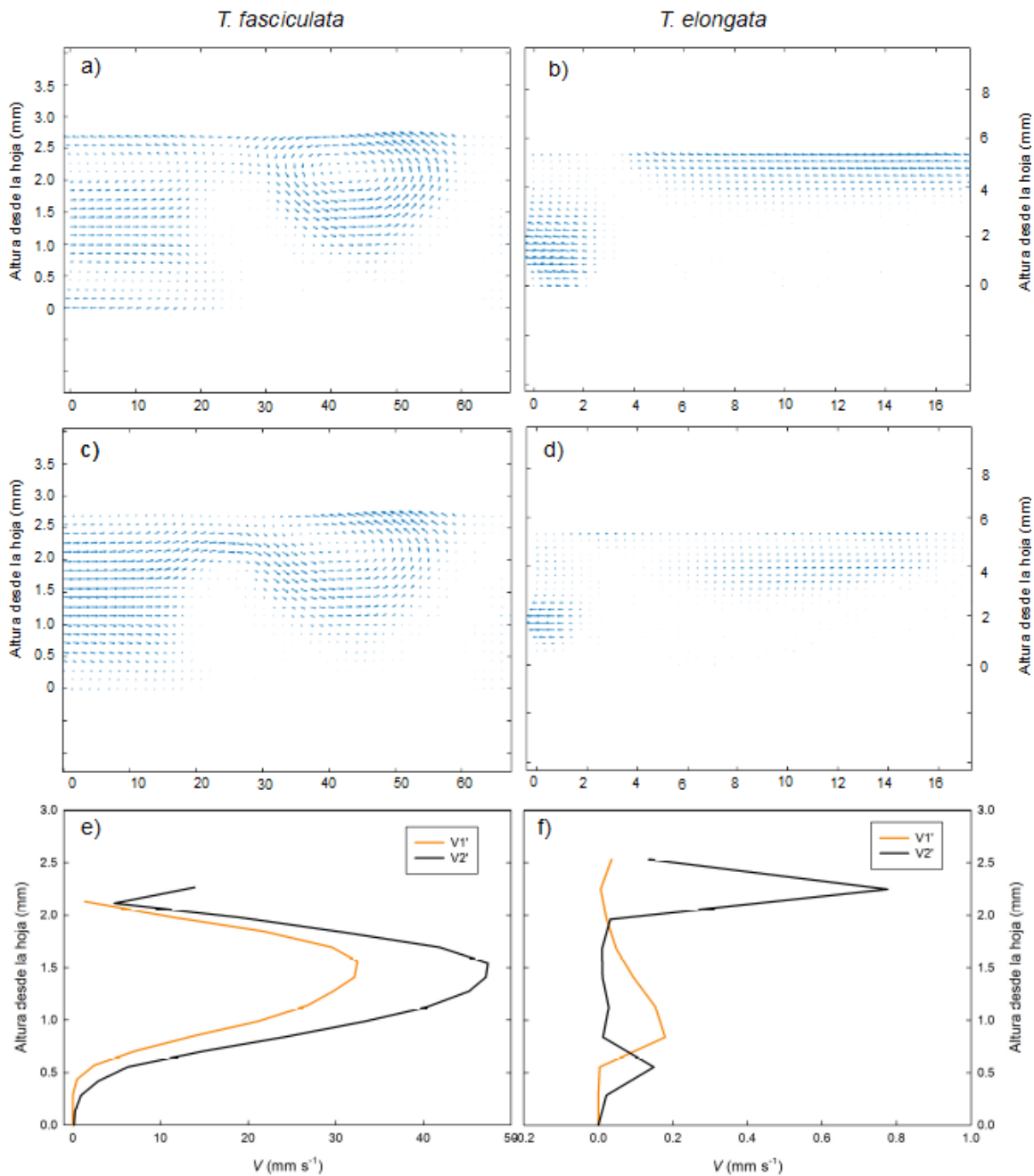


Figura 3.5 Mapas de vectores y perfiles de velocidad del viento para *Tillandsia fasciculata* y *Tillandsia elongata* al 0% y 15% de potencia del ventilador. El eje Y muestra la altura en la columna de aire en mm desde la superficie de la hoja, 0 mm es la superficie de la hoja; el espacio vacío en los mapas de vectores implica que no se detectó el movimiento de partículas en esa región debido a la presencia de la hoja. El eje x muestra velocidad del viento en mm s⁻¹. a) Mapa de vectores para V1' (350 mms⁻¹) en *Tillandsia fasciculata*. b) Mapa de vectores para V1' (350 mms⁻¹) *Tillandsia elongata*. c) Mapa de vectores para V2' (481 mms⁻¹), *Tillandsia fasciculata*. d) Mapa de vectores para V2' (481 mms⁻¹), *Tillandsia elongata*. e) Perfiles de velocidad de viento para hojas de *Tillandsia fasciculata*. f) Perfiles de velocidad de viento para hojas de *Tillandsia elongata*.

Cuadro 3.2 Velocidades del viento circundante y al interior de la región cóncava de las hojas de *T. fasciculata* y *T. elongata* para V1' y V2'.

Especie	<i>T. fasciculata</i>		<i>T. elongata</i>	
	V1'	V2'	V1'	V2'
Velocidad circundante	350.5 mm s ⁻¹	481.3 mm s ⁻¹	350.5 mm s ⁻¹	481.3 mm s ⁻¹
Promedio	12.1 mm s ⁻¹	25.1 mm s ⁻¹	0.07 mm s ⁻¹	0.1 mm s ⁻¹
Máximo	32.5 mm s ⁻¹	50.9 mm s ⁻¹	0.2 mm s ⁻¹	0.8 mm s ⁻¹
Mínimo	0.002 mm s ⁻¹	0.1 mm s ⁻¹	0.003 mm s ⁻¹	0.009 mm s ⁻¹

Cuadro 3.3 Tamaño de la capa límite para *T. fasciculata* y *T. elongata* estimada a partir de imágenes, mediante PIV y calculada para una hoja plana o cilíndrica a partir de la fórmula de Nobel (2009) para V1' (350 mms⁻¹) y V2' (481 mms⁻¹).

Especie	<i>T. fasciculata</i>		<i>T. elongata</i>	
	V1'	V2'	V1'	V2'
Espesor vórtice/ baja velocidad	2.1 mm	2.3 mm	1.7 mm	2.4 mm
Distancia desde superficie (PIV)	2.1 mm	2.3 mm	2.2 mm	2.2 mm
Calculado hoja plana	0.6 mm	0.5 mm	0.9 mm	0.7 mm
Calculado hoja cilíndrica	0.6 mm	0.5 mm	1.2 mm	1 mm

4. Discusión

Contrario a lo esperado, la ausencia de tricomas foliares tuvo efectos significativos en el comportamiento de la capa límite en el segmento de hoja de *T. brachycaulos*; sin embargo, los efectos no fueron los para ambas velocidades de viento empleadas (Cuadro3.1). Con una velocidad circundante de 203 mms⁻¹, la remoción de los tricomas produjo una capa límite 16% más gruesa, pero con 371 mms⁻¹ la diferencia fue casi nula. En general la rugosidad de las hojas y superficies menos lisas tienden a disminuir el grosor de la capa límite (Schuepp, 1993). Los tricomas peltados de *T. brachycaulos* tienen un área de ~0.04 mm² y una densidad de ~40 ticomas mm⁻² (Cach-Pérez et al., 2016). Por otro lado, una epidermis foliar con alta densidad de tricomas puede aumentar el tamaño de la capa límite y por lo tanto reducir el intercambio de calor sensible y latente, tal como ocurre con *Espeltia timotensis*, que habita a grandes altitudes en los Andes Colombianos (Meinzer y Goldstein, 1985). Usualmente se ha supuesto que sería el caso en *Tillandsia* y que probablemente tendría un efecto en la conservación del agua (Cach-Pérez et al., 2016; Benz y Martin, 2006; Benzing et al., 1978). Sin embargo de acuerdo con cálculos de Benz y Martin (2006),

el aumento en el tamaño de la capa límite en tres especies de bromeliáceas epífitas dado por los tricomas foliares, y por lo tanto su efecto en flujo de vapor de agua, sería minúsculo. Por otro lado, dependiendo de su altura, estructura y densidad, los tricomas foliares pueden aumentar la rugosidad de la superficie, ésto a su vez reduce la velocidad o la distancia a la cual la capa límite se vuelve turbulenta (Schreuder et al., 2001). Ésto favorece el intercambio de calor entre la hoja y el ambiente (Chen et al., 1988). Para que esto ocurra, la altura de los tricomas deberá de ser de al menos ~2 % el largo de la hoja (Schreuder et al., 2001). Empleando datos de Cach-Pérez et al. (2016), se calculó que las alas de los tricomas de *T. brachycaulos* completamente erguidas tendrán una altura de ~0.06 mm. Ésto equivale al 0.14 % de la longitud del segmento de hoja empleado, por lo que serían demasiado pequeños para modificar en este sentido la capa límite. El flujo turbulento se caracteriza por la fluctuación significativa de la velocidad media (Schuepp, 1993). Aunque la velocidad mínima detectable fue casi del doble sin tricomas, la desviación estándar no mostró diferencias entre velocidades de viento circundante con o sin tricomas (Cuadro 3.1), lo que descartaría un aumento en la turbulencia asociado a la presencia de éstos.

Las capas límite de *T. fasciculata* y *T. elongata* se comportaron de maneras distintas, tanto en forma como en velocidad (Cuadro 3.3; Figura 3.5). Ambas especies presentan morfologías foliares contrastantes, *T. fasciculata* tiene hojas mas angostas y con un perfil proporcionalmente más profundo, mientras que las hojas de *T. elongata* son notoriamente más anchas y superficiales. En las bromeliáceas epífitas el tamaño y la forma de la hoja y por lo tanto las características de la capa límite están relacionados con acceso a diferentes fuentes de agua y por lo tanto influyen en su ecología (Chávez-Sahagún et al., 2019; Reyes-García et al., 2012; Martorell y Ezcurra, 2007). En general, plantas con hojas más angostas con capas límite más pequeñas tienden a ser más eficientes en la captación de neblina, y capas límite con torbellinos tienden a atrapar y acercar a la superficie de la hoja a las partículas que conforman la neblina (Martorell y Ezcurra, 2007; Jones, 1992).

