



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.
Posgrado en Ciencias Biológicas

ESTUDIO DE LA ASOCIACIÓN DE *TILLANDSIA JUNCEA* CON EL HOSPEDERO *MELICOCOCUS OLIVIFORMIS* Y LOS ESTRATOS VERTICALES, EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA DE CALAKMUL, CAMPECHE

Tesis que presenta

JOSÉ FRANCISCO PAZ GUERRERO

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS
(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México
14 de julio del 2021



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **José Francisco Paz Guerrero** titulado “**Estudio de la asociación de Tillandsia juncea con el hospedero Melicoccus oliviformis y los estratos verticales, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche**” fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, dentro de la línea de investigación cambio global en ecosistemas neotropicales, en el laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Casandra Reyes García, dentro de la maestría en Ciencias Biológicas, opción Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Esta tesis tiene orientación al desarrollo científico, al estudio de las interacciones biológicas vegetales y la ecofisiología de las bromeliáceas epífitas de la Península de Yucatán, México.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 17 de junio del 2021

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación 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 registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente declaración.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'José Francisco Paz Guerrero', is written over a horizontal line. The signature is stylized and includes a large initial 'J'.

José Francisco Paz Guerrero

El trabajo de laboratorio y de gabinete del presente trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales, en el Laboratorio de Fisiología Vegetal y en los invernaderos del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y formó parte del proyecto titulado “Monitoreo de los efectos del cambio climático sobre matorral de duna costera, manglar y selvas estacionalmente secas, utilizando a las bromeliáceas epífitas como indicadores” (sector INEGI-CONACyT, 290916), con la dirección de la Dra. Casandra Reyes García.

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, en Campeche.

Este trabajo de investigación fue financiado por el proyecto CONACyT-INEGI, 2016 y con la beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-948257) a José Francisco Paz Guerrero.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT, por la beca otorgada (948257) para realizar mis estudios de posgrado. Al proyecto CONACyT-INEGI 290916, por el financiamiento para las salidas de campo y materiales indispensables para el desarrollo de la presente investigación.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. (CICY), que me aceptó y que fue mi hogar por 2 años, gracias a esta institución continué con mi desarrollo profesional y académico, en condiciones e instalaciones óptimas, con un cautivador jardín botánico que incita a la contemplación y la relajación, con personas dedicadas, profesionales, con calidez humana excepcional, que aman lo que hacen. A la técnica Dra. Celene Marisol Espadas Manrique, al técnico Ing. Roberth Us Santamaría, al Ing. Rangel Gamboa Canché, al personal docente, administrativo, de limpieza, mantenimiento, seguridad, del jardín botánico y de los invernaderos, les agradezco por todo.

A las instituciones que otorgaron los permisos necesarios para llevar a cabo el trabajo de campo en la presente investigación: Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).

A mi directora académica Dra. Casandra Reyes García y mi directora académica en campo y laboratorio Dra. Celene Espadas Manrique. He pensado por muchos meses las palabras adecuadas para expresar la profunda gratitud, cariño y respeto que siento hacia ellas, pero ninguna combinación de palabras existentes podría lograr tal cometido. Me gustó mucho recorrer este camino y aprender tanto de ambas, en el aspecto intelectual, ético, profesional, así como, sobre el trabajo en equipo y el apoyo interpersonal. Me aceptaron como fuí y promovieron siempre mi desarrollo científico-académico, desde el corazón, gracias.

A mi comité tutorial y revisor de tesis: Dr. José Luis Andrade Torres, Dra. Casandra Reyes García, Dra. Ileana Echevarría Machado, Dr Juan Pablo Pinzón Esquivel y Dr. José Luis Hernández Stefanoni, su apoyo, consejos, sugerencias, revisiones y correcciones al documento, fueron determinantes para la calidad y el desarrollo correcto de este proyecto de investigación, Aprendí tanto como pude de estas personas, me impulsaron a observar, analizar y entender, procesos, ideas, problemas, soluciones, errores, logros, puntos de

vista, que ni en cien años hubiera podido lograr sin su ayuda, sinceramente les agradeceré por siempre el tiempo, esfuerzo y dedicación que invirtieron en la presente investigación.

A la M. en C. Manuela Tamayo Chim, quien quizás jamás lea esto, pero agradezco de corazón todo su apoyo en el campo y en laboratorio, fue un pilar clave para el desarrollo y éxito de este complejo e interesante proyecto de investigación. Ciertamente aprendí mucho de ella.

A mis profesores y profesoras durante la maestría: Dr. José Luis Andrade Torres, Dra. Casandra Reyes García, Dra. Ivonne Sánchez del Pino, Dra. Ivon Mercedez Ramírez Morillo, Dr. Richard Evan Feldman, Dr. Germán Carnevali Fernández-Concha, Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, Dra. Celene Marisol Espadas Manrique, Dr. Roger Orellana Lanza, Dr. Javier Orlando Mijangos Cortés, Dra. María Azucena Canto Aguilar, tuve la dicha de aprender mucho y continuar con el desarrollo de mi formación académica y científica, con su guía, sus palabras, tiempo y dedicación. Muchas gracias.

A mi roomie, Dra. Zamaria Yoselin de la Torre Espinosa, quien me apoyó bastante desde el inicio, tanto en las buenas como en las malas, aún sin que yo se lo pidiera. También influyó mucho en mi crecimiento personal y académico, por ello siempre le estaré agradecido.

A las siguientes personas: Ing. Alfredo Dorantes Eúan, Sr. Carlos “arborista”, Santos (Reserva Biocultural Kaxil-Kiuic), M. en C. Nancy Anai Pereira Zaldívar, Ing. Bellanely Broca Rodríguez, Ing. Iber Daniel Pérez Gómez, Sr. Filogonio May Pat, Biol. Alejandro, M. en C. Sara Gabriela Cerón Aguilera, M. en C. Susana Ariely Dzib, Dr. Eduardo Chávez Sahagún, M. en C. Julio Salas Rabaza, M. en C. Evelyn Raquel Salas Acosta, M. en C. Ricardo Rivera Martínez, M. en C. Víctor Alexis Peña Lara, M. en C. Carlos Castañeda-Caamal, M. en C. Gerardo Carrillo Niquete, Ing. Gisell Mare, M. en C. Miguel Ángel Herrera Alamillo, M. en C. Eddy Jovanny Turrent, personal de la Reserva de la Biósfera de Calakmul y a la gente del ejido de Conhuas, Campeche, muchas gracias por su apoyo y compañía, cada quien influyó positivamente, de una u otra manera, en mi desarrollo ya sea como persona, como compañero o en el desarrollo y mejoramiento constante de este proyecto de investigación, un verdadero gusto haberlos conocido.

DEDICATORIAS

A la fuente de sabiduría y amor de la que emana todo el universo, Dios padre-madre.

A mi amoroso maestro guardián, Rafael.

A nuestra casa en común, por la que vale la pena luchar y defenderla hasta el final, la lastimada madre tierra.

A mi triángulo sagrado, mi madre Claudia Mariza Paz Guerrero, mi abuelito Rodolfo Paz Vargas y mi abuelita Martha Beatriz Guerrero Navarro. Estos tres seres eran, son y serán, por siempre, mi motivación, mi motor, mi equilibrio, mi felicidad, por ellos he llegado hasta aquí, por ellos soy y gracias a todo el esfuerzo, paciencia y amor que han brindado, ahora puedo dirigir mi mirada hacia el vasto horizonte y con seguridad decidir el rumbo de mis pasos. Los amo, honro y respeto, Gracias por ¡tanto!

Al cuerpo, en el cual me tocó encarnar, mi templo, mi vehículo, nombrado José Francisco Paz Guerrero, le estoy infinitamente agradecido por su capacidad para enfrentar todo tipo de vicisitudes y mantenerse con salud. A la mente, la consciencia, que me permitió tomar buenas decisiones y aprender de las malas, además de la capacidad para: aceptar, decidir, cambiar, estudiar, comprender, crear, ser resiliente. Les agradezco y les pido perdón por haberles descuidado en tantas ocasiones.

ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN.....	1
CAPITULO I.....	3
1.1 ANTECEDENTES.....	3
1.1.1 LAS EPÍFITAS Y SUS HOSPEDEROS.....	3
1.1.2 INTERACCIÓN EPÍFITA-HOSPEDERO.....	4
1.1.3 CONDICIONES MICROAMBIENTALES DEL DOSEL.....	7
1.1.4 ADAPTACIONES DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN RESPUESTA AL AMBIENTE.....	9
1.1.5 INFLUENCIA DEL MICROAMBIENTE EN LA FISIOLÓGÍA DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS.....	10
1.1.6 PLANTAS NEBULOFITAS.....	12
1.1.7 ESTUDIOS CON <i>TILLANDSIA JUNCEA</i>.....	14
1.1.8 EFECTO BORDE.....	16
1.1.9 CARACTERÍSTICAS Y DISTRIBUCIÓN DEL HOSPEDERO <i>MELICOCCUS OLIVIFORMIS</i>.....	17
1.2 JUSTIFICACIÓN.....	19
1.3 HIPÓTESIS.....	20
1.4 OBJETIVO GENERAL.....	21
1.5 OBJETIVOS PARTICULARES	21
CAPITULO II.....	23

2.1 MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
2.2.1 SITIO DE ESTUDIO.....	23
2.1.2 <i>TILLANDSIA JUNCEA</i>.....	24
2.1.3 ASOCIACIÓN CON HOSPEDERO Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE <i>TILLANDSIA JUNCEA</i>.....	25
2.1.4 MEDICIONES MICROAMBIENTALES.....	27
2.1.5 MEDICIONES FISIOLÓGICAS.....	30
2.1.6 ESTRUCTURA DEL DOSEL.....	32
2.1.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	32
2.1.7.1 ASOCIACIÓN DE <i>TILLANDSIA JUNCEA</i> CON EL HOSPEDERO <i>MELICOCCLUS OLIVIFORMIS</i>	32
2.1.7.2 ASOCIACIÓN CON HOSPEDERO, MODELO LINEAL GENERALIZADO (GLM)	33
2.1.7.3 CONTRASTES DE NORMALIDAD Y HOMOCEDASTICIDAD.....	33
2.1.7.4 ESTRATIFICACIÓN VERTICAL.....	34
2.1.7.5 MICROAMBIENTE Y VARIABLES FISIOLÓGICAS	34
CAPITULO III.....	35
3.1 RESULTADOS.....	35
3.1.1 ASOCIACIÓN DE <i>TILLANDSIA JUNCEA</i> CON EL HOSPEDERO <i>MELICOCCLUS OLIVIFORMIS</i>.....	35
3.1.2 ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DE <i>TILLANDSIA JUNCEA</i>.....	39

3.1.3 MICROAMBIENTE LUMÍNICO.....	40
3.1.4 ESTRUCTURA DEL DOSEL.....	42
3.1.5 MICROAMBIENTE DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR (DPV)	42
3.1.6 DESEMPEÑO FISIOLÓGICO DE <i>TILLANDSIA JUNCEA</i>	44
3.1.7 EFICIENCIA CUÁNTICA MÁXIMA DEL FOTOSISTEMA II (FV/FM)	46
3.1.8 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA (CRA)	47
CAPITULO IV.....	49
4.1. DISCUSIÓN GENERAL.....	49
4.1.1 ASOCIACIÓN CON HOSPEDEROS.....	49
4.1.2 DESEMPEÑO FISIOLÓGICO Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE <i>TILLANDSIA JUNCEA</i> EN EL HOSPEDERO <i>MELICOCCUS OLIVIFORMIS</i> , EN RELACIÓN CON EL MICROAMBIENTE DEL DOSEL.....	55
CAPITULO V.....	63
5.1. CONCLUSIONES.....	63
5.2 PERSPECTIVAS.....	65
IX. BIBLIOGRAFÍA.....	67

LISTADO DE ABREVIATURAS

ANOVA – Análisis de la varianza

AIC – Índice de Akaike

CAM – Metabolismo ácido de las crasuláceas

CRA – Contenido relativo de agua

CO₂ – Dióxido de carbono

DAP – Diámetro a la altura del pecho

DE – Desviación estándar

DPV – Déficit de presión de vapor

DSF – Factor directo del sitio (siglas en inglés)

ETR – Tasa de transporte de electrones

ETR_{max} – Tasa máxima de transporte de electrones

FFF – Flujo de fotones para la fotosíntesis

FV/FM – Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II

GLM – Modelo lineal generalizado (siglas en inglés)

LAI – Índice de área foliar (siglas en inglés)

IVI – Índice de valor de importancia

PAR – Radiación fotosintéticamente activa

PEPC – Fosfoenol piruvato carboxilasa

PSI – Fotosistema I

PSII – Fotosistema II

Φ PSII – Rendimiento cuántico del fotosistema II

RBC – Reserva de la Biósfera de Calakmul

RH – Humedad relativa (siglas en inglés)

R² – Criterio de bondad de ajuste

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Espécimen de <i>Melicoccus oliviformis</i> en la Reserva de la Biósfera de Calakmul durante la temporada de sequía en marzo del 2019.....	18
Figura 2. Ubicación del sitio de estudio (triángulo amarillo), el cual se localiza dentro de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche.....	24
Figura 3. Especie de estudio <i>Tillandsia juncea</i> , durante la temporada de sequía (Marzo, 2019)	25
Figura 4. División del hospedero en estratos, basado en el modelo de Johansson (1974)... ..	28
Figura 5. Abundancia de individuos de <i>Tillandsia juncea</i> en cada especie de hospedero.....	35
Figura 6. Resumen de los resultados del modelo lineal generalizado (GLM), con los coeficientes del modelo.....	38
Figura 7. Las variables diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de los hospederos fueron las variables con mayor peso para explicar la abundancia de <i>Tillandsia juncea</i>	39
Figura 8. Estratificación vertical de <i>Tillandsia juncea</i> en la especie de hospedero <i>Melicoccus oliviformis</i>	40
Figura 9. Valores promedio del flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) diario recibidos en los cinco estratos verticales de 3 individuos de <i>Melicoccus oliviformis</i> en dos temporadas	41
Figura 10. Valores promedio del déficit de presión de vapor del aire (DPV) de los distintos estratos verticales de <i>Melicoccus oliviformis</i> , en dos temporadas.....	43

Figura 11. Valores promedio de la humedad relativa del aire en el estrato (V) de *Melicoccus oliviformis*, por hora y por mes de medición, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul.....44

Figura 12. Curva de respuesta a la luz de *Tillandsia juncea*, el eje X corresponde al flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF), mientras que el eje Y corresponde a la tasa de transporte de electrones (ETR).....45

Figura 13. Valores promedio de la tasa máxima de transporte de electrones ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de individuos de *Tillandsia juncea* (n= 26) de los estratos (IV) y (V) de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas46

Figura 14. Valores promedio de las mediciones de rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm), en individuos de *Tillandsia juncea* del estrato IV y V de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas.....47

Figura. 15. Valores promedio del contenido relativo de agua en los tejidos de *Tillandsia juncea* de los estratos (IV) y (V), de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas.....48

Figura 16. Espécimen emergente de la especie *Melicoccus oliviformis* (señalizado con una flecha roja), en el sitio de estudio, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche.....51

Figura 17. Forma abierta de la copa en el hospedero *Melicoccus oliviformis*, característica de esta especie en el sitio de estudio, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche.....59

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características morfométricas de los individuos seleccionados para el estudio del microambiente y fisiología.....27

Tabla 2. Índice de valor de Importancia (IVI) de las especies arbóreas en los cuadrantes establecidos en el sitio de estudio.....36

RESUMEN

Las epífitas crecen principalmente en árboles (hospederos), las características de los mismos posibilitan diversos microambientes que influyen en la abundancia y en el desempeño óptimo de las especies epífitas. El dosel arbóreo puede presentar gradientes en recursos como luz, temperatura, humedad y acceso a la precipitación (lluvia, neblina o rocío). Se ha encontrado que las epífitas pertenecientes a la familia Bromeliaceae se estratifican verticalmente en respuesta a tales gradientes microambientales; y pueden incluso presentar asociaciones con ciertas especies arbóreas, donde pueden ser encontradas en abundancias mayores que lo que se esperaría por azar. El presente estudio exploró las diferencias en: 1) la distribución de la nebulofita *Tillandsia juncea* (epífita especializada en interceptar neblina) en los posibles hospederos en Calakmul; 2) la distribución vertical dentro del hospedero *Melicoccus oliviformis* y 3) su efecto en el desempeño fisiológico de *Tillandsia juncea* durante dos temporadas contrastantes. Empleamos un modelo lineal generalizado para analizar la asociación entre la epífita y 11 hospederos potenciales; mediante 4 variables de los hospederos en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche. Los parámetros fisiológicos medidos en *T. juncea* entre estratos y entre temporadas fueron eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm), contenido relativo del agua (CRA) y transporte de electrones (ETR).

De todos los individuos muestreados de *T. juncea* el 90% se halló en el hospedero *M. oliviformis* y el 10% restante en 7 especies hospederas. Se encontró una relación positiva entre la abundancia de *T. juncea* y las características de los hospederos, como el diámetro del tronco, la altura y ciertas especies de hospederos. Los dos estratos más altos del dosel mantuvieron el 86% de todos los individuos de *T. juncea*. Se encontraron diferencias entre la temporada lluviosa y la de sequía, en el déficit de presión de vapor y en el flujo de fotones para la fotosíntesis, además, encontramos diferencias entre los estratos verticales.

Se concluye que en la selva de Calakmul existe una asociación positiva entre *M. oliviformis* y *T. juncea*, la cual se distribuye preferencialmente en los dos estratos más altos de los árboles más altos y con mayores diámetros. La epífita fue más abundante en los estratos que reciben más luz. Los dos estratos superiores fueron similares en variables microambientales y los individuos que los habitan no presentaron diferencias fisiológicas entre ellos, aunque se encontraron claramente excluidos de los estratos más bajos.

ABSTRACT

Epiphytes grow mainly on trees (hosts), which have traits that enable certain microenvironments that in turn affect the abundance and physiological performance of the epiphytes. Canopies can also have gradients in resources such as light, temperature, humidity and access to precipitation (as rain, fog or dew). Epiphytes belonging to the family Bromeliaceae have been found to be vertically stratified in response to such microenvironmental gradients; and may also present associations with certain tree species, where they can be found in abundances higher than expected by chance. The current study explores differences in: 1) the distribution among potential hosts of the nebulophyte (epiphyte specialized in fog catchment) *Tillandsia juncea* in the forest of Calakmul; 2) vertical stratification within the host *Melicoccus oliviformis* and 3) its effect on the physiological performance of *T. juncea* during two contrasting seasons. We used a general linear model to study the association between the epiphyte and the 11 potential hosts; as well as 4 host traits in the Biosphere Reserve of Calakmul. The physiological parameters measured among strata and seasons in *T. juncea* were maximum quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm), relative water content (RWC) and electron transport rate (ETR).

Of the recorded individuals of *T. juncea*, 90% were found in *M. oliviformis* and 10% were distributed in other 7 host species. There was a positive relationship between host traits, such as stem diameter at breast height, tree height and certain host species, and the abundance of *T. juncea*. The two higher canopy strata hosted 86% of all *T. juncea* individuals. Differences among wet and dry seasons were found in vapor pressure deficit and photosynthetic photons flux density, the latter also having differences among vertical strata.

We conclude that, at the tropical forest of Calakmul, there is a positive association between the host *M. oliviformis* and *T. juncea*, which is mainly distributed among the two higher strata of the canopy of taller trees with high diameters. The epiphyte was most abundant at strata with higher light incidence. The two top strata were similar in microenvironmental variables and epiphytes did not show important physiological differences among them, but were clearly excluded from lower strata.

INTRODUCCIÓN

Las epífitas son organismos vegetales que crecen sobre otras plantas, sin tener contacto con el sistema vascular de sus hospederos (Benzing, 1998; Lüttge, 1989). Son un componente importante en los ecosistemas donde habitan, ya que contribuyen, en gran medida, con la biodiversidad (Zotz, 2016; Mondragón *et al.*, 2011). Gracias a la relativa abundancia sobre el dosel arbóreo y al crecimiento colonial de muchas especies epífitas, así como a la diversidad de formas existentes, posibilitan la coexistencia con otros organismos, como microorganismos, artrópodos y vertebrados (Brandt *et al.*, 2017; McCracken y Forstner, 2014; Granados-Sánchez *et al.*, 2004). Las bromeliáceas epífitas también tienen relevancia para el ciclo de nutrientes y energía de muchas comunidades forestales (Granados-Sánchez *et al.*, 2004; Benzing, 1998), ya que en algunos bosques tropicales pueden constituir hasta el 50% de la biomasa foliar y el 10% de las especies vasculares (Nieder *et al.*, 2001; Benzing, 1998).

El sostén estructural donde crecen las epífitas, llamados hospederos, consiste principalmente de árboles, las características de las especies hospederas posibilitan distintos microambientes que influyen en: la germinación, establecimiento, abundancia, mecanismos de dispersión y desempeño óptimo de las epífitas (Zotz y Schultz, 2008; Benavides *et al.*, 2011; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). El dosel arbóreo puede presentar un gradiente microambiental, tanto en sentido horizontal como vertical, específicamente de temperatura, humedad, así como en la cantidad y calidad de luz (Freiberg, 1996; Parker, 1995). Por ello, con base en las características de cada especie hospedera (abundancia, altura, tipo de corteza, fenología foliar, microambiente, arquitectura, etc.) pueden existir distintos microhábitats potenciales para las epífitas (Wagner *et al.*, 2015; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008).

En general, el dosel arbóreo presenta una disponibilidad discontinua de agua, se encuentra sujeto a mayor radiación solar que el sotobosque, así como a fluctuaciones constantes de temperatura y humedad. Incluso durante eventos de precipitación pluvial, el excesivo drenaje a lo largo de troncos y ramas, aunado a una tasa de evaporación relativamente alta, lo caracterizan como un ambiente seco (Laube y Zotz, 2003; Andrade y Nobel, 1997; Parker, 1995; Uribe, 1985).

La naturaleza demandante del hábitat epífita, entre otros factores, han impulsado a que las epífitas hayan desarrollado adaptaciones para lidiar con las condiciones demandantes presentes en el dosel (Benzing, 2000). Por ejemplo, muchas epífitas de la familia bromeliaceae suelen presentar segregación o estratificación vertical en el dosel de los hospederos (Cach-Pérez *et al.*, 2013; Krömer *et al.*, 2007; Reyes-García, 2005; Graham y Andrade, 2004; Nieder *et al.*, 2000). Algunas otras especies incluso presentan asociaciones con especies particulares de hospederos, que les proporcionan condiciones favorables para su desarrollo, en función de los rasgos funcionales, plasticidad fisiológica y requerimientos microambientales particulares de cada especie epífita (Wagner *et al.*, 2015; Reyes-García *et al.*, 2011; Vergara-Torres *et al.*, 2010; Válka-Alves *et al.*, 2008; Graham y Andrade, 2004).

Las bromeliáceas epífitas cuentan con adaptaciones a nivel morfológico, como la forma y disposición de las hojas, que favorece la captación de materia orgánica y humedad (Benzing, 1973). Asimismo, cuentan con adaptaciones del tipo fisiológico, tal es el caso de muchas especies que presentan metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, siglas en inglés), el cual les permite prosperar en zonas con poca precipitación pluvial o con periodos prolongados de sequía (Taiz y Zeiger, 2002). Adicionalmente, las bromeliáceas epífitas, pueden aprovechar fuentes alternativas de agua en la atmósfera, como el rocío y la neblina, gracias a la capacidad de absorber agua y nutrimentos a través de tricomas foliares especializados, los cuales reemplazaron la función de absorción de las raíces y cubren densamente las hojas (Chávez-Sahagún *et al.*, 2019; Cach-Pérez *et al.*, 2018; Benzing, 2000; Martin, 1994), particularmente en las especies atmosféricas, que a diferencia de las especies tanque no cuentan con un reservorio para almacenar agua en la base de sus hojas (Benzing, 2000; Pittendrigh, 1948).