Los tamaños de las capas límite estimadas a partir de los campos de vectores fueron considerablemente más grandes que los valores calculados para las tres especies estudiadas (Cuadro 3.1; 3.3). La fórmula empleada para hojas planas corresponde aproximadamente al “grosor de desplazamiento” de líneas de corriente sobre una placa plana y rígida, aunque corregida para tomar en cuenta el efecto de las irregularidades que éstas presentan por lo general (Schlichting y Gersten, 2016; Schuepp, 1993). Cabe

destacar que la definición de capa límite “donde la velocidad es igual o menor del 99% de la velocidad circundante” es una definición arbitraria y que los grosores estimados mediante esta definición son varias veces menores que los valores obtenidos mediante la fórmula (Schlichting y Gersten, 2016; Schuepp, 1993). Por otro lado, es importante tomar en cuenta que en el caso de *T. elongata* y *T. fasciculata* el perfil de las hojas no coincide con las fórmulas empleadas, ya que estas son para objetos cilíndricos o planos. Diferentes fórmulas pueden arrojar resultados muy distintos aún para la misma hoja y velocidad del viento (Schreuder et al., 2001). La fórmula para estructuras vegetativas cilíndricas se obtuvo originalmente a partir de experimentos de disipación de calor y proporcionan un tamaño “efectivo”, es decir, un tamaño y características promedio para toda la capa límite, independientemente de la región de ésta (Nobel, 2009, 1974). Por el contrario, en el presente trabajo las estimaciones se obtuvieron a partir de la observación directa y el cálculo de la velocidad del viento.

Si bien no se examinó durante el experimento, es posible suponer que la superficie abaxial de las hojas de *T. elongata* y *T. fasciculata* se comportara como un cilindro. En la mitad de cara al viento el flujo sería laminar, de menor tamaño y menos conductivo; mientras que en la mitad viento abajo el flujo es turbulento y con desprendimiento de vórtices (Schlichting y Gersten, 2016; Kays y Crawford, 1993; Nobel, 1974). Aunque el grosor de la capa límite para ambas especies resultó similar a pesar de las diferencias en tamaño y forma (Cuadro 3.3; Figura 3.5), es probable que la capa límite “efectiva” sea diferente para cada una. Más aun, en condiciones naturales el flujo de viento al rededor de las hojas se verá afectado por otros factores como la forma de la roseta misma, la densidad de hojas y su posición (Martorell y Ezcurra, 2007).

En conclusión, si bien la presencia de tricomas tuvo un impacto en el comportamiento de la capa límite, la forma de la hoja fue el factor más importante al determinar el tamaño y comportamiento de la capa límite. Las fórmulas semiempíricas para hojas planas o cilíndricas no permitieron calcular de manera fidedigna el tamaño de la capa límite en hojas con un perfil cóncavo. Su estudio nos permitirá ahondar en el conocimiento sobre la ecología y respuesta fisiológica de las bromeliáceas epífitas.

CAPÍTULO IV

OPTICAL PROPERTIES AND ENERGY BUDGET IN LEAVES OF EPIPHYTIC BROMELIADS

1. Introduction

Bromeliaceae represents the second most important angiosperm family in terms of number of epiphytic species (Zotz, 2013). As other epiphytic species, epiphytic bromeliads also possess morphological and physiological adaptations to cope with the extremely variable conditions of the canopy, which include succulent leaves, water impounding “tanks”, foliar trichomes, and crassulacean acid metabolism (CAM) (Crayn et al., 2004; Dodd et al., 2002; Benzing, 2000; Martin, 1994). However, unlike other plant species in the canopy, epiphytic bromeliads acquire most of their water and nutrients exclusively through scale-like foliar trichomes (Benzing, 2000).

Trichomes consist of a shield, made up of highly hygroscopic dead cutinized cells, which in the case of the genus *Tillandsia*, are arranged in three concentric substructures: the wing, a middle ring and a central disk; and a “stalk” of living cells, which connects the shield to the photosynthetic of the leaf (Cach-Pérez et al., 2016; Benzing et al., 1976). The size and shape of these absorptive trichomes varies greatly between species but a significant intraspecific variation, related to environmental gradients, also exists (Cach-Pérez et al., 2016). In absence of water, trichome wings tend to remain perpendicular to the epidermis of the leaf (Pierce, 2007); this gives the leaves a characteristic gray color and allows them to reflect up to 40% of visible light in some species (Pierce, 2007; Benzing & Renfrow, 1971). However, reflectance was found not to be directly related to trichome density (Pierce, 2007), which suggests that other properties might be responsible for this phenomenon. It has been hypothesized that apart from water absorption and mineral nutrition, the bromeliad trichomes might have secondary functions such as reduction of transpiration, photoprotection, and protection from high temperatures (Pierce, 2007; Benz & Martin, 2006; Benzing, 2000, 1976; Benzing & Renfrow, 1971).

Actually, leaf temperature is given by the net balance of energy inputs and outputs, which includes radiation absorption, emission, convection and transpiration (Nobel, 2009; Ehleringer, 2000). However, during the day, transpiration is considered non-existing in CAM

plants, so this makes radiation absorption, emission and convection more important during sunlight than at night. The amount of energy released through convection depends on the wind speed and the size and shape of the leaf (Leigh et al., 2017; Nobel, 2009; Vogel, 2009; Ehleringer, 2000), while the amount of light absorbed by leaves depends on its chlorophyll content and epidermal properties. With the exception of senescent and developing leaves, the amount of chlorophyll is so high, that in most cases the variation in absorbance mainly depends on changes in the properties of the epidermis (Ehleringer, 2000; Lin & Ehleringer, 1983). Excessive radiation, visible and infrared, can cause permanent damage to the photosystems and increase leaf temperatures, therefore decreasing CO₂ assimilation and thus impairing plant's growth and reproduction (Adams III et al., 2008; Sharkey & Schrader, 2006; Griffiths & Maxwell, 1999; Maxwell et al., 1995). Plants in environments with high exposure and low water availability reduce their absorbance by increasing their reflectance, which can be achieved by epicuticular wax layers, pubescence, salt filled vesicles or spines (Taiz & Zeiger, 2002; Ehleringer, 1981). It is also worth noting that visible light (400-700 nm) absorbance not only has an effect on the plants photosynthetic activity, it can also be correlated to the whole sun light spectrum (400 - 3000 nm) (Ehleringer, 1981).

According to the above, our objectives were to characterize the effect of leaf trichomes on the absorbance and reflectance of their leaves, and on their temperatures for five epiphytic bromeliad species; and to elucidate which characteristic of the trichomes, if any, regulates their reflectance. In order to achieve this, a laboratory experiment was set up in which the leaves of five species of *Tillandsia* with contrasting morphologies, with and without trichomes, were exposed to a source of visible light and infrared radiation and their temperatures were monitored.

We expected that the leaves light reflectance would be related to the size of the trichomes. We also expected that trichomes would decrease the net radiation absorbed by the leaves; thus, leaves without trichomes would reach higher temperatures than intact leaves.

2. Materials and methods

2.1. Plant Material:

Five epiphytic bromeliad species of the genus *Tillandsia* were selected, differing substantially in leaf shapes and sizes, specific leaf area (SLA) and trichome cover density

and sizes (Table 4.1): *T. elongata* has by far the widest leaves, but the lowest trichome density of the selected species. *Tillandsia brachycaulos* and *T. fasciculata* leaves have a concave profile of similar width, however differ in trichome sizes and density. *Tillandsia yucatanana* leaves have a cylindrical profile, a high trichome density and large trichomes. *Tillandsia schiedeana* has the narrowest leaves and the trichomes with the largest central disks. All species have acid metabolism (CAM). All individual plants were adult size, and were collected during late 2015 and kept in a shade house at the Centro de Investigación Científica de Yucatán until late 2017 before the experiment.

Table 4.1 Average leaf width, specific leaf area (SLA), trichome density, trichome area for the species and central disk area. Average \pm S.E. (n= 5).

Species	Leaf width (mm)	SLA ¹	Trichome density Density (mm ⁻²) ²	Trichome area (μm^2) ²	Central disk area (μm^2) ²
<i>T. elongata</i>	14.85 \pm 1.5	99.5 \pm 7	26.9 \pm 1.13	23556 \pm 772	3833 \pm 34
<i>T. brachycaulos</i>	5.01 \pm 0.12	106.3 \pm 7	40.3 \pm 2.6	42343 \pm 3883	8326 \pm 14
<i>T. fasciculata</i>	5.65 \pm 0.53	48.4 \pm 1	56.5 \pm 2.6	29733 \pm 602	4921 \pm 49
<i>T. yucatanana</i>	5.48 \pm 0.36	36.2 \pm 2	56.3 \pm 3.9	70395 \pm 2029	8486 \pm 32
<i>T. schiedeana</i>	2.56 \pm 0.36	39.68 ³	42.3 \pm 3.3	55690 \pm 2425	13170 \pm 49

¹(Chávez-Sahagún et al., 2019)

²(Cach-Pérez et al., 2016)

³(unpublished data)

2.2. Light reflectance and absorbance:

To assess the effect of trichomes on the foliar light absorbance, light reflectance and transmittance on the visible spectrum (400 – 700 nm) were measured with a Lambda 900 UV/Vis/NIR spectrometer and an PELA9026 integrating sphere (Perkin-Elmer, Massachusetts, USA). Measurements were performed on the adaxial and abaxial surfaces of healthy leaves from three plants of each species, except for *T. schiedeana* and *T. yucatanana*, where only the abaxial surface was studied because the area of the adaxial face was highly reduced. The trichomes were then removed using adhesive tape and the measurements repeated.

So, to discern trichome traits that may be related to the reflectance values, we related

reflectance to trichome density, trichome total area (central disk + wings) and trichome central disk area. All the trichome data used correspond to reported values for a seasonally dry deciduous forest within the Yucatan Peninsula (Cach-Pérez et al., 2016), which corresponds to the vegetation type and area where the plants used in this experiment were collected, and where the leaves used for the measurements had developed.