Algunas bromeliáceas epífitas atmosféricas, son capaces de interceptar eficientemente la neblina, esta adaptación se relaciona con las hojas y el grado de exposición al viento de las mismas. De acuerdo con las características de estas especies, es posible incluirlas en el gremio de las nebulofitas (Martorell y Ezcurra, 2006), las cuales, son plantas, de varias familias botánicas, presentes en regiones donde hay frecuente formación de neblina y periodos prolongados sin lluvia. Las nebulofitas presentan la disposición de sus hojas en forma de roseta y son desplegadas, ya sea, en laderas, sitios expuestos, o a una altura considerable sobre el suelo, donde pueden interceptar, en mayor grado, las corrientes de

viento que llevan la neblina hacia las hojas. Las especies nebulofitas más especializadas presentan, además, numerosas hojas, largas, delgadas y flexibles, que les permiten oscilar con el viento y abarcar una mayor superficie por unidad de área. Se encontró que estos rasgos les confieren una mayor eficiencia para interceptar neblina que aquellas especies rosetófilas con pocas hojas suculentas y rígidas (Martorrell y Ezcurra, 2006).

El presente estudio se enfocó en estudiar las diferencias en la distribución vertical y en el desempeño fisiológico de la nebulofita *Tillandsia juncea*, entre los estratos del dosel del hospedero *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas del año, por medio de los parámetros fisiológicos Fv/Fm, CRA y ETR, además, nos enfocamos en estudiar el grado de asociación epífita-hospedero entre estas especies y el microambiente vertical presente en el hospedero, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche.

CAPITULO I

1.1 ANTECEDENTES

1.1.1 LAS EPIFITAS Y SUS HOSPEDEROS

Las plantas epífitas, dependen estructural y microambientalmente de los hospederos, principalmente árboles, en los cuales llevan a cabo su ciclo de vida, sin tener contacto directo con los haces vasculares de estos hospederos (Benzing, 1998; Lüttge, 1989). Las epífitas vasculares, representan cerca del 10% de todas las plantas vasculares (Zotz, 2013), son un componente importante de las comunidades vegetales y proporcionan refugio, alimento y agua para numerosas especies (Malumphy, 2012; Moorhead *et al.*, 2009; Zotz, 2016; Gentry y Dodson, 1987).

La familia Bromeliaceae es la segunda familia botánica con mayor diversidad de plantas epífitas en el mundo, cuenta con 76 géneros y 4055 especies, de las cuales más de la mitad de ellas llevan a cabo su desarrollo sobre otras plantas, principalmente árboles (Gouda *et al.*, 2020). La distribución de la familia Bromeliaceae se restringe a la zona intertropical del

continente americano, con excepción de una especie en el continente africano. Sus especies abarcan un amplio intervalo ecológico y se encuentran en distintos ambientes con condiciones variables en elevación (sobre el nivel del mar y sobre el suelo), precipitación anual, humedad relativa, temperatura y radiación solar (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018; McCracken y Forstner, 2014; Westbelt *et al.*, 2009; Rowe y Pringle, 2005; Crayn *et al.*, 2004). Las bromeliáceas epífitas son muy diversas y se han clasificado en cinco tipos o formas de vida, con base en adaptaciones de las especies en respuesta a la presión ambiental de cada región (Benzing, 2000; Pittendrigh, 1948). Uno de esos tipos (el tipo V) corresponde con las especies atmosféricas, las cuales, a diferencia de las especies tanque, que dependen en mayor grado de la lluvia, presentan menor área foliar, mayor densidad de tricomas, pueden presentar succulencia y están acopladas a las condiciones del ambiente, por lo que son muy sensibles a las fluctuaciones de la atmósfera (Reyes-García *et al.*, 2008). Ambas formas de vida, tanto las epífitas tanque como las atmosféricas, suelen distribuirse en distintos estratos verticales del dosel en donde habitan, en respuesta a las condiciones microambientales disponibles en el dosel de los hospederos, dadas por el clima de la región donde habitan, así como por los requerimientos lumínicos e hídricos de cada especie (Cach-Pérez *et al.*, 2013; Reyes-García *et al.*, 2011; Chilpa-Galván, 2011).

1.1.2 INTERACCIÓN EPÍFITA-HOSPEDERO

La interacción comensalista entre las epífitas y los árboles hospederos es compleja, debido a la gran diversidad de epífitas y hospederos que existen y aún se sabe relativamente poco sobre los procesos que guían la estructura de las comunidades, sus interacciones biológicas, así como de los procesos fisiológicos subyacentes de muchas especies (Wagner *et al.*, 2015).

Las formas de vida de las epífitas pueden dar información sobre los requerimientos microambientales de las mismas (Benzing, 2000; Pittendrigh, 1948) y pueden llevar a que las especies desarrollen asociaciones particulares con ciertas especies de hospederos que les brinden condiciones microambientales favorables para su establecimiento y desarrollo, por lo que, ciertas especies de epífitas pueden estar restringidas a una o pocas especies de árboles en cierta localidad (Wagner *et al.*, 2015; Laube y Zotz, 2003).

Las especies de árboles hospederos locales difieren en muchas características, tales como las propiedades físicas de su corteza, arquitectura, altura, longevidad, abundancia y tiempo de retención del follaje. Además, los hospederos difieren de las propiedades ópticas de sus hojas, por lo que árboles del mismo continuo de vegetación ofrecen condiciones microambientales diferentes (Wagner *et al.*, 2015; Kraft *et al.*, 2008).

Se ha documentado que algunas especies de epífitas que muestran una asociación o tendencia por alguna especie en particular de hospedero en cierta región pueden encontrarse sobre otras especies en otras áreas de su distribución natural, ya que las características de las especies de hospederos pueden diferir geográficamente (Sanford, 1974). La asociación de una especie epífita con ciertas especies de hospederos es resultado de una serie de adaptaciones que le permite a la epífita lidiar con diversas condiciones ambientales y la explotación de diferentes tipos de recursos, los cuales varían entre las especies de hospederos y entre los estratos verticales de los mismos. Existen un gran número de características de los hospederos que guían esta asociación, sin embargo, la mayoría de los supuestos sobre los mecanismos subyacentes en estudios de interacción hospedero-epífita involucran el microambiente vertical del dosel y características de la corteza (Wagner *et al.*, 2015).

Zotz y Volrath (2002) concluyeron que la capacidad de dispersión y de germinación de las especies epífitas pueden ayudar a explicar su distribución vertical en del dosel. Los apéndices de las semillas de las Tillandsioideae favorecen la dispersión, aunque también permiten sostener la semilla en ramas o troncos hasta que germine. Sin embargo, se ha observado que se requieren muchos meses hasta que las raíces se hayan desarrollado lo suficiente para funcionar como agarre (Hietz *et al.*, 2012). Por otra parte, la tasa de germinación en bromeliáceas epífitas, en condiciones naturales, se ha estudiado que varía entre el 3 y 60%, por la variabilidad de las condiciones microambientales en el dosel de los hospederos, mientras que en condiciones *in vitro* es cercana al 100% (Toledo-Aceves y Wolf, 2008; Cascante-Marin *et al.*, 2008; Benzing, 1978).

Hietz y colaboradores en (2012) estudiaron la relación entre la capacidad de germinación de *Pseudalcantarea viridiflora*, *T. heterophylla* y *Tillandsia juncea*, las cuales difieren en su capacidad de colonizar hábitats secundarios; La primera restringe su distribución a bosques

con el dosel cerrado, la segunda se distribuye primordialmente en plantaciones antiguas de café, donde han dejado elementos arbóreos del bosque y la tercera abunda tanto en plantaciones antiguas como recientes. Evaluaron la capacidad de germinación de las semillas de las especies en las tres zonas. Encontraron que *P. viridiflora* presentó mayor germinación en bosques cerrados, *T. heterophylla* en plantaciones comerciales jóvenes y antiguas, mientras que *T. juncea* germinó mejor en plantaciones recientes, zonas con mayor grado de perturbación. Concluyeron que la capacidad de germinación puede jugar un rol importante para explicar la presencia de especies entre bosques conservados y perturbados.

Además de la capacidad de germinación, las condiciones microambientales, encontradas en el dosel de las especies hospederas, así como el estado de conservación de los hábitats donde se distribuyen son de vital importancia para el desarrollo óptimo y supervivencia de las especies epífitas una vez establecidas (Wagner *et al.*, 2015; Rosa-Manzano *et al.*, 2014; Cach-Pérez, 2008; Medina, 1987).

En muchos bosques tropicales coexisten especies de hospederos deciduas y perennes, la proporción de estos grupos está correlacionada con la aridez del sitio respectivo (Condit *et al.*, 2000). Durante la fase en la que se pierden las hojas, usualmente en la temporada de sequía, las epífitas experimentan condiciones microambientales demandantes, particularmente aquellas que crecen en especies de árboles caducifolios (Einzmann *et al.*, 2015). El efecto de la estacionalidad dependerá de las particularidades y mecanismos ecofisiológicos de cada especie de epífita. Por ejemplo, la fase de pérdida de las hojas de los árboles puede incrementar la idoneidad de un hospedero para ciertas especies tolerantes a la desecación, mientras que esta podría disminuir para otras (Cardelús, 2007; Bennet, 1987). Reyes-García y Griffiths en (2008) encontraron, al sur de Jalisco, que al inicio de la temporada de pérdida de hojas (que coincide con el inicio de la temporada de eventos de neblina y rocío), la especie atmosférica nebulofita *Tillandsia eisteterii*, la cual se distribuye en los estratos superiores del dosel, incrementa su acumulación nocturna de ácidos (ΔH^+) en esta temporada, la cual representa la cantidad de carbono asimilada para especies con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, siglas en inglés), es decir, una medida indirecta de la fotosíntesis. Esto resalta la importancia de estudiar las condiciones microambientales del dosel de los hospederos en diferentes épocas del año.

1.1.3 CONDICIONES MICROAMBIENTALES DEL DOSEL

La importancia del dosel radica en su amplia variabilidad microambiental y de organismos, muchos de los cuales, en muchos aspectos, son desconocidos para la ciencia (Hernández-Rosas, 1999; Lowman y Moffett, 1993). El dosel de los bosques y selvas contiene la mayor proporción de biomasa y biodiversidad de los ecosistemas terrestres y numerosas especies de plantas, como las epífitas, dependen de este hábitat para desempeñar sus funciones biológicas (Nadkarni *et al.*, 2011; Lowman y Wittman, 1996).

La estructura del dosel es dinámica en todos los bosques, pero es más notorio en bosques tropicales con temporadas de sequía largas (Parker *et al.*, 1989), inclusive en regiones donde las especies predominantes son perennes, el área foliar del dosel varía a lo largo del año (Hollinger *et al.*, 1994; Gholz *et al.*, 1991; Kinerson *et al.*, 1974; Ford y Newbould, 1971), lo cual influye directamente en la variación microambiental entre sus distintas capas o estratos.

El grado de variación microambiental en el dosel a escala de paisaje, depende del clima regional, sin embargo, algunas variables como la cantidad de luz y de viento que ingresan, son influenciadas por las características del dosel de las especies, como la arquitectura del dosel de las especies dominantes, la variación presente dentro y entre las especies y la proporción de especies que pierden sus hojas durante la temporada de sequía, (Parker, 1995). Por otro lado, el grado de variación microambiental difiere también entre el estrato superior e inferior del dosel. Por una parte, el estrato superior presenta fluctuaciones diurnas muy pronunciadas en casi cualquier variable microambiental, mientras que, al interior del dosel, o estratos inferiores, el grado de variación disminuye progresivamente (Fitzjarrald y Moore, 1990; Richards, 1952).

También se ha encontrado que la mayor parte de la luz incidente es absorbida en el estrato superior del dosel, la capa activa para el intercambio de calor. Esta capa, está expuesta en mayor medida a las corrientes de viento y despidе más fácilmente calor respecto a los niveles inferiores, por lo tanto se enfría más rápido durante las noches, por enfriamiento radiativo, el cual se experimenta comúnmente en noches sin nubes de la temporada de sequía, de este modo se puede dividir efectivamente al dosel en dos regiones termales.

Cuando el calor se reanuda por la mañana la capa superior del dosel, una vez más, se vuelve más caliente que la región interior del mismo (Fitzjarrald y Moore, 1990; Fitzjarrald *et al.*, 1990).

Se ha documentado que la mayor parte de la luz incidente de longitud de onda corta (< 700 nm) en el dosel se absorbe, se transmite y se refleja en el estrato superior, mientras que la radiación de onda mayor (> 700 nm) logra ingresar a los estratos inferiores. El grado en el cual se absorbe y se transmite la luz en las hojas dependerá de las características de las especies, como el comportamiento estomático de las hojas, la densidad del follaje, la edad de las especies y el ángulo de incidencia de la luz de acuerdo a la estación del año (Kelliher *et al.*, 1990; Gates, 1980).

Adicionalmente, se ha documentado que muchas características del dosel afectan también la retención y redistribución de la cantidad de precipitación, como las especies que lo conforman, la forma de las hojas, su textura, la cantidad de ramas del tallo, la rugosidad de la corteza y la altura del dosel (Doley, 1981). Por ejemplo, se ha documentado en ciertas selvas que entre el 50% y 60% de la lluvia total es interceptada y evaporada a nivel del dosel antes de llegar al suelo (Parker, 1995; Longman y Jenik, 1974), lo cual tiene implicaciones para el acceso a la lluvia de las especies epífitas.

En general, las condiciones de temperatura y humedad en los bosques tropicales son muy variables, sin embargo, hay parámetros ambientales como el déficit de saturación de vapor del aire o DPV, (el poder desecante del aire), que durante la temporada de sequía cambia a través del bosque de altamente insaturado en el día, a casi saturación en algunas horas de la noche (Chávez-Sahagún *et al.*, 2019; Elias *et al.*, 1989; Aoki *et al.*, 1978; Lemon *et al.*, 1970). Bajo estas condiciones de menor DPV, cuando la temperatura del aire es menor y la humedad relativa es alta, pueden ocurrir eventos de rocío, los cuales ocurren cuando las temperaturas tienden a estar en el mínimo diurno y la humedad relativa del aire se condensa en forma líquida sobre las superficies, o en partículas de aerosol (neblina) si la humedad relativa del aire alcanza el 100% de saturación, generalmente son eventos locales de poca duración que son más pronunciados durante la temporada con las temperaturas mínimas anuales (Bruijnzeel *et al.*, 2005; Meyer y Lala, 1990). La probabilidad de formación de rocío y neblina dependen de la relación entre la humedad relativa y la temperatura del

aire, siendo las condiciones favorables para su formación las horas nocturnas y cerca del amanecer (Guevara-Escobar y Cervantes, 2016).

1.1.4 ADAPTACIONES DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN RESPUESTA AL AMBIENTE

Diferentes especies de bromeliáceas epífitas pueden crecer bajo diferentes condiciones de luz y humedad, desde casi totalmente expuestas al sol en ramas superiores de sus hospederos, hasta la sombra cerca de la base del tallo de los mismos (Hietz y Briones, 2001). El dosel en selvas estacionales con mayor humedad como en las selvas subperennifolias, tiende a ser más cerrado que en las selvas deciduas y los gradientes microambientales derivados de esta estructura influyen en la estratificación vertical de las epífitas (Cach-Pérez *et al.*, 2013; Zimmerman y Olmsted, 1992; Benzing, 1990).

Las especies de la familia Bromeliaceae, cuentan con adaptaciones a nivel morfológico y fisiológico que les permite a ciertas especies desarrollarse en las partes expuestas o estratos superiores del dosel y se atribuye que esta ubicación favorece una mayor interceptación de luz, lluvia, rocío y neblina, en comparación con los estratos inferiores del dosel (Reyes-García *et al.*, 2011; Reyes-García y Griffiths, 2008; Graham y Andrade, 2004).

Muchas bromeliáceas epífitas presentan CAM, característico en especies de localidades desérticas o semidesérticas. Este metabolismo les permite un uso eficiente del agua, ya que el intercambio gaseoso ocurre durante la noche cuando la demanda evaporativa de la atmósfera es más baja y la fijación de CO₂ es llevada a cabo por la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC, siglas en inglés). En estas condiciones con mayor humedad se puede fijar mayor cantidad de CO₂ en relación a la cantidad de agua perdida durante el intercambio gaseoso (Taiz y Zeiger, 2002; Winter y Smith, 1996). Otra importante adaptación de las bromeliáceas epífitas, en particular de la subfamilia Tillandsioideae, es la capacidad de absorber agua y nutrimentos durante los pulsos de precipitación, a través de tricomas especializados que cubren densamente las hojas, ya que en estas especies las raíces les sirven principalmente para adherirse a la corteza del hospedero (Benzing, 2000).

Las bromeliáceas epífitas, al igual que otras familias botánicas, se adaptaron para dispersar sus semillas a través del viento, esta estrategia permite la diseminación de los propágulos

lo más lejos posible de las plantas madres, para poder colonizar nuevos árboles y mantener la homeostasis genética en las poblaciones (Laube y Zotz, 2003; Martin, 1994). La dispersión de semillas en el viento depende de muchos factores, como el tamaño y forma de la semilla, la densidad en su producción, la viscosidad del aire, la velocidad del viento y la altura en la que se produce la liberación de las semillas, a mayor altura mayor la probabilidad de dispersión a través de distancias más largas (Bowker y Crenshaw, 2007).

1.1.5 INFLUENCIA DEL MICROAMBIENTE EN LA FISIOLÓGÍA DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS

El nivel de irradiación solar es un factor ecológico importante que influye en el desarrollo óptimo de las plantas las cuales responden a diferentes intensidades de luz mediante su adaptación genética y su aclimatación fenotípica (Lambers *et al.*, 1998). Muchas especies se caracterizan por tener una gran plasticidad fisiológica que les permite desarrollarse en ambientes con condiciones de temperatura, humedad y luz muy variables (Valladares *et al.*, 2006; Sultan, 2001; Griffiths y Maxwell, 1999) las bromeliáceas epífitas son un buen ejemplo de ello (Cach-Pérez *et al.*, 2018; Hietz y Briones, 2001; Andrade y Nobel, 1997).

Para que las epífitas puedan mantener sus tasas de crecimiento constantes y asegurar el éxito reproductivo de su especie, es indispensable el buen funcionamiento de los sistemas fotosintéticos, esto se puede evaluar mediante la eficiencia fotosintética del fotosistema II (PSII). La eficiencia con la que los fotosistemas absorben y transfieren la energía lumínica a la cadena de transporte de electrones, se encuentra en función de tres procesos que ocurren en competencia, la fluorescencia de la clorofila, el rendimiento fotoquímico y la disipación de energía no fotoquímica, por lo que al incrementarse la actividad en uno hay una disminución en la eficiencia de los otros dos. Con el empleo de la técnica de fluorescencia de la clorofila, es posible estudiar la capacidad de los fotosistemas para emplear la energía lumínica. Al tomar mediciones cuando los fotosistemas se encuentran en un estado estable de inactividad, se puede evaluar si la planta se encuentra fotoestresada, o si ha sufrido fotodaño y cómo varía su desempeño fotosintético en respuesta al exceso de luz o a condiciones microambientales desfavorables de su entorno, como la falta de agua. Para evaluar esto, se puede emplear el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II se puede emplear el parametro fisiológico (F_v/F_m) el cual es considerado

un indicador sensitivo del desempeño fotosintético, con valores óptimos cercanos a 0.83 para la mayoría de las plantas (González-Moreno *et al.*, 2008; Maxwell y Johnson, 2000). De este modo podemos obtener información sobre la eficiencia en que el fotosistema II está utilizando la energía absorbida, así como el grado en el cual la luz y otras variables ambientales afectan sus procesos fotosintéticos (como a la tasa de transporte de electrones). La técnica de la fluorescencia de la clorofila, también permite medir la eficiencia con la que se llevan a cabo de los procesos fotoquímicos, medida a través de la tasa linear de transporte de electrones (ETR), que es un indicador local de la fotosíntesis. En condiciones de laboratorio hay una fuerte relación entre este parámetro y la eficiencia de fijación de carbono (Maxwell y Johnson, 2000).

Por otro lado, en muchas especies de bromeliáceas epífitas se ha visto que el estrés por baja disponibilidad de agua provoca una disminución en contenido relativo de agua de sus tejidos, por lo que puede haber un cierre estomático para evitar la pérdida de agua, lo cual tiene repercusiones en el intercambio de CO₂, disminuyendo de este modo su fotosíntesis (Cach-Pérez *et al.*, 2014; Reyes-García *et al.*, 2011; Cach-Pérez, 2008; Graham y Andrade, 2004).

Las bromeliáceas epífitas, dependen de las relaciones atmosféricas para mantener su balance hídrico (Martin, 1994). Diversos estudios resaltan la importancia del rocío y la neblina para la fotosíntesis y para el estado hídrico de estas especies, las cuales son fundamentales para su supervivencia y desarrollo, ya que estas fuentes alternativas de agua les permiten amortiguar la severidad de la temporada de sequía, al mantener el contenido de agua de sus tejidos y al prolongar la fotosíntesis (Chávez-Sahagún *et al.*, 2019; Guevara-Escobar y Cervantes, 2016; Reyes-García *et al.*, 2011; Martorell y Ezcurra, 2006; Andrade, 2003). Las especies atmosféricas, pueden responder también a cambios en la humedad relativa del ambiente, que es la cantidad de vapor de agua presente en un espacio dado. Las fluctuaciones en la humedad relativa tienen implicaciones importantes para el equilibrio hídrico de estas especies, ya que el vapor de agua puede difundirse a través de los estomas (Benzing, 1990) y se ha documentado que en la especie *Tillandsia recurvata*, la humedad relativa influye directamente en el peso nocturno (medido en biomasa) de esta especie (Guevara-Escobar y Cervantes, 2016) y en general en el control

estomático de las bromeliáceas epífitas (Valdez-Hernández *et al.*, 2015; Reyes-García y Griffiths, 2008).

1.1.6 PLANTAS NEBULOFITAS

Con la finalidad de evitar la desecación, muchas especies evolucionaron para poder almacenar cantidades importantes de agua de lluvia en la base de sus hojas anchas, como las bromeliáceas epífitas tanque (Benzing, 2000; Pittendrigh, 1948), mientras que en algunas especies, al ser incapaces de almacenar agua, su estrategia implicó la modificación de su estructura para interceptar eficientemente la neblina, en ambientes con periodos prolongados sin lluvia donde hay eventos ocasionales de neblina, y así, ayudar a satisfacer sus requerimientos de agua (Westbeld, 2009; Martorell y Ezcurra, 2006) y mantener su actividad fotosintética (Reyes-García *et al.*, 2011). Especies con estas características pertenecen a una categoría de plantas llamadas nebulofitas, término acuñado para aquellas plantas que pueden interceptar y emplear la neblina como un recurso importante en su supervivencia (Martorell y Ezcurra, 2006). Este diseño evolutivo en respuesta a las condiciones del ambiente se presenta en otras familias botánicas, sin embargo, todas las plantas nebulofitas se caracterizan por la disposición de sus hojas en forma de roseta, así como por distribuirse en zonas con mayor exposición al viento. Algunas formas especializadas cuentan con numerosas hojas delgadas y flexibles, que abarcan una mayor superficie por unidad de área (Martorell y Ezcurra, 2006). En el caso de las nebulofitas pertenecientes a la familia Bromeliaceae, corresponden con especies epífitas atmosféricas (Benzing, 2000; Pittendrigh, 1948).