2.3. Trichome effect on leaf temperature and energy balance experiment:

To assess the effect of trichomes on leaf temperature resulting from radiation, we set up an experiment. We chose one healthy, fully expanded leaf from five plants of each species (n= 5). Each plant was suspended at a height 97 cm, 10 cm from the edge of the laboratory table; and a single leaf was carefully attached to the edge of a wooden stand, in horizontal position to be fully exposed to radiation in horizontal position. Our source of radiation was a 250 W incandescent lamp, which had a cardboard tube lined inside with aluminum foil as a light concentrator at an inclination of 45 °. A 4 mm thick sandblasted tempered glass was placed as a diffuser and a fan at the end of a tube directed airflow perpendicular to the leaf (Figure 4.1). This setup produced homogeneous incident light over a 10 cm long section of the leaf. Leaves were exposed to radiation and constant wind for 30 minutes; temperature measurements were performed after 5 and 30 minutes of exposure using a Ti400 infrared camera (Fluke Corporation, Washington, USA.). Radiation emitted by the lamp was measured with a pyranometer (LI-200SA; LI-COR, Nebraska, USA), to estimate the reflectance of the surroundings, radiation was measured with the pyranometer upside-down and the percentage calculated; wind speed and air temperature were obtained with a hand held anemometer (Benetech, Shenzhen, China), and temperature of the surroundings was measured using an infrared thermometer. The experiment was performed on intact leaves and repeated typically the next day after removing the trichomes using adhesive tape.

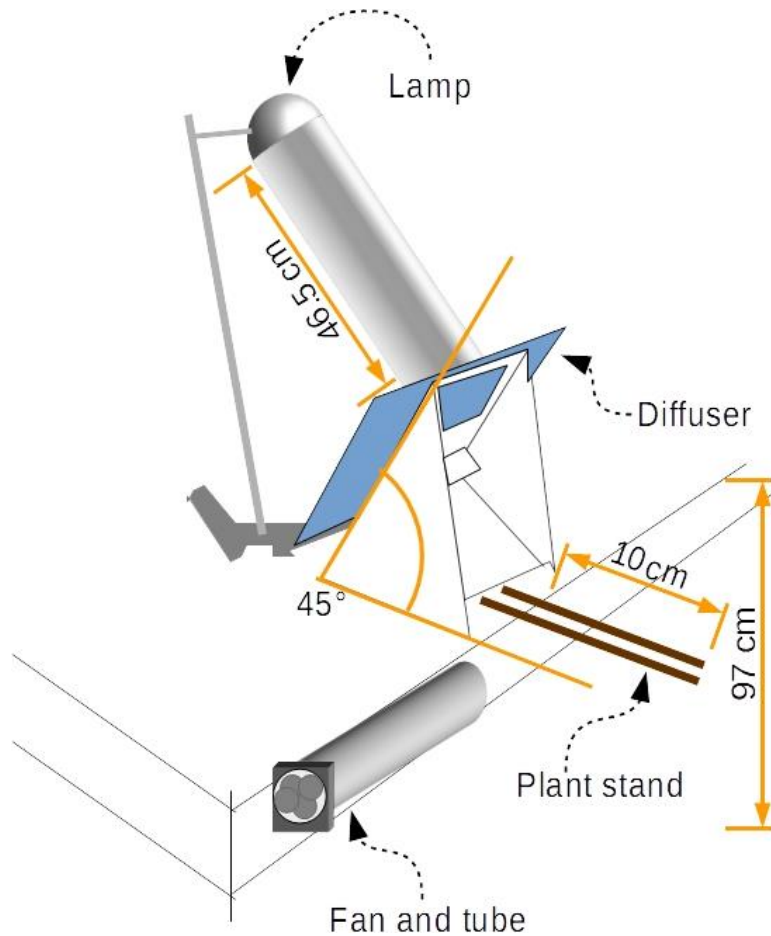


Figure 4.1 Experimental setup for the leaf temperature and energy budget experiment.

2.4. Leaf temperature and energy budget theory

Net radiation for the leaves was obtained using the following formula modified from Nobel (2009) and Gates (1980):

$$\text{Net radiation} = a_{(400-700)}(1 + r)S + a_{IR}\sigma[(T^{sur})^4] + [53.1 * 10^{-14}(T^{air} + 273)^6] - 2e_{IR}\sigma(T^{leaf})^4$$

Where $a_{(400-700)}$ is the leaf absorbance to short wave radiation, r : the reflectance of the surroundings, a_{IR} and e_{IR} are the leaf's infrared absorbance and resistivity respectively. Both were assumed to be = 0.98; σ is the Stefan-Boltzmann constant; T^{sur} , T^{air} and T^{leaf} are the temperatures of the surroundings, air, and leaves.

Sensible heat was calculated assuming a cylindrical leaf shape using the formula (Nobel, 2009):

$$J_H^C = \frac{K^{air}(T^{leaf} - T^{air})}{r \ln\left(\frac{r + \delta^{bl}}{r}\right)}$$

Where K^{air} is the conduction coefficient of air, δ^{bl} the boundary layer thickness and r is the radius of the leaf.

The thickness of the boundary layer was obtained with the formula:

$$\delta^{bl} = 5.8 \sqrt{\frac{d}{v}}$$

Where d is the leaf diameter (m) and v is the wind speed (ms^{-1}). These energy budget calculation were performed only on intact leaves because of possible damage to the leaf surface and water vapor leakage.

Also, in order to corroborate the effect of changes on light absorbance and to avoid any error due to damage to the leaves, temperature was predicted from experimental conditions and absorbance values for leaves with and without trichomes. A modified version of the formula from Campbell & Norman (1998) was used:

$$T^{leaf} = T^{air} + \frac{a_{(400-3000)}(1+r)S + a_{IR}\sigma[(T^{sur})^4] + [53.1 * 10^{-14}(T^{air} + 273)^6] - e_{IR}\sigma(T^{air})^4}{C_p \left[(1.4 * 0.135\sqrt{v/d}) + g_r \right]}$$

where C_p is the specific heat of air at a constant pressure and g_r is the radiative conductance. Since all species are strong CAM plants, we assumed that since all species have strict crassulacean acid metabolism no daytime transpiration takes place, and therefore no latent heat exchange occurred.

2.5 Statistical analysis

The effect of trichomes on foliar light reflectance and absorbance was tested with the non-parametric Mann-Whitney U Test. The differences in reflectance and absorbance between species were analyzed with a nonparametric Kruskal–Wallis test followed by paired comparisons. Repeated measures analysis of variance (ANOVA) was used to assess the effect of time, species, and presence of trichomes on leaf temperature and leaf-air temperature differences. Linear regressions were performed to study the relationship between leaf-air temperature difference and the leaf width. To assess the relationship between leaf reflectance and the density, total area and central disk area of leaf trichomes, simple and multiple linear regressions were performed using data from Cach-Pérez et al.

(2016) against the average reflectance values for each species.

Repeated measures ANOVAs were performed using STATISTICA v.10 (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA); regressions and Kruskal–Wallis analyses were run using the program SPSS 22 (Chicago, IL, USA). A value of $p < 0.05$ was used as the cut-off for significant differences.

3. Results

3.1. Light reflectance and absorbance:

With the exception of *T. elongata*, intact leaves were significantly more reflective than leaves without trichomes (Figure 4.2; $p < 0.05$). Reflectance of intact *T. fasciculata* and *T. schiedeana* leaves were about 65% – 30% higher than those of the other species (30% and 35% vs 12% – 21%) species differences were not significant ($p > 0.05$). In general, leaves without trichomes showed less variability in reflectance (20% – 12%) (Figure 4.2).

Absorbance of PAR of intact leaves ranged from 65% to 78%, and to solar radiation between 37% and 45% (Table 4.1). Trichome removal increased the absorbance all species except *T. elongata*, with values ranging from 67% to 89% for visible light and 37% to 53% for total solar radiation (Table 4.1). The effect of the removal of trichomes on foliar reflectance was non-significant ($p > 0.05$). However the differences between species were significant ($H = 11.51$, $p < 0.05$), *T. yucatanana* had significantly higher differences between average reflectance with and without trichomes than *T. brachycaulos*.

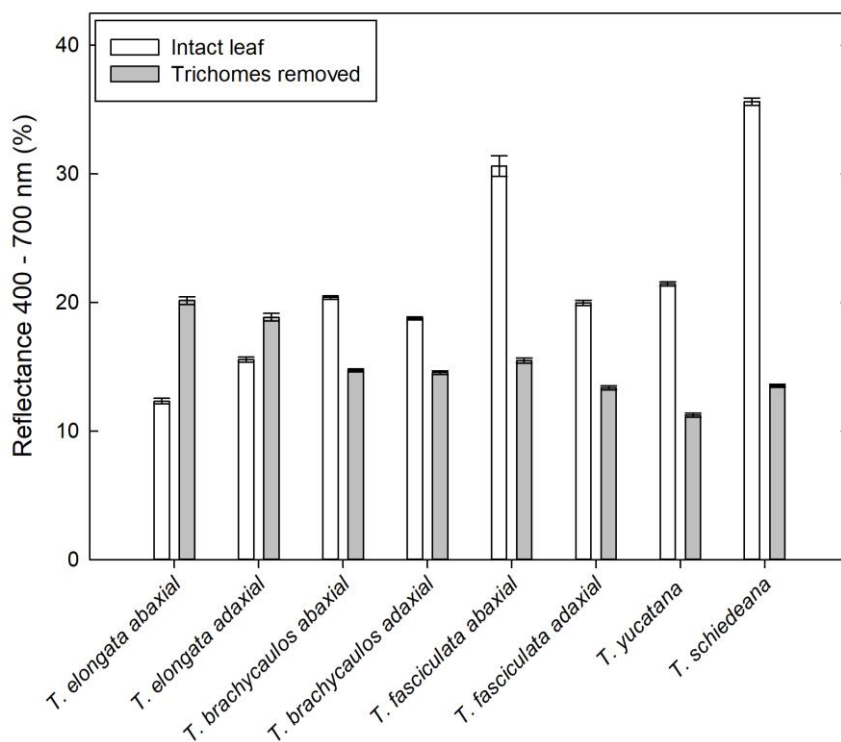


Figure 4.2 Percentage of visible (400 – 700 nm) light reflected by the adaxial and abaxial surfaces of leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos*, *T. yucatanana* and *T. schiedeana* intact and with the trichomes removed.