En la atmósfera, la neblina es transportada hacia las plantas y otros objetos por el viento. La velocidad del mismo disminuye a medida que se acerca a las superficies, lo que forma una capa envolvente de aire con menor velocidad alrededor de los objetos, conocida como la capa límite. De acuerdo con la relación entre velocidad del viento y la dimensión de una superficie, las hojas más grandes presentan capas límite más gruesas respecto a hojas reducidas (Nobel, 1991).

La neblina, que se compone de partículas con un tamaño promedio de 20 μm , abarca una mayor proporción de superficie y volumen en comparación con las gotas de agua de lluvia

(Jones, 1992). Cuando estas partículas cruzan la capa límite están sujetas a fuerzas de fricción y debido a su masa reducida retienen poca energía cinética. Como resultado las partículas de neblina fácilmente son ralentizadas por la capa límite, donde son barridas por el flujo de aire laminar paralelo a la superficie de la hoja (Martorrell y Ezcurra, 2006; Jones, 1992; Welty, 1984). La cantidad de partículas que impactan con la superficie es inversamente proporcional con el grosor de la capa límite y aumentan con la presencia de turbulencia. Por lo que los remolinos de viento y la turbulencia del flujo de viento facilitan el transporte de partículas de neblina del exterior hacia la superficie foliar, también llevan la neblina hacia partes de la planta y de las hojas donde comúnmente las partículas no colisionarían (Jones, 1992).

Hay tres factores que facilitan la transferencia de neblina hacia las plantas:

- Las hojas pequeñas o delgadas resultan en capas límite más delgadas
- Los vientos con mayor velocidad reducen el grosor de la capa límite y proveen suficiente energía cinética para que las partículas de neblina impacten las superficies foliares
- La turbulencia es inducida por superficies complejas, como las rosetas con numerosas hojas flexibles que oscilan con el viento

Por lo tanto, las hojas delgadas, numerosas y flexibles, junto con otros rasgos adicionales como la altura de las hojas sobre el suelo y su grado de exposición, caracterizan a las nebulofitas como eficientes cosechadoras de neblina (Martorrell y Ezcurra, 2006).

Reyes-García y colaboradores en (2011), estudiaron cuatro especies de bromeliáceas epífitas con rasgos funcionales contrastantes en una selva tropical estacional al sur de Jalisco. Encontraron que para la especie nebulofita *Tillandsia eisteterii*, acorde con una de sus hipótesis, ocupa un nicho fisiológico distinto al de las otras especies con morfologías y estrategias fisiológicas diferentes. Presenta numerosas hojas filiformes y flexibles, carece de tanque y de succulencia y en la zona de estudio la especie se distribuye en el estrato superior del dosel de sus hospederos, donde se atribuye que puede interceptar mayor cantidad neblina respecto a estratos internos. De las cuatro especies *T. eisteterii* fue la más

sensible a la desecación, tras 15 días de sequía inducida perdió el 60% de su contenido relativo de agua, en contraste con los 45 días necesarios para alcanzar este valor en las otras especies y presentó una amplia plasticidad fisiológica ante distintas condiciones ambientales, aún con un bajo contenido relativo de agua en sus tejidos (de 41 a 50%) presentó la mayor acumulación de ácidos orgánicos en comparación con las otras especies. También documentaron la influencia positiva que tiene la neblina para la nebulofita *T. eisteterii*, ya que mediante una manipulación experimental encontraron que en individuos previamente estresados hídricamente, la exposición a la neblina les permitió mantener el contenido agua de sus tejidos, aumentar la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm) y aumentar su acumulación nocturna de ácidos orgánicos en comparación con las otras especies que no presentaron respuestas significativas ante la neblina.

Finalmente, la relevancia ecológica de la neblina fue resaltada por Westbelt y colaboradores en (2009), quienes cuantificaron los flujos de neblina disponible para una población de *Tillandsia landbeckii*, una bromeliácea terrestre nebulofita, en el desierto hiper-árido de Atacama en Chile, en donde ha caído 0.8 mm de lluvia en los últimos 30 años. Encontraron que en un lapso de 20 días entre julio y agosto hay una disponibilidad de 2.5 L m⁻² de agua en forma de neblina y estimaron que anualmente puede haber hasta 25 L m⁻², lo cual, para esta especie, además del rocío, es la única fuente disponible de agua.

1.1.7 ESTUDIOS CON *TILLANDSIA JUNCEA*

Hietz y colaboradores en (2012) estudiaron la relación entre la germinación de tres especies de bromeliáceas epífitas que difieren en su capacidad de colonizar hábitats perturbados. La zona de estudio, en Coatepec, Veracruz, con 19.5 °C temperatura media anual, a 1252 msnm, donde llueven 1700 mm de lluvia al año. Reportan que la especie *T. juncea*, es la especie más abundante en los sitios de estudio, pero particularmente en plantaciones cafetaleras jóvenes donde se han removido grandes porciones de vegetación natural. Esta especie, también, germinó mayormente en este hábitat con mayor grado de perturbación y en menor medida en zonas de bosque cerrado, donde las condiciones microambientales difieren a los hábitats secundarios y perturbados.

Por otro lado, Acuña-Tarazona y colaboradores en (2015), evaluaron la respuesta de comunidades de epifitas vasculares en respuesta a la perturbación del hábitat. La zona de estudio, en la parte central de Veracruz, con 18 °C temperatura media anual, con precipitación anual de entre 1350-2200 mm. Y el paisaje consiste en fragmentos de bosque secundario en una matriz de pasturas y áreas de cultivo. En cinco árboles, removieron las epífitas y lo compararon con otros cinco árboles sin haber removido ninguna planta. Encontraron que la tasa de recolonización luego de 5 años fue alta, principalmente por bromeliáceas epífitas xerófitas como *Tillandsia butzii* y *Tillandsia juncea*. Documentaron que estas especies habitan e incluso incrementan su abundancia en bosques perturbados, árboles aislados en zonas abiertas y en plantaciones de café (Hietz *et al.*, 2006; Flores-Palacios y García-Franco, 2004). Discuten que algunas adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las especies pueden influenciar su éxito en términos de establecimiento en hábitats xerofíticos, como *T. juncea* y *T. butzii* que presentan una alta densidad de tricomas y fotosíntesis tipo CAM (Hietz *et al.*, 2002). Aunque vieron una gran capacidad de recolonización de estas especies, documentaron solo plántulas y juveniles, indicando que se necesitan muchos años más para que las plantas establecidas alcancen el estadio reproductivo.

Hietz y colaboradores en (2002), en una zona conservada de Veracruz, a 1300 msnm, donde llueve 1500 mm anuales y la temperatura anual promedio es de 19°C, siguieron el crecimiento y desarrollo de algunas especies de bromeliáceas epífitas durante 5 años. De este modo pudieron predecir el tiempo que requieren algunas especies para alcanzar la madurez reproductiva, calcularon que para el caso de *T. juncea* puede requerir cerca de 18 años antes de que alcance la madurez reproductiva y que los individuos de esta especie que crecían en las partes más altas del dosel crecieron ligeramente más rápido en comparación con los que crecían en partes inferiores del dosel. Su tasa de crecimiento lenta tiene implicaciones importantes en la estructura de la comunidad de esta especie, ya que, aunque cuenta con la capacidad para germinar en ambientes perturbados debe tener la capacidad de establecerse y sobrevivir hasta alcanzar la etapa adulta, lo cual requiere bastante tiempo. Se ha documentado que el estadio adulto es de gran importancia porque afecta la tasa de crecimiento poblacional a largo plazo, debido a que son los que mantienen a la población por su capacidad reproductiva y aporta variabilidad genética a la población

(Mondragón *et al.*, 2004). También cabe mencionar la capacidad de esta especie para reproducirse por la vía asexual, ya que esto les confiere una ventaja en el aspecto de que una vez alcanzada la etapa adulta pueden generar nuevos individuos, que crecerán hasta desarrollar estructuras reproductivas en el mismo microambiente que la planta madre (genet) (Mondragón *et al.*, 2004).

1.1.8 EFECTO BORDE

En general, todos los estudios citados donde resalta la especie *T. juncea*, se han centrado en regiones que han sufrido cambios en la cobertura y estructura de la vegetación, principalmente por acción humana. Cuando se interrumpe un continuo de vegetación ya sea por causas naturales o antropogénicas, se expone a los organismos del borde de la vegetación a condiciones diferentes a las que tendrían si no existiera esta interrupción. Camargo y Kapos (1995) reportan que el DPV aumenta significativamente en el borde de la vegetación luego de un evento de perturbación. Delgado y colaboradores en (2007), documentaron que la cantidad de luz y la temperatura se incrementan significativamente hasta 6 metros al interior del borde de un fragmento, otros autores comprobaron, en otra región, que al interior de la vegetación la temperatura promedio es menos variable y la humedad relativa es mayor, respecto al borde (Hofmeister *et al.*, 2019). A la alteración en las condiciones como consecuencia de la interrupción o separación abrupta de fragmentos de vegetación se le conoce como efecto borde, que es resultado de la interacción entre dos matrices adyacentes contrastantes (Murcia, 2005). Esto puede afectar a los organismos presentes en el borde de la matriz continua de vegetación, al provocar cambios en las condiciones bióticas y abióticas (Laurance y Yensen, 1991; Saunders *et al.*, 1991). Aunque la noción general es que los efectos del borde son deletéreos para la mayoría de especies, se ha encontrado que algunas de ellas tienen la capacidad de tolerar o incluso beneficiarse de los cambios que conllevan las interrupciones en la matriz de vegetación (Murcia, 1995). Las diferencias microambientales entre los dos lados del borde crea un gradiente que corre perpendicular al borde. Los principales cambios de las condiciones entre el borde y el interior de la vegetación se aprecian en la temperatura, la humedad del aire y la cantidad de radiación solar, aunque también se pueden ver afectadas la distribución de las especies, las interacciones biológicas y la conectividad de los fragmentos (Murcia, 1995).

1.1.9 CARACTERÍSTICAS Y DISTRIBUCIÓN DEL HOSPEDERO *MELICOCOCUS OLIVIFORMIS*

Melicoccus oliviformis (Kunth) Radlk. es un árbol perennifolio con corteza lisa que tiende a agrietarse ligeramente, es dioico y en la península de Yucatán alcanza alturas de hasta 20 metros (Figura 1). Presenta una copa piramidal, con hojas compuestas paripinnadas (Pennington y Sarukhán, 2005). Su fruto es una baya globosa con un arilo carnoso y es consumido por numerosas especies incluyendo al ser humano. El uso y aprovechamiento de esta especie se remontan a más de 3 mil años de antigüedad (García-Marín y Zizumbo-Villareal, 2004). Habita en hábitats secundarios y en selvas subperennifolias de Centroamérica, en México se distribuye en Yucatán, Campeche, Chiapas, Oaxaca y Veracruz (Pennington y Sarukhán, 2005). En el sitio de estudio donde se llevó a cabo la presente investigación, hospeda a varias especies de bromeliáceas epífitas del género *Tillandsia*, como *T. balbisiana*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. polystachia*, *T. schiedeana*, *T. variabilis*, *T. balbisiana*, *T. usneoides* y *T. juncea*, además de epífitas no vasculares, principalmente líquenes y musgos (obs. Pers.)



Figura 1. Espécimen de *Melicoccus oliviformis* en la Reserva de la Biósfera de Calakmul (señalizado con una flecha blanca), durante la temporada de sequía en marzo del 2019.