Table 4.2 Leaf absorbance (%) to visible light (400 – 700 nm) and solar radiation (400 – 3000 nm) for the axial and abaxial leaf surfaces with and without trichomes for plants of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos*, *T. yucatanana* and *T. schiedeana*. Average \pm S.E. n=3

λ	Trichomes	Surface	<i>T. elongata</i>	<i>T. brachycaulos</i>	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. yucatanana</i>	<i>T. schiedeana</i>
400 – 700 nm	Intact	Abaxial	72.7 \pm 10	67.3 \pm 2	65.6 \pm 17	78.5 \pm 0.3	64.3 \pm 6
		Adaxial	71.3 \pm 12	69.1 \pm 3	76.3 \pm 5		
	Removed	Abaxial	66.8 \pm 7.4	72.3 \pm 2	80.4 \pm 4.5	88.7 \pm 0.5	86.4 \pm 1.3
		Adaxial	69.9 \pm 8.2	73.6 \pm 2.4	82.5 \pm 1.3		
400 - 3000 nm	Intact	Abaxial	41.2 \pm 7.4	37.3 \pm 1.4	36 \pm 12.5	45.4 \pm 0.3	35 \pm 4.2
		Adaxial	40.1 \pm 9	38.5 \pm 2.4	43.8 \pm 3.6		
	Removed	Abaxial	36.9 \pm 5.4	40.8 \pm 1.5	46.8 \pm 3.3	52.8 \pm 0.4	51.2 \pm 1
		Adaxial	39.1 \pm 6	41.8 \pm 2	48.3 \pm 1		

A multiple regression analysis showed that a significant proportion of the variation in average reflectance is explained by trichome density and trichome area ($r^2 = 0.85$, $p < 0.05$). 67% of that variation is explained by the area of the trichome and the extant 50% by the density. There is also a significant relationship between the average area of the central disk and the average visible light reflectance on the abaxial surface of the leaves ($r^2 = 0.87$, $p < 0.05$; Figure 4.3).

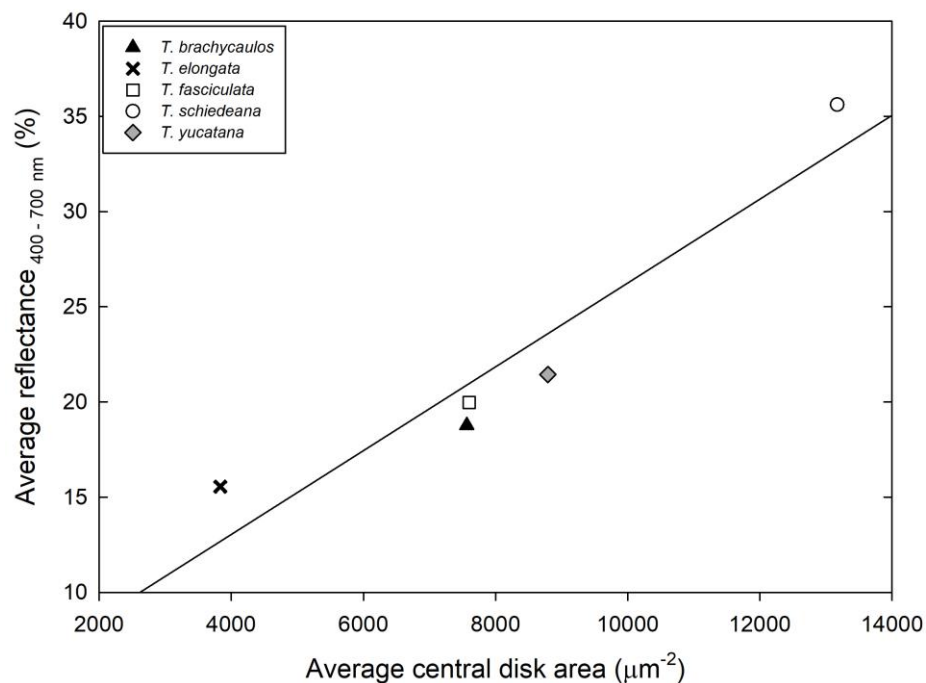


Figure 4.3 Relationship between average reflectance to visible light (400 -700 nm) and average area of the central disk of the leaf trichomes on the abaxial surface of intact leaves of *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. brachycaulos*, *T. yucatana* y *T. schiedeana*. Morphological data from Cach-Pérez *et al.* (2016).

3.2. Leaf temperature

After 5 minutes of exposure, the temperature of most leaves was above air temperature (Figure 4.4a). Intact leaves of *T. elongata* had the highest leaf-air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$): 1.4 ± 0.1 °C; and *T. schiedeana* the lowest (0.06 ± 0.4 °C). $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ was lower for leaves without trichomes: $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ for *T. schiedeana* was 0.20 ± 0.2 °C below air temperature, and for *T. elongata* $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ was 0.8 ± 0.2 °C above air temperature. At the end of the experiment there was a general increase in $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values (Figure 4.4b), ranging in intact

leaves from 0.7 ± 0.2 °C to 2 ± 0.2 °C in *T. schiedeana* and *T. elongata* respectively. When trichomes were removed, *T. fasciculata* showed the lowest $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ (0.4 ± 0.4 °C) and *T. yucatanana* the highest (1.3 ± 0.2 °C). In contrast, *T. schiedeana* and *T. yucatanana* showed values ~ 0.2 °C higher without trichomes than intact leaves, but the differences were non-significant.

Overall $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ was significantly lower in *T. schiedeana* compared to *T. elongata* and *T. brachycaulos*; also, *T. yucatanana* had a significantly lower $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ than *T. elongata* (Species $F_{(4, 39)}=6.03$, $p < 0.005$). The increase overtime in $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ was significantly different only for *T. yucatanana* and *T. schiedeana* (Time X Species $F_{(4, 39)}=5.34$, $p < 0.05$).

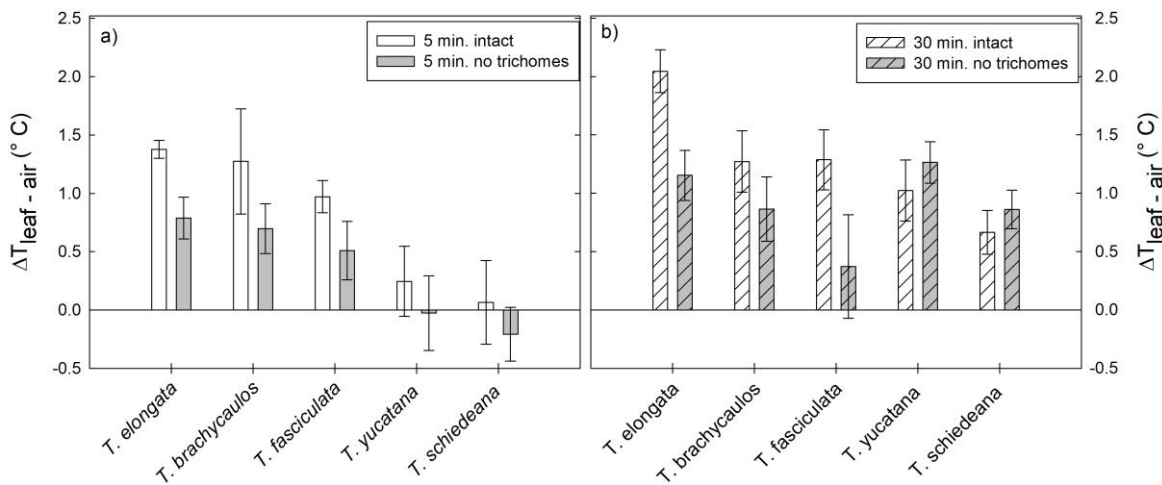


Figure 4.4 Leaf – Air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$) after 5 (a) and 30 minutes (b) of exposure to a source of long wave and short wave radiation, for intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatanana* and *T. schiedeana*, intact (open bars) and with the trichomes removed (shaded bars). Note that species are arranged from the highest to lowest average leaf width.

A linear regression showed a significant relationship between $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ and leaf width in intact leaves ($R^2= 0.506$, $p < 0.005$; Figure 4.5). This means that approximately half of the variation in the degree of thermal decoupling between the leaves and the surrounding air is related to leaf width. *T. schiedeana*, which has the narrower leaves tends to be closer to air temperature while wider ones are hotter than the air (~ 2.5 °C).

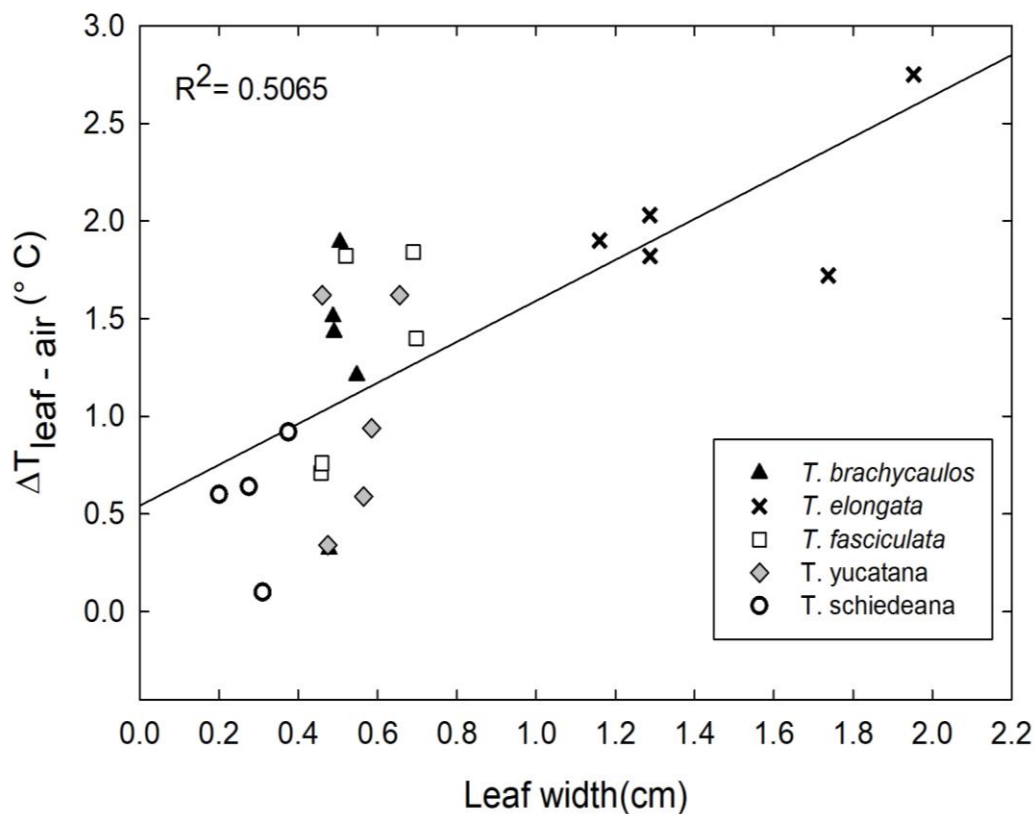


Figure 4.5 Relationship between the Leaf-air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$) and average leaf width in intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatana* and *T. schiedeana* ($n=5$) after 30 minutes of exposure to shortwave and infrared radiation.