1.2 JUSTIFICACIÓN

Un primer análisis de los datos poblacionales de bromeliáceas epífitas y de sus hospederos, así como nuestras observaciones en campo, sugieren que *Tillandsia juncea* presenta una fuerte asociación con la especie de hospedero *Melicoccus oliviformis*. Hasta ahora no hay registros en la literatura de la asociación de estas especies, ni de estudios que se enfoquen en la interacción epífita-hospedero y en la fisiología de *T. juncea*.

Se ha documentado, que la especie *T. juncea*, llega a ser abundante en zonas perturbadas donde el efecto borde se encuentra presente y es considerada una epífita pionera, ya que presenta mayor germinación en sitios luminosos y abiertos. Por esta razón, además del diámetro de los troncos y la altura de los hospederos, se consideró importante medir la distancia al borde de claros o caminos de los hospederos en el sitio de estudio para corroborar si el fenómeno puede influir en la asociación.

En el sitio de estudio, la especie *T. juncea* presenta numerosos individuos en los estratos superiores de sus hospederos, por lo cual, es un buen modelo de estudio para comprender las respuestas fisiológicas de las bromeliáceas epífitas nebulofitas a estas condiciones del dosel, particularmente durante la temporada de sequía, temporada en la cual, en zonas con clima tropical, suelen presentarse eventos de neblina, rocío y de mayor humedad relativa durante la madrugada, en el estrato superior del dosel. Adicionalmente, el estudio de una especie perteneciente a un gremio poco estudiado, como las bromeliáceas epífitas nebulofitas, contribuirá a llenar un vacío de conocimiento ecofisiológico de las epífitas de la península de Yucatán, así como sobre las condiciones microambientales en el dosel de grandes continuos de vegetación tropical, de gran importancia ecológica, como la Reserva de la Biósfera de Calakmul. Finalmente, esta investigación aporta información para ampliar el entendimiento de los mecanismos subyacentes que guían las asociaciones vegetales entre las especies.

1.3 HIPÓTESIS

1.- En Calakmul, la mayoría de individuos de *Tillandsia juncea* se distribuyen en la especie hospedera *Melicoccus oliviformis*, lo cual sugiere una asociación, por lo que se planteó evaluar varias características de los árboles (especie, diámetro del tronco, altura y distancia al borde). Se considera, que el principal factor que influirá en la asociación, sea la distancia al borde, ya que *T. juncea* suele establecerse en sitios abiertos y es una especie nebulofita, cuya exposición a las corrientes de viento le favorecen para interceptar neblina y, por lo tanto, individuos de *M. oliviformis* deberían encontrarse más cerca de los bordes de la vegetación, respecto a las otras especies arbóreas estudiadas, donde *T. juncea* se encuentra poco representada.

2.- Se sabe que la especie nebulofita *T. juncea*, coloniza doseles abiertos, así como zonas expuestas y luminosas, por lo que cabe esperar que dentro del hospedero la mayor abundancia de individuos se concentre en el estrato superior del dosel de *Melicoccus oliviformis*.

3.- Durante la temporada de sequía, se espera encontrar menor déficit de presión de vapor nocturno en el estrato superior del dosel, temporada del año en que la temperatura anual se encuentra al mínimo y favorece la formación de rocío y neblina, lo cual se debería reflejar en el desempeño fisiológico de *Tillandsia juncea*, al presentar valores de F_v/F_m , ETR y CRA mayores en plantas de este estrato respecto a las del estrato medio.

1.4 OBJETIVO GENERAL

Estudiar la asociación de la epífita nebulofita *Tillandsia juncea* con el hospedero *Melicoccus oliviformis*, así como el efecto del microambiente vertical del dosel en la fisiología de *T. juncea*.

1.5 OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar numéricamente el grado de asociación entre la abundancia de *T. juncea* y el hospedero *M. oliviformis*.
2. Analizar si los factores de los árboles, especie, diámetro del tronco, altura y distancia al borde de la vegetación tienen influencia en la dominancia de la asociación de *T. juncea* con el hospedero *M. oliviformis*.
3. Caracterizar el microambiente de los estratos verticales de *M. oliviformis*, a través de la cuantificación de las condiciones de luz, temperatura y humedad relativa, en dos temporadas contrastantes.
4. Explorar las diferencias en el desempeño fisiológico de los individuos de *T. juncea* del estrato superior y del estrato medio del dosel de *M. oliviformis*, por medio de los parámetros fisiológicos F_v/F_m , ETR y CRA, en dos temporadas contrastantes.

CAPITULO II

2.1 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1.1 SITIO DE ESTUDIO

El sitio de estudio se localiza dentro de la Reserva de la Biósfera de Calakmul (RBC), 18° 06´ N; 89° 48´ O. El 10 % de la reserva corresponde a una zona cálido-sub-húmeda de mayor humedad ($Aw_2(x)$), mientras que el subtipo de menor humedad (Aw_1) comprende el 60 % de la reserva, finalmente el subtipo (Aw_0) de menor humedad comprende el 30% del área norte de la reserva (García y March, 1990). Cuenta con importantes yacimientos de la cultura maya, conectados por numerosos caminos y se caracteriza por poseer un relieve complejo, así como una importante variedad de suelos, microambientes y tipos de vegetación contrastantes, como zonas temporalmente inundables con vegetación acuática, selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia y selva alta subperennifolia (CONANP, 2018). Es un ambiente muy heterogéneo en el cual se han desarrollado una sorprendente variedad de asociaciones vegetales propias de la reserva (Martínez y Galindo-Leal, 2002). Consiste en un continuo de vegetación que se considera prioritario para la conservación de corredores biológicos, así como una de las tres mayores extensiones forestales de Mesoamérica y el área forestal más extensa del trópico mexicano (INECC, 2018; Martínez y Galindo-Leal, 2002; Díaz-Gallegos *et al.*, 2002; Galindo-Leal, 1999).

La RBC, se localiza al sureste del estado de Campeche (Figura 2), dentro del municipio de Calakmul, limita al este con Quintana Roo y al sur con Guatemala. Es una superficie de 713 185 hectáreas. Presenta elevaciones entre 230 y 400 msnm, así como una precipitación anual promedio de 1500 mm y^{-1} (CONANP, 2018; INECC, 2018).

El sitio de estudio se encuentra en la parte sur de la reserva, es una región de transición donde el tipo de selva predominante corresponde a selva mediana subperennifolia (Ochoa-Gaona *et al.*, 2018; Miranda y Hernández, 1963). Es una zona con frecuente formación de neblina y rocío, lo que ha permitido que sea una de las regiones en la península de Yucatán con mayor diversidad de bromeliáceas epífitas, las cuales exhiben una segregación

compleja de sus especies en un gradiente vertical dentro del dosel (Cach-Pérez *et al.*, 2013).

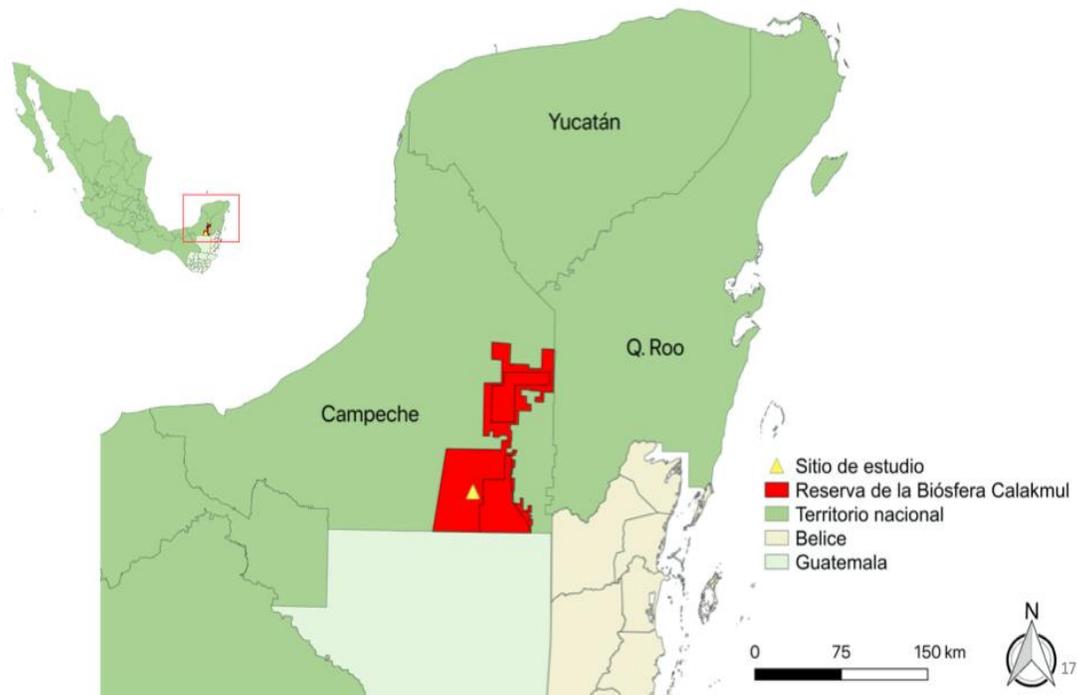


Figura 2. Ubicación del sitio de estudio (triángulo amarillo), el cual se localiza dentro de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche.

2.1.2 *TILLANDSIA JUNCEA*

Tillandsia juncea (Ruiz y Pav.) Poir. (Figura 3) es una especie epífita de 20 a 40 cm de alto, se puede propagar por rizomas, forma una roseta densa, infundibuliforme y tiene numerosas hojas filiformes. Presenta distribución relativamente amplia, desde las Antillas mayores hasta Bolivia, en México se distribuye en Chiapas, Colima, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tabasco, Veracruz, Zacatecas, mientras que en la Península de Yucatán puede encontrarse en Campeche y Quintana Roo (Ramírez *et al.*, 2004). Para su identificación en

campo, se contó con el apoyo del taxónomo Dr. Juan Pablo Pinzón Esquivel de la Universidad Autónoma de Yucatán.



Figura 3. Especie de estudio *Tillandsia juncea*, durante la temporada de sequía (marzo, 2019).

2.1.3 ASOCIACIÓN CON HOSPEDERO Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE TILLANDSIA JUNCEA

Se emplearon los datos de seis cuadrantes permanentes de 10 x 10 m² establecidos en 2010 como parte del Proyecto (CONACYT) Ciencia Básica 80181 en la Reserva de la Biósfera de Calakmul. Como parte de este proyecto se marcan todos los árboles dentro de los cuadrantes y se registran datos de la composición, la abundancia de las especies de bromeliáceas epífitas y su altura. Además, se registraron las características de las especies de hospederos, como su altura total, diámetro a la altura del pecho (DAP), altura de las

primeras ramas y la altura de las epífitas sobre sus hospederos. No todos los años se registran los datos de las características de los hospederos, por lo que se usó el censo más reciente que contiene los datos completos, que fue el de 2018. Las observaciones de las epífitas se realizan con binoculares, también se toman fotografías de alta definición con lentes de largo alcance para realizar conteos en la imagen. Los censos se realizan durante la temporada de sequía, cuando la pérdida de hojas y de cobertura foliar de algunos árboles permite una mayor visibilidad.

Para investigar qué característica de los hospederos tiene mayor influencia en la abundancia de *Tillandsia juncea* en los hospederos, se trabajó dentro de los cuadrantes permanentes recién mencionados. Se delimitaron con cintas graduadas y cuerdas 4 de los 6 cuadrantes, aquellos que mantenían a los hospederos con la mayor abundancia de *T. juncea*. Se dividió cada cuadrante de 10 m x 10 m en cuadros de 1 m x 1 m y se anotó la posición de cada árbol hospedero sobre el esquema de los cuadrantes, así como la cobertura de su copa, adicionalmente se registraron las posiciones de caminos y algunos claros dentro de los cuadrantes. De este modo se pudo obtener la distancia de cada hospedero al borde del camino o a algún claro. Posteriormente se cotejó la información de las distancias de los hospederos con la base de datos para llevar a cabo los análisis subsecuentes.