3.3. Dissipated energy partitioning

Most of the energy dissipated by the leaves was re-emitted as infrared radiation (IR) (Figure 4.6). Values ranged from $901.6 \pm 5.1 \text{ Wm}^{-2}$ to $933.93 \pm 2.3 \text{ Wm}^{-2}$, amounting to more than 90% of the dissipated energy. There was a significant increase in IR emitted over time ($F_{(1, 19)} = 33.156$, $p < 0.005$); also *T. elongata* and *T. brachycaulos* had values significantly higher than *T. yucatana* and *T. schiedeana* ($F_{(4, 19)} = 10.642$, $p < 0.005$). Sensible heat values varied from $2.22 \pm 0.6 \text{ Wm}^{-2}$ in *T. schiedeana* to $86.13 \pm 24.6 \text{ Wm}^{-2}$ in *T. brachycaulos* (Figure 4.6a, b). *Tillandsia schiedeana* had sensible heat values significantly lower than *T. elongata*, *T. brachycaulos* and *T. fasciculata* ($F_{(4, 19)} = 5.302$, $p < 0.005$). Although *T. elongata* and *T. yucatana* had an increase in the amount of energy dissipated via convection over time, the difference was not significant.

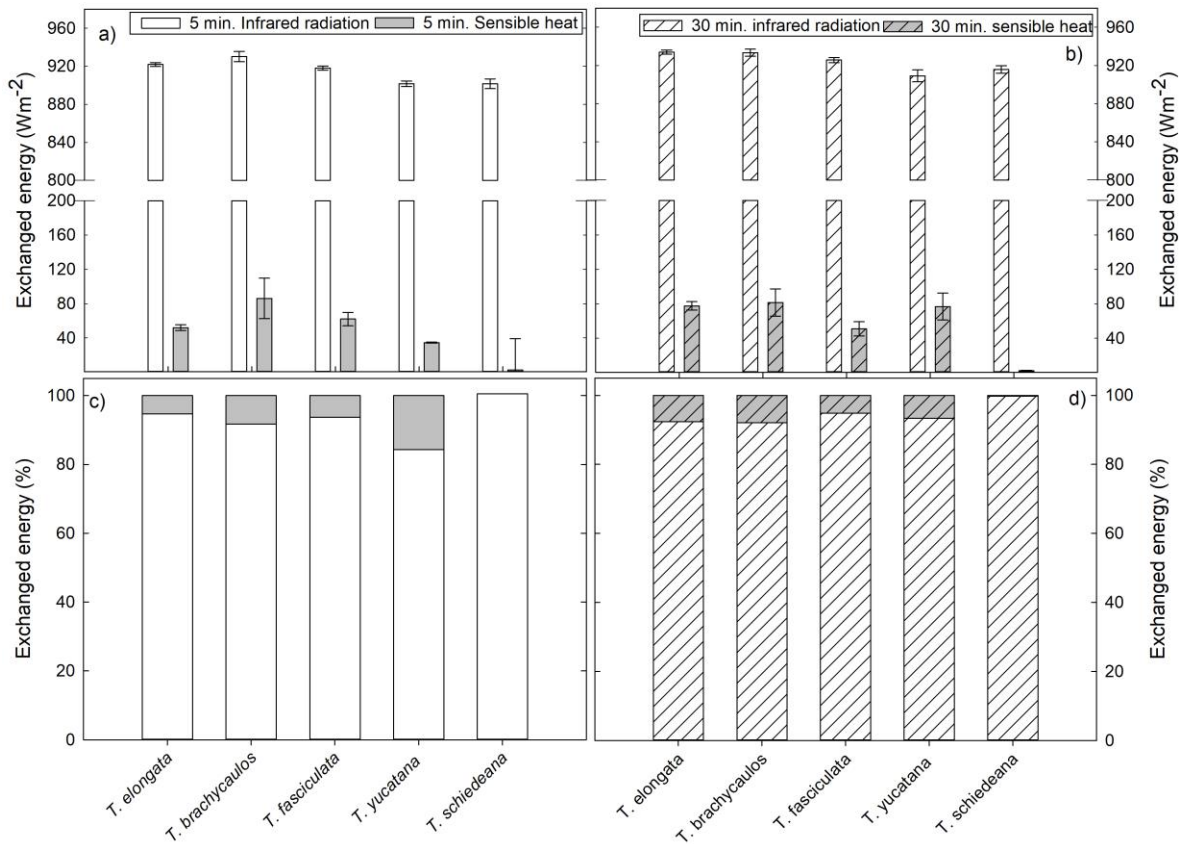


Figure 4.6 Energy dissipated by intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata* and *T. schiedeana* after 5 and 30 minutes of exposure to a source of long wave and short-wave radiation. (a) Leaf energy budget after 5 minutes of exposure. (b) Leaf energy budget after 30 minutes of exposure. Axis break in Exchanged energy (Wm⁻²) was done to enhance data readability. (c) Partitioning of energy dissipated (%) after 5 minutes of exposure. (d) Partitioning of energy dissipated (%) after 30 minutes of exposure.

3.4. Calculated leaf temperature:

Predicted $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values were generally higher (2% – 10%) in leaves without trichomes in comparison to the intact leaves (Figure 4.7a, b); however, the differences were non-significant ($p > 0.05$). The differences among species were significant, *T. elongata* had the highest predicted $\Delta T_{\text{leaf-air}}$, and *T. schiedeana* had values significantly lower than most species with the exception of *T. brachycaulos* ($F_{(4, 39)}=90.790$, $p < 0.005$).

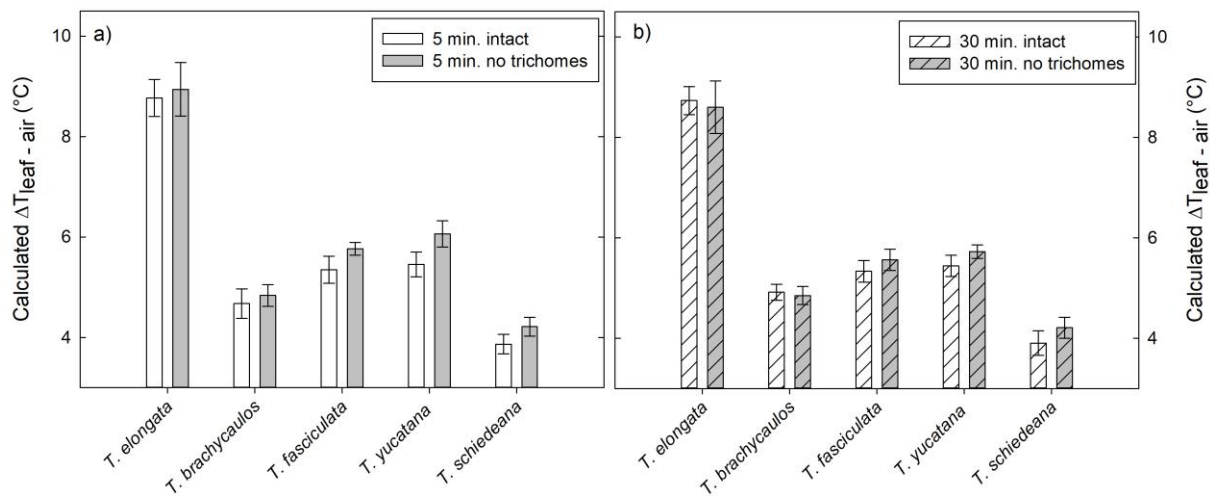


Figure 4.7 Calculated leaf temperature, and Leaf – Air temperature difference ($\Delta T_{\text{leaf-air}}$) after 5 and 30 minutes of exposure to a source of long wave and short wave radiation, using light absorbance values $A_{(400-3000)}$ for leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. yucatanana* and *T. schiedeana* with (open bars) and without trichomes (shaded bars). (a) Leaf temperature after 5 minutes of exposure. (b) Leaf temperature after 30 minutes of exposure. (c) $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ After 5 minutes of exposure. (d) $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ After 30 minutes of exposure. Note that species are arranged from the highest to lowest average leaf width.

4. DISCUSSION

Leaves of the studied species showed great variability in the amount of light reflected and absorbed (Figure 4.2; Table 4.1). This variability can be explained by the interactive effect of trichome size and density (Figure 4.3, Table 4.1). Pierce (2007) found no direct correlation between trichome density and reflectance in several species of *Tillandsia*, and instead attributed it to their structure and shape. Moreover, size, density and shape of the leaf trichomes is related to their ecological niche and habitat (Cach-Pérez et al., 2016; Pierce, 2007; Pierce et al., 2001). Water impounding species such as *T. elongata* tend to have less dense covers of smaller, less developed trichomes compared to “atmospheric” species, like *T. yucatanana* or *T. schiedeana*, which rely on larger, denser trichome covers to maximize rainwater absorption. As expected, the removal of trichomes caused a decrease in reflectance and an increase in absorbance (Figure 4.1; table 4.2). Species differed: those with the most reflective leaves had the greatest reduction in reflectance.

Contrary to our hypothesis, removal of thrichomes led to a smaller increase in leaf compared to that of intact leaves of *T. elongata*, *T. brachycaulos* and *T. fasciculata* (Figure 4.4). This unexpected result is likely to be an artifact of our experimental setup. Trichome

removal may cause inadvertent damage to the leaf surface, and leakage of water vapor, leading additional energy dissipation as latent heat (Nobel, 2009; Campbell & Norman, 1998), contrary to the intact leaves, in which stomata remain closed during the day. The trichomes of bromeliads are connected to the photosynthetic tissue by a *stalk* of non-cutinized live cells under the central disk (Pierce, 2007; Benzing, 1976). Removing the trichome shield could expose totally or partially these cells, causing the aforementioned water loss. On the other hand, leaves of *T. yucatanana* and *T. schiedeana* with the trichomes removed had $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values slightly higher than the intact leaves after 30 minutes of exposure (Figure 4.4). Calculated values used to overcome this experimental artifact indicated that $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values were $\sim 0.3 - 0.2$ °C higher without trichomes for all species, the only exception being *T. elongata* and *T. brachycaulos* after 30 minutes of exposure (Figure 4.7). Overall, this indicates an almost negligible effect of trichomes on leaf temperature, and even then, only in certain species. Although leaf trichomes could protect the photosynthetic apparatus from excessive light, this would depend on the amount of light reflected and its importance varies with the morphology and ecologic niche of each species (Pierce, 2007; Pierce et al., 2001). This photoprotective effect could be more significant for *T. fasciculata* and *T. schiediana*, the two species with the most reflective trichomes, but this needs to be tested.

In most cases, leaf temperature was higher than that of the surrounding air (Figure 4.4), this coincides with field observations for *T. elongata* and *T. brachycaulos* (Cervantes et al., 2005; Andrade, 2003); as in CAM plants stomata remain closed during the day, thus, preventing the dissipation of a considerable amount of energy through transpiration. Variation of $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values was significantly related to leaf width (Figures 4.4; 4.5). Wider leaves have thicker boundary layers, which limit the exchange of heat (Nobel, 2009; Campbell & Norman, 1998). The effect of leaf size is especially important in high radiation environments and in absence of transpiration (Leigh et al., 2017), which could result in elevated leaf temperatures such as the canopy environment for CAM plants. The effect of the leaf size on the $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ could be observed in the energy budget (Figure 4.6): *T. schiedana* had the lowest leaf temperature, and consequently emitted the least amount of IR and the smallest sensible heat exchange, as the latter is driven by the difference in temperature and opposed by the boundary layer (Nobel, 2009). In addition, a significant increase in $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ over time was observed in *T. yucatanana* and *T. schiedeana*, which had the lowest values at the beginning of the experiment (Figure 4.4), and were also the species

with the lowest SLA (Table 4.1). Plants with thicker more succulent leaves can take longer to change their temperature (Griffiths & Males, 2017; Leigh et al., 2012).

There was a discrepancy between the measured and the theoretical $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values (Figure 4.4; 4.7). The formulas employed (Nobel, 2009; Campbell & Norman, 1998; Gates, 1980) are mainly meant to be fed with field-like conditions; and assumptions about the leaves are made to simplify the model. One of this is that leaves are supposed to be flat, but the leaves of our species had concave to nearly cylindrical profiles, which greatly affects the size and conductivity of the boundary layer (Nobel, 1975, 1974), and the angle at which the radiation is received. Nonetheless, the predicted $\Delta T_{\text{leaf-air}}$ values show the same general tendency as the measured ones.

Energy balance and leaf temperature play an important, but little understood, role in the ecology of epiphytic bromeliads. Some degree of vertical stratification has been observed even in the low statured canopies of tropical deciduous forests (Chilpa-Galván et al., 2013; Reyes-García et al., 2012; Graham & Andrade, 2004). Cervantes et al. (2005), observed that, within a tropical dry deciduous forest, leaves of *T. brachycaulos* closer to the ground reached temperatures significantly higher than leaves of plants higher up in the same host tree; this indicates a reduced heat-dissipation capacity and probably an increase in infrared radiation coming from the rocky forest floor. Additionally, plants above the canopy receive more dew, which represents an alternate water source in epiphytic bromeliads, specially during the early dry season prolonging the photosynthetic activity and water status in some species (Chávez-Sahagún et al., 2019; Andrade, 2003). Dew formation and uptake has also been related to leaf traits such as trichome density and size, and specific leaf area. Thus, there are various effects simultaneously driven by leaf size, shape, thickness and the trichome indumenta that may be crucial to the survival of epiphytes from seasonal environments.

In summary, while the trichomes of the epiphytic bromeliads of the genus *Tillandsia* do change the light reflectance and absorbance, its effect on the leaf temperature is negligible. The most important characteristic relating to temperature and heat exchange seems to be leaf size.

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En este trabajo se evaluó el efecto de la morfología foliar en especies epífitas de la familia Bromeliaceae de la península de Yucatán, con el intercambio de calor y sus implicaciones desde tres perspectivas distintas: la formación de rocío y su importancia como fuente alternativa de agua (calor latente); la influencia de la forma y el tamaño de las hojas en la capa límite (calor sensible); y la influencia de los tricomas en la absorción de luz y la temperatura foliar (radiación neta). Todas las especies estudiadas son nativas de las selvas tropicales caducifolias y están expuestas a temporadas de sequía que combinan un aumento en la radiación solar recibida y una pronunciada disminución en la disponibilidad de agua de lluvia. Si bien todas las especies estudiadas pertenecen al género *Tillandsia*, estas presentan variación morfológica en el tamaño, densidad y cubierta de tricomas; ancho de las hojas (anchas vs angostas) y forma de hojas (planas vs cóncavas o cilíndricas); y estrategias ecológicas (atmosféricas, tanque e intermedias). Esta variación morfológica corresponde a estrategias ecológicas y a su vez da pie a diferencias en el intercambio de materia y energía con el ambiente inmediato.

De acuerdo a lo observado en este trabajo, el ancho de la hoja probablemente sea el parámetro morfológico evaluado más importante en el balance de energía. Se observó una correlación positiva entre el ancho de la hoja y la diferencia de temperatura entre la hoja y el aire (Figuras 4.4; 4.5). Este, ancho, junto con la velocidad del viento, determina el grosor de la capa límite, que actúa como resistencia para la convección y es particularmente importante en ausencia de transpiración (Leigh et al., 2017; Nobel, 2009), como es el caso en las especies estudiadas. Debido a esto, la especie con las hojas más angostas, *T. schiedeana*, presentó el menor flujo de calor sensible (Figura 4.6). Otra variable relacionada con la capa límite es la forma de la sección de la hoja. Esta afecta el tamaño, forma y conductividad de la capa límite (Nobel, 2009, 1975, 1974). Exceptuando a *T. yucatanana* y *T. schiedena*, que tienen hojas aproximadamente cilíndricas, la mayoría de las especies estudiadas tienen hojas con un perfil cóncavo (Figuras 2.1; 3.3a). Las hojas con perfil cóncavo no solo presentaron una dinámica de circulación distinta a la de una hoja plana (Figuras 3.4; 3.5); también mostraron diferencias de acuerdo al grado de “concavidad”, *T. fasciculata*, con hojas más angostas y un perfil más pronunciado, presentó una capa límite con una circulación considerablemente más rápida que *T. elongata*, con hojas menos

cóncavas (Figura 3.5; Cuadro 3.2). Por ello, serían de esperarse diferencias en la permeabilidad de la capa límite y el llamado grosor efectivo de esta, sin embargo, aún falta realizar una caracterización más detallada.

El grosor de la hoja, representado por los valores de la succulencia foliar y el área foliar específica también tiene un impacto en el intercambio de calor y la temperatura foliar. *T. elongata*, la especie con las hojas más delgadas (pero más anchas y ligeramente cóncavas), estuvo más tiempo expuesta al rocío durante la noche, en comparación con las plantas de hojas más gruesas, especialmente *T. yucatanana* (Figuras 2.3; 2.4) (Chávez-Sahagún et al., 2019). Por otro lado, *T. yucatanana* y *T. schiedeana*, fueron las únicas en mostrar un aumento de temperatura significativo entre las mediciones hechas 5 y 3 minutos después de estar expuestas a una fuente de radiación y calor en condiciones experimentales (Figura 4.4). Hojas más gruesas intercambian calor más lentamente con el ambiente, esto puede afectar tanto el enfriamiento nocturno, y la formación de rocío, como el calentamiento durante el día, lo cual las puede proteger de temperaturas excesivas durante periodos breves, esto se debe al elevado potencial calórico del agua, pero que también el aumento en el peso seco de la hoja (y su grosor) lo que, conlleva un aumento en su masa térmica (Griffiths y Males, 2017; Leigh et al., 2012). Con lo anterior se sugiere que las hojas más delgadas se calentaron de manera más inmediata, dentro de la medición de 5 minutos, pero las más gruesas tardaron más en modificar su temperatura. Esto tiene posibles implicaciones en el ambiente natural, especialmente en condiciones de alta exposición durante periodos sin viento o con velocidades de viento muy bajas, donde las hojas pueden aumentar su temperatura rápidamente (Leigh et al., 2012).

Una de nuestras metas principales era comprobar y caracterizar el papel de los tricomas foliares en balance de calor de especies de *Tillandsia* de la península de Yucatán. La presencia de tricomas foliares influyó en las variables de grosor estimado y velocidad mínima detectada de la capa límite en hojas de *T. brachycaulos* (Tabla 3.1; Figura 3.5). No obstante, el efecto de la remoción de los tricomas sobre estas variables no fue el mismo para las dos velocidades de viento empleadas: la capa límite estimada fue significativamente más gruesa sólo en la velocidad circundante más baja; pero la velocidad mínima detectable fue significativamente más alta sin tricomas con la velocidad circundante más alta. De acuerdo con lo calculado por Benz y Martin (2006) los tricomas serían muy pequeños para aumentar el grosor de la capa límite en hojas de perfil cilíndrico. De igual manera, es probable que los tricomas, al menos en *T. brachycaulos*, sean demasiado

pequeños y aplanados para reducir la velocidad a la que ocurre la turbulencia en la capa límite (Schreuder et al., 2001). El experimento de balance de energía confirmaría que el efecto de los tricomas en la capa límite, junto con su papel en la reducción del calentamiento por radiación es insignificante (Figuras 4.4; 4.7). Por otro lado, la presencia de coberturas de tricomas podría interferir negativamente en la formación de rocío nocturno sobre las hojas, debido a que estos se encontrarían a la misma temperatura que el aire circundante, a diferencia de la cutícula foliar, cuya temperatura sería más baja (Pierce, 2007). No obstante, además de su función principal, la absorción de agua y nutrientes, los tricomas podrían proporcionar fotoprotección en algunas de las especies de acuerdo a lo observado por Pierce (2007), especialmente en *T. fasciculata* y *T. schiedena*, que presentaron los valores más altos de reflectancia (30.6% - 35.6%; Figura 4.2) aunque esto está aún por probarse.

Finalmente, podemos decir que las especies evaluadas presentan un gradiente de atributos morfológicos y fisiológicos relacionados con el balance de energía. En un extremo tenemos a *T. elongata*, una especie tipo tanque superficial, con hojas casi glabras, anchas, delgadas y con un perfil cóncavo poco profundo; cuyo estatus hídrico y acidez tisular se ven reducidos en ausencia de formación de rocío nocturno y que es susceptible de alcanzar las temperaturas foliares más altas. En el otro extremo tenemos a *T. yucatanana* y *T. schiedeana*, atmosféricas estrictas, con coberturas relativamente densas de tricomas grandes, hojas angostas y con un perfil más bien cilíndrico; no dependientes de la formación del rocío (*T. yucatanana*), y con las temperaturas foliares más bajas en condiciones de exposición a la radiación (*T. schiedeana*). Es importante tomar en cuenta que estos fenómenos fueron caracterizados a nivel de hoja, las bromeliáceas crecen en forma de rosetas y a menudo de manera clonal, esto añade un grado de complejidad extra, especialmente a la circulación del viento y a la incidencia de radiación solar. Esto los hace más difíciles de caracterizar y modelar; así mismo, el intercambio de calor y la dinámica de la capa límite no serán iguales en toda la planta en un momento dado; sin embargo, el enfoque empleado permite una aproximación a fenómenos complejos y cierto grado de generalización.