Para estudiar la estratificación de las epífitas en las especies de árboles de los cuadrantes se emplearon datos del censo de bromeliáceas epífitas, se calculó la distancia entre la altura de las primeras ramas y el extremo superior del dosel o altura total mediante una diferencia de la altura total de cada árbol menos la altura de las primeras ramas, posteriormente, esa diferencia se dividió entre tres, correspondiente con la división del dosel de Johansson (1974), la cual divide al tronco en dos zonas y la copa del árbol en tres zonas más, con base en la arquitectura del árbol (Figura 4). Para asignar el número de estrato a cada porción de la copa dividida entre tres se filtraron los datos para la especie *Tillandsia juncea* y el hospedero *Melicoccus oliviformis*. De este modo se pudo estimar el porcentaje de individuos de *T. juncea* presentes en cada estrato.

También se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI), de todas las especies arbóreas de los cuadrantes, este parámetro define cómo las especies presentes en la comunidad contribuyen en la estructura horizontal del ecosistema (Cottam y Curtis, 1956). Para su

cálculo se obtuvo la abundancia relativa (Ar) al dividir la abundancia absoluta de cada especie entre la sumatoria de la abundancia de las especies y al multiplicarlo por 100. La frecuencia relativa (Fr), la cual se obtiene al dividir la frecuencia absoluta de cada especie entre la sumatoria de las frecuencias de las especies y multiplicarlo por 100, su dominancia absoluta (Da) la cual se basa en el área basal de las especies ($\pi/4*(DAP/100*DAP/100)$) y con este valor se calculó la dominancia relativa (Dr), cuyo valor se obtiene al dividir la dominancia absoluta de cada especie entre la sumatoria de la dominancia absoluta de las especies, multiplicado por 100, finalmente para calcular el IVI300 se sumaron las tres variables ($IVI = Ar + Fr + Dr$) para cada especie y se dividió entre 3 para obtener el IVI100.

2.1.4 MEDICIONES MICROAMBIENTALES

Se seleccionaron tres árboles de *Melicoccus oliviformis* que tuvieran características similares (altura y diámetro a la altura del pecho) y que mantuvieran un número considerable de individuos de *T. juncea*. Con un GPS (Garmin Ltd, Olathe, Kansas, EUA) se georeferenció cada árbol y cada cuadrante y con una cinta diamétrica (Forestry Suppliers, 800-647-5368, Jackson, Mississippi, EUA) se midió su diámetro a la altura del pecho y su altura se midió con una barra telescópica graduada.

Tabla 1. Características morfométricas de los individuos seleccionados para el estudio del microambiente y fisiología.

ÁRBOL	ALTURA (m)	DAP (cm)
1	18	42.33
2	16	55.06
3	16	31.83

Para las mediciones microambientales de los distintos estratos de *Melicoccus oliviformis*, se siguió el modelo de zonificación vertical de Johansson (1974), ya que es un modelo ampliamente aceptado en la comunidad científica, que se emplea en la mayoría de los estudios relacionados con la distribución vertical de plantas epífitas sobre los hospederos (Figura 4).

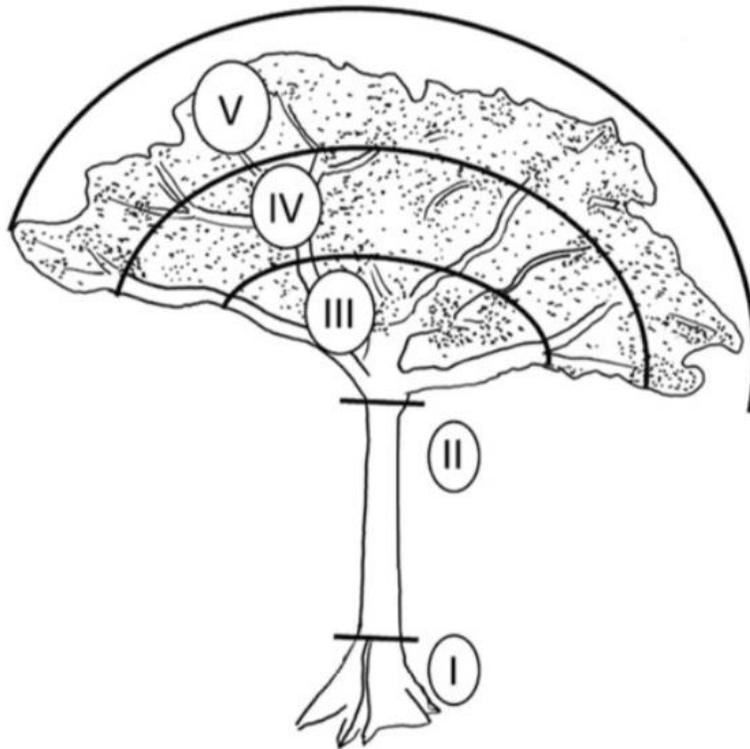


Figura 4. División del hospedero en estratos, basado en el modelo de Johansson (1974). Cada zona se representa por un número romano: I= Base del árbol, II= tronco, III= estrato inferior del dosel, IV= estrato medio del dosel o boveda y V= estrato superior del dosel o corona externa (esquema tomado de Zotz, 2016).

Durante la temporada de sequía (marzo) y la lluviosa (septiembre), se instalaron en cada uno de los estratos del hospedero *M. oliviformis*, sensores PAR (S-LIA-M003-Hobo Onset, Massachusetts, EUA), para flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) (400-700 nm), así como sensores ibuttons (DS1923, Maxim iButton, Silicon Valley, EUA) y tohtics (TOH-TICS,

Mérida, Yucatán) que miden la humedad relativa (en porcentaje) y la temperatura (en grados Celsius).

Para el acceso al dosel se empleó la técnica de Single Rope Technique (SRT), descrita por (Perry, 1978).

Los sensores PAR, se fijaron verticalmente con brazos metálicos en cada estrato de los tres árboles, con una orientación este-oeste, estos se conectaron a una microestación (HOBO Micro Station Data Logger H-21-USB, Massachusetts, EUA) que les proporcionaba energía para la toma y almacenaba los datos. Todos los sensores se programaron para tomar mediciones cada 30 minutos durante un total de 3 días, también se dejó un sensor ibutton en el estrato (V), con la misma programación, que tomó datos durante los meses de marzo, abril, mayo y principios de junio para representar la humedad relativa promedio de cada mes.

Adicionalmente se instaló una estación de referencia colocada en una zona expuesta, sin árboles a su alrededor, para medir el flujo de fotones para la fotosíntesis, humedad relativa y temperatura que se recibiría en una zona sin influencia del dosel, conectada a otra microestación Hobbo.

Para caracterizar la luz que incide en cada estrato, se obtuvo la integral en moles $m^{-2} d^{-1}$ de las horas con luz de cada día. Una vez obtenida la integral se promediaron los valores obtenidos de los días de medición de los tres árboles y de cada estrato del hospedero. Las mediciones de la estación de referencia se utilizaron para obtener el valor de porcentaje de luz de cada estrato respecto a un 100% de luz que se recibiría por encima del dosel.

Para caracterizar la demanda evaporativa del aire en cada estrato se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) mediante las ecuaciones (Jones, 1992):

$$1) \quad e = (RH/100) * e_s(T)$$

donde RH es la humedad relativa y $e_s(T)$ es la presión parcial de saturación de vapor de agua a una temperatura (T) en grados Celsius. Las unidades de $e_s(T)$ son en kPa y se estimó mediante la siguiente ecuación empírica:

$$2) \quad e_s(T) = f (a^* \exp (bT/ c+T))$$

donde T es la temperatura en (°C) y los valores de los coeficientes son:

$$a = 0.61121, b = 18.678 - (T/234.5), c = 257.14 \text{ y } f = 1.0007 + 3.46 \cdot 10^{-8}$$

Una vez que se calcularon los valores de DPV se graficaron los valores correspondientes por estrato, por temporada y por hora. De este modo fue posible representar el DPV presente entre los estratos del dosel, durante la temporada de sequía y lluviosa, así como durante las horas nocturnas y diurnas.

2.1.5 MEDICIONES FISIOLÓGICAS

Para caracterizar si existen diferencias en el uso de luz y agua entre individuos de *T. juncea* ubicados en diferentes estratos del dosel, se midió la fluorescencia de la clorofila por medio de curvas de luz, así como el contenido relativo de agua (CRA). De los tres árboles donde se instalaron los sensores, se recolectaron y etiquetaron 15 ejemplares distintos, en cada temporada, de *T. juncea*, pertenecientes a los estratos IV y V. De los cuales, en cada temporada 7 se distribuían en el estrato IV y 8 en el estrato V.

Una vez en el suelo, se realizaron mediciones de la fluorescencia de la clorofila. Para estas mediciones las plantas se aclimataron al mantenerlas en oscuridad durante 2 horas, este proceso se realiza para mantener inactivos los aceptores de electrones de la vía fotosintética del PSII y mantener en cero la contribución de los procesos fotoquímicos, de este modo, es posible obtener el rendimiento o valor de la fluorescencia de la clorofila en ausencia de cualquier luz (F_0). Subsecuentemente, el fluorómetro modulado aplica un pulso de luz saturante, pero lo suficientemente breve, para mantener los procesos fotoquímicos inhibidos y obtener así el valor de fluorescencia máxima posterior a la oscuridad (F_m0), así mismo, el dispositivo mide el valor de fluorescencia máxima posterior al pulso de luz saturante (F_t). Finalmente, el dispositivo compara estos valores de referencia y puede calcular por extensión la eficiencia de procesos fotoquímicos (Φ PSII, F_v/F_m) y los procesos no fotoquímicos o de protección a los centros de reacción del PSII (NPQ), ya que estos tres procesos (fluorescencia, procesos fotoquímicos y procesos no fotoquímicos) ocurren en competencia y el incremento en uno resulta en la disminución en el rendimiento de los otros.

Posterior a la aclimatación de las plantas a la oscuridad, se empleó una función del dispositivo para medir las curvas de luz en cada planta, misma que mide la respuesta en la eficiencia con la que se transportan los electrones en la vía fotosintética a distintas intensidades de luz pre-establecidas. La intensidad de luz se incrementa en pasos escalonados, con unos segundos de exposición antes de la toma de cada medición. Todas las mediciones se realizaron con un fluorómetro modulado portátil (MINI-PAM; Waltz, Effeltrich, Germany) dispositivo que permite cuantificar para cada intensidad de luz: el rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ PSII), el cual, es una medida de la tasa lineal de electrones y por lo tanto una medida indirecta de la fotosíntesis, también el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m), que es una medida de la máxima eficiencia del PSII (si todos los centros de reacción del fotosistema estuviesen activos) y es usado como un indicador sensitivo del desempeño fotosintético (se toma en ausencia de luz), así como la tasa de transporte de electrones (ETR) de cada planta, la cual, para su cálculo se siguió la siguiente fórmula :

$$ETR = \Phi \text{ PSII} * aPFD * 0.5$$

Donde Φ PSII es el rendimiento cuántico del fotosistema II, PFD o FFF representa la cantidad de luz absorbida para la fotosíntesis y se multiplicó por 0.5 asumiendo que la energía se distribuye equitativamente entre el PSI y PSII, y a es la proporción de luz incidente que llega a los cloroplastos, para la cual se utilizó el valor estándar de 0.8 (Maxwell y Johnson, 2000; Genty *et al.*, 1989).

Las mediciones se llevaron a cabo entre las 8 y las 11 de la mañana, horario en que se espera que las enzimas fotosintéticas se encuentren activas y no se presenten aún inhibición por exceso de luz y de temperatura (Reyes-García, 2005).