Perspectivas

La importancia del rocío nocturno como fuente alternativa de agua solamente fue evaluado en un tipo de vegetación (selva baja caducifolia) durante el paso de la estación seca

temprana a seca. Realizar estudios microambientales con bromeliáceas epífitas en distintos tipos de vegetación nos permitirá conocer mejor la disponibilidad de este recurso en la península de Yucatán. De igual manera, caracterizar la respuesta al rocío en diversos tipos de vegetación durante periodos más largos durante la estación seca nos ayudará a evaluar su importancia.

El estudio de la capa límite en hojas de *T. elongata*, *T. fasciculata* y *T. brachycaulos* es una primera aproximación al fenómeno. Sin embargo, aún quedan estudios por realizar a nivel de hoja que permitan obtener una fórmula o un modelo aproximado para calcular el grosor y el flujo de calor sensible en hojas de perfil cóncavo. Además, queda aún por caracterizar el flujo de viento y calor sensible a nivel roseta; el uso de modelos tridimensionales desmontables, así como experimentos en túnel de viento con temperaturas controladas empleando los números sin dimensión podrían aportar más información.

El estudio del balance de energía de bromeliáceas epífitas en condiciones naturales, o de jardín común durante las distintas estaciones del año, y la caracterización de su microambiente, tomando en cuenta variables como la velocidad del viento y la temperatura efectiva del cielo y del dosel permitirán ahondar en el conocimiento sobre la ecofisiología de estas plantas.

LITERATURA CONSULTADA

- Adams III, W. W., Ryan Zarter, C., Mueh, K., Amiard, V. y Demmig-Adams, B. (2008). Energy dissipation and photoinhibition: a continuum of photoprotection, en: Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment. Springer Netherlands, Dodrech, pp. 49–64.
- Adrian, R. J. (2005). Twenty years of particle image velocimetry. *Experiments in Fluids*, 39, 159–169.
- 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, 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, 472–479.
- Barradas, V. L. y Glez-Medellín, M. G. (1999). Dew and its effect on two heliophile understorey species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *International Journal of Biometeorology*, 43, 1–7.
- Beddows, P. A., Blanchon, P., Escobar, E. y Torres-Talamante, O. (2007). Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 16, 23–35.
- Benz, B. W. y Martin, C. E. (2006). Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Journal of Plant Physiology*, 163, 648–656.
- Benzing, D. H. (1976). Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana*, 1, 330–348.
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes. General biology and related biota* (1st edition). Cambridge University Press, Cambridge pp. 370.
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: Profile Of An Adaptative Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 655.
- Benzing, D. H., Henderson, K., Kessel, B. y Sulak, J. (1976). The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany*, 63, 1009–1014.
- Benzing, D. H. y Renfrow, A. (1971). The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsioid bromeliads. *Botanical Gazette*, 132,

19–30.

- Benzing, D. H., Seemann, J. y Renfrow, A. (1978). The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany*, 65, 359–365.
- Bickford, C. P. (2016). Ecophysiology of leaf trichomes. *Functional Ecology*, 43, 807–814.
- Brighigna, L., Fiordi, A. C. y Palandri, M. R. (1990). Structural Comparison between Free and Anchored Roots in *Tillandsia* (Bromeliaceae) Species. *Caryologia*, 43, 27–42.
- Brooks, A. y Farquhar, G. D. (1985). Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light: Estimates from gas-exchange measurements on spinach. *Planta*, 165, 397–406.
- Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L., Cetzal-Ix, W. y Reyes-García, C. (2016). Environmental influence on inter and intraspecific variation in density and morphology of stomata and trichomes of epiphytic bromeliads of the Yucatan Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 441–458.
- 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. *Tropical Conservation Science*, 6, 283–302.
- Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L. y Reyes-García, C. (2014). La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences*, 92, 157–168.
- Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L. y Reyes-García, C. (2018). Morphophysiological plasticity in epiphytic bromeliads across a precipitation gradient in the Yucatan peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 11, 1–10.
- Campbell, G. S. y Norman, J. M. (1998). *An Introduction to Environmental Biophysics* (2nd edition). Springer-Verlag, New York.
- Carlier, J. y Stanislas, M. (2005). Experimental study of eddy structures in a turbulent boundary layer using particle image velocimetry. *Journal of Fluid Mechanics*, 535, 143–188.
- Cavelier, J. y Goldstein, G. (1989). Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 309–322.

- 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, 107–118.
- Chávez-Sahagún, E., Andrade, J. L., Zotz, G. y Reyes-García, C. (2019). Dew Can Prolong Photosynthesis and Water Status During Drought in Some Epiphytic Bromeliads From a Seasonally Dry Tropical Forest. *Tropical Conservation Science*, 12, 1–11.
- Chen, J. M., Ibbetson, A. y Milford, J. R. (1988). Boundary-layer resistances of artificial leaves in turbulent air II: leaves inclined to the mean flow. *Boundary-Layer Meteorology*, 45, 371–390.
- 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, 1037–1048.
- Crayn, D. M., Winter, K., Schulte, K. y Smith, J. A. C. (2015). Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: Phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178, 169–221.
- Crayn, D. M., Winter, K. y Smith, J. A. C. (2004). Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 3703–3708.
- Cruz-Angón, A. y Greenberg, R. (2005). Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 42, 150–159.
- Defraeye, T., Verboven, P., Ho, Q. T. y Nicolai, B. (2013). Convective heat and mass exchange predictions at leaf surfaces: Applications, methods and perspectives. *Computers and Electronics in Agriculture*, 96, 180–201. Elsevier B.V.
- Dejean, A. y Olmsted, I. (1997). Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History*, 31, 1313–1334.
- 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, 57–70.

- Dodd, A. N., Borland, A. M., Haslam, R. P., Griffiths, H. y Maxwell, K. (2002). Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. *Journal of Experimental Botany*, 53, 569–580
- Ehleringer, J. R. (1981). Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia*, 49, 366–370.
- Ehleringer, J. R. (2000). Temperature and energy budgets, en: *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*, Pearcy, R. W., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A. y Rundel, P. W. (ed). Springer Netherlands. Dodrech. pp. 117–135
- Espejo-Serna, A., Lopez-Ferrari, R., Ramirez-Morillo, I. M., Holst, B. K., Luther, H. E. y Till, W. (2004). Checklist Of Mexican Bromeliaceae With Notes On Species Distribution And Levels Of Endemism. *Selbyana*, 25, 33–86.
- Gates, D. M. (1980). *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, New York pp. 611.
- Gates, D. M. y Benedict, C. M. (1963). Convection Phenomena from Plants in Still Air. *American Journal of Botany*, 50, 563–573.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Ee, B. VAN, Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily, R. S., Crayn, D. M., Smith, J. A. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H. E., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E. y Sytsma, K. J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 55–78. Elsevier Inc.
- González-Salvatierra, C., Andrade, J. L., Orellana, R., Peña-Rodríguez, L. M. y Reyes-García, C. (2013). Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de *Bromelia karatas* (Bromeliaceae) en una selva baja caducifolia de Yucatán, México. *Botanical Sciences*, 91, 75–84.
- González-Salvatierra, C., Luis Andrade, J., Escalante-Erosa, F., García-Sosa, K. y Manuel Peña-Rodríguez, L. (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, 792–799.
- González, A. L., Fariña, J. M., Pinto, R., Pérez, C., Weathers, K. C., Armesto, J. J. y Marquet, P. A. (2011). Bromeliad growth and stoichiometry: Responses to atmospheric nutrient supply in fog-dependent ecosystems of the hyper-arid Atacama Desert, Chile. *Oecologia*, 167, 835–845.
- González, L. y González-Vilar, M. (2001). Determination of relative water content, en:

- Handbook of plant ecophysiology techniques, Reigosa Roger, M. J. (ed.). Kluwer Academic Publisher, Dordrecht. pp. 207–212.
- Grace, J. (1978). The turbulent boundary layer over a flapping *Populus* leaf. *Plant, Cell y Environment*, 1, 35–38.
- 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*, 91, 699–706.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G. F., Hernández-García, M. A. y Sánchez-González, A. (2003). Ecología de las Plantas Epífitas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9, 101–111.
- Griffiths, H., Helliker, B., Roberts, A., Haslam, R. P., Girnus, J., Borland, A. M. y Maxwell, K. (2002). Regulation of Rubisco activity in crassulacean acid metabolism plants: better late than never. *Functional Plant Biology*, 29, 689–696.
- Griffiths, H. y Males, J. (2017). Succulent plants. *Current Biology*, 27, R890–R896.
- Griffiths, H. y Maxwell, K. (1999). In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology*, 13, 15–23.
- Guevara-Escobar, A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpiri, H., González-Sosa, E., Hernández-Sandoval, L., Malda-Barrera, G. y Martínez-Díaz, M. (2011). Fog interception by Ball moss (*Tillandsia recurvata*). *Hydrology and Earth System Sciences*, 15, 2509–2518.
- Helbsing, S., Riederer, M. y Zotz, G. (2000). Cuticles of vascular epiphytes: Efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Annals of Botany*, 86, 765–769.
- Herrera-Silveira, J. A. (1995). Seasonal patterns and behaviour of nutrients in a tropical coastal lagoon with groundwater discharges. *Journal of Ecology and Environmental Science*, 22, 45–57.
- Holbrook, N. M. y Putz, F. E. (1996). Water relations of epiphytic and terrestrially-rooted strangler figs in a Venezuelan palm savanna. *Oecologia*, 106, 424–431.
- Jones, H. G. (1992). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology* (2nd edition). Cambridge University Press, Cambridge pp. 428.
- Kays, W. M. y Crawford, M. E. (1993). *Convective Heat and Mass Transfer* (3rd edition).

- McGraw-Hill, New York.
- Kerstiens, G. (1996). Cuticular water permeability and its physiological significance. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1813–1832.
- Kidron, G. J. (2005). Angle and aspect dependent dew and fog precipitation in the Negev desert. *Journal of Hydrology*, 301, 66–74.
- Kobza, J. y Edwards, G. E. (1987). Influences of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat. *Plant Physiology*, 83, 69–74.
- 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, 607–616.
- Lawrence, M. G. (2005). The relationship between relative humidity and the dewpoint temperature in moist air: A simple conversion and applications. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 86, 225–233.
- Leigh, A., Sevanto, S., Ball, M. C., Close, J. D., Ellsworth, D. S., Knight, C. A., Nicotra, A. B. y Vogel, S. (2012). Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *New Phytologist*, 194, 477–487.
- Leigh, A., Sevanto, S., Close, J. D. y Nicotra, A. B. (2017). The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? *Plant Cell and Environment*, 40, 237–248.
- Leroy, C., Carrias, J. F., Corbara, B., Pélozuelo, L., Dézerald, O., Brouard, O., Dejean, A. y Céréghino, R. (2013). Mutualistic ants contribute to tank-bromeliad nutrition. *Annals of Botany*, 112, 919–926.
- Lin, Z. F. y Ehleringer, J. R. (1983). Epidermis effects on spectral properties of leaves of four herbaceous species. *Physiologia Plantarum*, 59, 91–94.
- Loeschen, V. S., Martin, C. E., Smith, M. y Eder, S. L. (1993). Leaf anatomy and CO₂ recycling during Crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 154, 100–106.
- Lüttge, U. (1989). Vascular Plants as Epiphytes. p. (U. Lüttge, Ed.). Springer-Verlag, Berlin pp. 1689–1699.
- Males, J. (2016). Think tank: water relations of the Bromeliaceae in their evolutionary context. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1–26

- Martin, C. E. (1994). Physiological ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review*, 60, 1–82.
- Martin, C. E. y Adams III, W. W. (1987). Crassulacean acid metabolism , CO₂-recycling , and tissue desiccation in the Mexican epiphyte *Tillandsia schiedeana* Steud (Bromeliaceae). *Photosynthesis Research*, 244, 237–244.
- Martin, C. E., Rux, G. y Herppich, W. B. (2013). Responses of epidermal cell turgor pressure and photosynthetic activity of leaves of the atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae) after exposure to high humidity. *Journal of Plant Physiology*, 170, 70–73.
- Martin, C. E. y Schmitt, A. K. (1989). Unusual water relations in the CAM atmospheric *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette*, 150, 1–8.
- Martorell, C. y Ezcurra, E. (2002). Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 13, 651–662.
- Martorell, C. y Ezcurra, E. (2007). The narrow-leaf syndrome: A functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia*, 151, 561–573.
- Maxwell, K. (2002). Resistance is useful: Diurnal patterns of photosynthesis in C₃ and crassulacean acid metabolism epiphytic bromeliads. *Functional Plant Biology*, 29, 679–687.
- Maxwell, K., Griffiths, H., Borland, A. M., Young, A. J., Broadmeadow, M. S. J. y Fordham, M. C. (1995). Short-term Photosynthetic Responses of the C₃-CAM Epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to Tropical Seasonal Transitions Under Field Conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 771–81.
- Maxwell, K. y Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence--a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659–668.
- Meinzer, F. y Goldstein, G. (1985). Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66, 512–520.
- Mondragón, D., 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, 97–104.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramirez-Morillo, I. M. 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, 189–200.
- Nadkarni, N. M. (1989). Bird Use of Epiphyte Resources in Neotropical Trees. *Condor*, 91, 891–907.
- Nobel, P. S. (1974). Boundary Layers of Air Adjacent to Cylinders. *Plant Physiol.*, 54, 177–181.
- Nobel, P. S. (1975). Effective thickness and resistance of the air boundary layer adjacent to spherical plant parts. *Journal of Experimental Botany*, 26, 120–130.
- Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (4th edition). Academic Press, San Diego pp. 572 p.
- North, G. B., Lynch, F. H., Maharaj, F. D. R., Phillips, C. A. y Woodside, W. T. (2013). Leaf Hydraulic Conductance for a Tank Bromeliad: Axial and Radial Pathways for Moving and Conserving Water. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–10.
- Orellana, R. (1999). Evaluación Climática, en: Atlas de procesos territoriales de Yucatán, García, A. y Córdoba, J. (ed). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. pp. 163–182.
- 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, AC, Mérida.
- Osmond, C. B., Austin, M. P., Berry, J. A., Billings, W. D., Boyer, J. S., Dacey, J. W. H., Nobel, P. S., Smith, S. D. y Winner, W. E. (1987). Stress Physiology and the Distribution of Plants. *Bioscience*, 37, 37–48.
- Pett-Ridge, J. y Silver, W. L. (2002). Survival, Growth, and Ecosystem Dynamics of Displaced Bromeliads in a Montane Tropical Forest. *BIOTROPICA*, 34, 211–224.
- Pierce, S. (2007). The Jeweled Armor of *Tillandsia* — Multifaceted or Elongated Trichomes Provide Photoprotection. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 23, 44–52.
- Pierce, S., Maxwell, K., Griffiths, H. y Winter, K. (2001). Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany*, 88, 1371–1389.
- Pinto, R., Barría, I. y Marquet, P. A. (2006). Geographical distribution of *Tillandsia lomas* in

- the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Arid Environments*, 65, 543–552.
- Pittendrigh, C. S. . (1948). The Bromeliad-*Anopheles*-Malaria Complex in Trinidad. I-The Bromeliad Flora. *Evolution*, 2, 58–89.
- Raffel, M., Willert, C. E., Wereley, S. y Kompenhans, J. (2012). Particle Image Velocity A Practical Guide. p. *Journal of visualized experiments*.
- Ramirez-Morillo, I. M. y Carnevali F. C., G. (1999). A new species of *Tillandsia*, some new records, and a checklist of the Bromeliaceae form the Yucatan Peninsula. *Harvard Papers in Botany*, 4, 185–194.
- Ramirez-Morillo, I. M., Carnevali F. C., G. y Chi May, F. (2004). Guía ilustrada de las bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán (1st edition). Centro de Investigación Científica de Yucatán AC, Mérida pp. 124.
- Rapp, J. M. y Silman, M. R. (2014). Epiphyte response to drought and experimental warming. *F1000Research*, 7, 1–25.
- Raschke, K. (1960). Heat Transfer Between the Plant and the Environment. *Annual Review of Plant Physiology*, 11, 111–126.
- 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, 168–175.
- 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, 745–754.
- Ricalde, M. F., Andrade, J. L., Durán, R., Dupuy, J. M., Simá, J. L., Us-Santamaría, R. y Santiago, L. S. (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871–880.
- Roggenkamp, D., Jessen, W., Li, W., Klaas, M. y Schröder, W. (2015). Experimental investigation of turbulent boundary layers over transversal moving surfaces. *CEAS Aeronautical Journal*, 6, 185–192.
- Rosado-Calderón, A. T., Tamayo-Chim, M., De La Barrera, E., Ramírez-Morillo, I. M., Andrade, J. L., Briones, O. y Reyes-García, C. (2018). High resilience to extreme climatic changes in the CAM epiphyte *Tillandsia utriculata* L. (Bromeliaceae).

Physiologia Plantarum.

- Schlichting, H. y Gersten, K. (2016). *Boundary-Layer Theory*. Springer-Verlag, Berlin.
- 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, 215–228.
- Schreuder, M. D., Brewer, C. A y Heine, C. (2001). Modelled influences of non-exchanging trichomes on leaf boundary layers and gas exchange. *Journal of Theoretical Biology*, 210, 23–32.
- Schuepp, P. H. (1993). Leaf boundary layers. *New Phytologist*, 477–507.
- Sharkey, T. D. y Schrader, S. M. (2006). High Temperature Stress, en: *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*, Rao, K., Raghavendra, A. & Reddy, K. (ed). Springer Netherlands. Dordrecht. pp. 101–129.
- Stuntz, S., Simon, U. y Zotz, G. (2002). Rainforest air-conditioning: The moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *International Journal of Biometeorology*, 46, 53–59.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2002). *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. pp. 690.
- Thien, L. B., Bradburn, A. S. y Welden, A. L. (1982). The woody vegetation of Dzibilchaltún. A maya archeological site in Northwest Yucatán, México. *Middle American Research Institute Occasional Papers*, 5, 1–24.
- Turner, E. C. y Foster, W. A. (2006). Assessing the influence of bird's nest ferns (*Asplenium spp.*) on the local microclimate across a range of habitat disturbances in Sabah, Malaysia. *Selbyana*, 27, 195–200.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J. L., Jackson, P. C. y Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, 329, 155–171
- Vogel, S. (1970). Convective cooling at low airspeeds and the shapes of broad leaves. *Journal of Experimental Botany*, 21, 91–101.
- Vogel, S. (2009). Leaves in the lowest and highest winds temperature, force and shape. *New Phytologist*, 183, 13–26.

- Wagner, K. y Zotz, G. (2018). Epiphytic bromeliads in a changing world: the effect of elevated CO₂ and varying water supply on growth and nutrient relations. *Plant Biology*, 20, 636–640.
- Westerweel, J. (1997). Fundamentals of digital particle image velocimetry. *Measurement Science and Technology*, 8, 1379–1392.
- Winkler, U. y Zotz, G. (2009). Highly efficient uptake of phosphorus in epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 103, 477–484.
- Winter, K. y Smith, J. A. C. (1996a). An introduction to crassulacean acid metabolism: biochemical principles and biological diversity, en: *Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*, Winter, K. y Smith, J. A. C. (ed). Springer-Verlag, Berlin. pp. 1–13.
- Winter, K. y Smith, J. A. C. (1996b). *Crassulacean Acid Metabolism*. *Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. p. (K. Winter and J. A. C. Smith, Eds.). Berlin pp. 1689–1699.
- Wolf, J. H. D. y Alejandro, F.-S. (2003). Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography*, 30, 1689–1707.
- Wu, Y., Song, L., Liu, W., Liu, W., Li, S., Fu, P., Shen, Y., Wu, J., Wang, P., Chen, Q. y Lu, H. (2018). Fog water is important in maintaining the water budgets of vascular epiphytes in an Asian Tropical Karst Forests during the dry season. *Forests*, 9, 1–14.
- Zotz, G. (2004). How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia*, 138, 184–192.
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 453–481.
- Zotz, G. (2016). *Plants on Plants: The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International Publishing, Berlin pp. 282.
- Zotz, G. y Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52, 2067–2078.
- Zotz, G. y Thomas, V. (1999). How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 83, 183–192.