Se midió el contenido relativo de agua (CRA) de cada individuo, el cual es un útil indicador del estado de equilibrio del agua en una planta y expresa la cantidad absoluta de agua que la planta requiere para llegar a saturación y esta se calcula como el peso fresco al recolectar las plantas menos el peso seco, entre el peso saturado menos el peso seco, multiplicado por 100. Donde el peso fresco es el peso inicial de la muestra al momento de la recolecta, el peso saturado corresponde a la muestra luego de 24 horas de rehidratación en agua

destilada a temperatura ambiente y el peso seco se obtiene luego de un periodo de deshidratación de 48 horas en un horno a 70°C (González y González-Vilar, 2001; Slatyer, 1967).

$$\text{CRA} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / (\text{peso saturado} - \text{peso seco}) * 100$$

Las plantas recolectadas en esta investigación se trajeron a los invernaderos del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. en el campus de Mérida, Yucatán.

2.1.6 ESTRUCTURA DEL DOSEL

Para documentar la cobertura del dosel del sitio de estudio expresado como índice de área foliar (LAI, por sus siglas en inglés) y el grado de apertura del dosel (DSF, por sus siglas en inglés), se tomaron 10 fotografías hemisféricas debajo de los tres hospederos de *M. oliviformis* seleccionados para el estudio, a 1.20 m sobre el suelo, en ambas temporadas, con una cámara digital de alta resolución y un lente de ojo de pez de 180° de visión. Las fotografías se tomaron al atardecer cuando la luz en el cielo es óptima para el contraste con las copas y el sol no es visible dentro del campo de la fotografía, ya que sus destellos ocultan elementos del dosel. Las tomas se realizaron cuidando la alineación y orientación del equipo fotográfico, se tomaron cuatro fotografías una hacia cada punto cardinal y estas se procesaron con el sistema de análisis de imágenes del dosel Hemi View (HemiView, Delta-T-Devices, Reino Unido).

2.1.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

2.1.7.1 Asociación de *Tillandsia juncea* con el hospedero *Melicoccus oliviformis*

Para evaluar si la abundancia de individuos de *T. juncea* está asociada a la variable cualitativa “especie de hospedero”, se realizó una prueba de Fisher, con una tabla de contingencia, se consideraron las 8 especies que hospedan a *Tillandsia juncea*, un total de 227 individuos de *T. juncea*. Las especies hospederas consideradas fueron *Melicoccus*

oliviformis, *Brosimum alicastrum*, *Drypetes lateriflora*, *Lonchocarpus sp.*, *Lonchocarpus yucatanensis*, *Eugenia sp.*, *Platymiscium yucatanum* y *Pseudomelia spuria*, con un total de 20 árboles, de los cuales 8 pertenecen a *M. oliviformis*. Las ocho especies hospederas en conjunto representan un 66.31 % del IVI total de la comunidad de árboles en el sitio de estudio.

2.1.7.2 Asociación con hospedero, Modelo Lineal Generalizado (GLM)

Se construyó un modelo lineal generalizado (GLM), de la familia Poisson, con los datos de los cuadrantes permanentes, con un total de 33 árboles (11 especies), de los cuales 21 árboles son hospederos de otras especies epífitas y 11 árboles son hospederos de *T. juncea* (con 207 individuos epífitos). Se emplearon como variable respuesta la abundancia de *T. juncea*, mientras que como variables explicativas, las variables cuantitativas de los árboles, diámetro a la altura del pecho (DAP), altura y distancia al borde, así como, la variable categórica especie para analizar cuáles variables podrían tener mayor efecto en la abundancia de la especie de estudio *T. juncea*.

Luego de probar varios modelos, al probar combinaciones de las variables explicativas, se seleccionó el que mejor se ajustaba a nuestros datos y modelo de estudio, mediante el criterio bondad de ajuste (R^2) y el Índice de Akaike (AIC). Una vez que se obtuvo el mejor modelo, con base en los criterios mencionados, se realizaron ajustes sugeridos por Pekár y Brabec (2016), que implica definir correctamente la distribución de la variable respuesta, así como la omisión de algún dato anormal que el modelo identifica como causante de varianza superior a la esperada y de este modo, evitar el problema de sobredispersión, que se aprecia en los valores de desviación residual y grados de libertad del modelo, esto indica que el modelo no es adecuado, ya que podría llevar a estimaciones erróneas.

2.1.7.3 Contrastes de normalidad y homocedasticidad

Para conocer la naturaleza de los datos se realizaron pruebas de Shapiro-Wilk para la normalidad de los residuos, así como pruebas de Levene y Bartlett para evaluar la

homogeneidad de varianzas entre categorías (homocedasticidad). De no lograr cumplir los supuestos, se utilizaron pruebas no paramétricas.

2.1.7.4 Estratificación vertical

Con los datos de abundancia de individuos de *T. juncea* se calculó el porcentaje de abundancia en cada árbol y en cada estrato. Para saber si las diferencias en la abundancia de individuos de *T. juncea* (n=234) entre los estratos del dosel de 8 hospederos de la especie *M. oliviformis* eran significativas, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba de Dunnett para conocer la diferencia entre estratos.

2.1.7.5 Microambiente y variables fisiológicas

Para evaluar el efecto de la estacionalidad y de la estratificación entre las variables microambientales y fisiológicas se realizaron análisis de la varianza de dos vías (ANOVA), donde temporadas y estratos fueron las variables explicativas o independientes, mientras que las variables respuesta fueron flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF), tasa máxima de transporte de electrones (ETRmax) y contenido relativo de agua (CRA). Para distinguir si había diferencias significativas de FFF entre los estratos se aplicó una prueba de Tukey. También se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis, con las variables temporadas y estratos como las variables independientes, donde las variables respuesta fueron rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m) y el déficit de presión de vapor (DPV).

Los análisis estadísticos y los gráficos correspondientes con esta investigación se realizaron con el software R versión 3.6.1., a través de la interfase RStudio.

CAPITULO III

3.1 RESULTADOS

3.1.1 ASOCIACIÓN DE *TILLANDSIA JUNCEA* CON EL HOSPEDERO *MELICOCCUS OLIVIFORMIS*

La especie *T. juncea* se presentó en mayor proporción en el hospedero *M. oliviformis*, en contraste con las otras 7 especies de hospedero. *Melicoccus oliviformis* contiene 206 plantas de *T. juncea*, mientras que, se encontró que solo 20 individuos de *T. juncea* se distribuyen en 7 especies de hospederos, esto representa el 9.7 % del total de individuos muestreados (Figura 5). Los resultados de la prueba de Fisher tomando en cuenta el número de individuos de *T. juncea* y la especie de hospedero confirman que la distribución no es equitativa ($P < 0.05$, $gl = 7$).

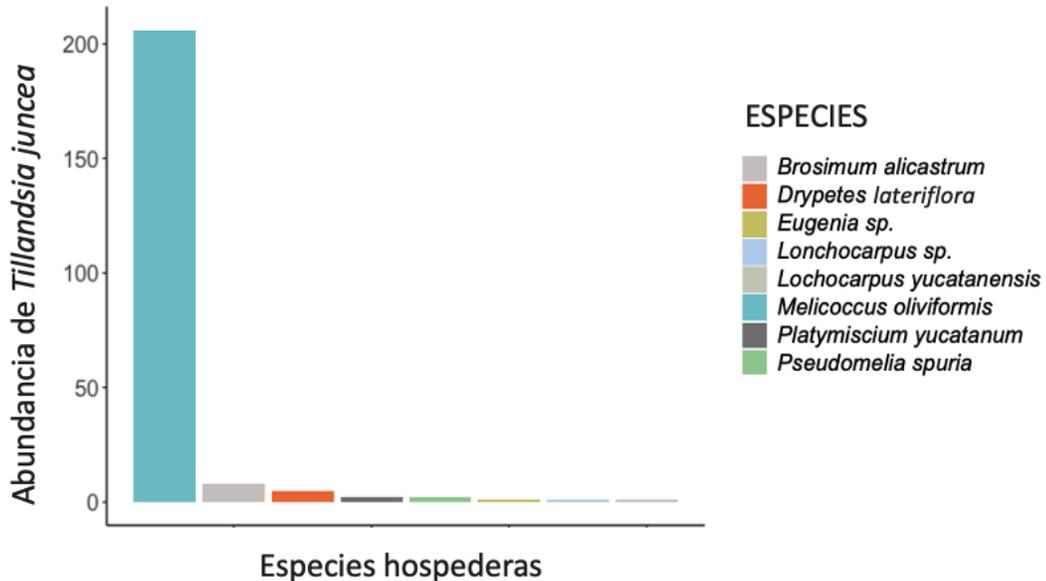


Figura 5. Abundancia de individuos de *Tillandsia juncea* en cada especie de hospedero, de un total de 226 plantas medidas en 8 especies de hospederos.

Los resultados del cálculo del índice de valor de importancia de las especies arbóreas mostraron que la especie *Melicoccus oliviformis* presentó el valor mayor de IVI respecto a las demás especies, seguido de la especie *Brosimum alicastrum* y *Drypetes lateriflora*, con valores de 18.98, 17.24 y 13.09 respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2. Índice de valor de importancia de las especies arbóreas de los cuadrantes establecidos en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, las especies con un asterisco (*) son aquellas que hospedan a la especie *Tillandsia juncea*.

ESPECIES	IVI
<i>Melicoccus oliviformis</i> (*)	18.98
<i>Brosimum alicastrum</i> (*)	17.24
<i>Drypetes lateriflora</i> (*)	13.09
<i>Thouinia paucidentata</i>	11.1
<i>Platymiscium yucatanum</i> (*)	6.90
<i>Croton oerstedianum</i>	4.54
<i>Neomillspaughia emarginata</i>	3.41
<i>Pseudomelia spuria</i> (*)	3.35
<i>Eugenia sp.</i> (*)	3.24
<i>Lonchocarpus sp.</i> (*)	2.05
<i>Psidium sartorianum</i>	2.04
<i>Trophis racemosa</i>	1.81
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i> (*)	1.42

La asociación de *T. juncea* con la especie de hospedero también se analizó considerando una serie de atributos de los hospederos que se consideraron relevantes, diámetro a la altura del pecho (DAP), altura y distancia al borde, con la finalidad de estudiar cuál variable puede guiar la abundancia de *T. juncea* en las especies arbóreas que se analizaron. Una vez que se seleccionó y corrió el modelo GLM con el mejor ajuste, obtuvimos los siguientes resultados:

Las variables diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de los hospederos resultaron ser significativas ($P < 0.05$) para explicar la abundancia de *T. juncea*. Asimismo, las especies *Drypetes lateriflora*, *Lonchocarpus sp.* y *Melicoccus oliviformis*, resultaron significativas para las estimaciones del modelo (Figura 6). Para todas las variables que resultaron significativas, la relación con la variable respuesta, fue positiva; las pendientes estimadas por el modelo mostraron que por cada centímetro que aumente el DAP en los hospederos se espera un aumento de 1 individuo, en la abundancia de *T. juncea* ($SE \pm 2.74$), para la altura se estima un aumento de 7 individuos ($SE \pm 2.07$) de *T. juncea* por cada metro adicional en la altura de los hospederos. Los resultados del modelo indican que *M. oliviformis* es la especie con la mayor abundancia esperada de *T. juncea* con un estimado de casi 5 individuos ($SE \pm 6.56$), solo al considerar la especie de hospedero. La variable distancia al borde resultó no significativa para las estimaciones del modelo

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-1.423e+01	3.374e+00	-4.217	2.48e-05	***
DAP	1.116e-01	2.744e-02	4.066	4.78e-05	***
ALTURA	7.392e-01	2.074e-01	3.563	0.000366	***
DISTANCIA	7.347e-02	1.165e-01	0.631	0.528250	
ESPECIEC.oer	-1.244e+01	8.530e+03	-0.001	0.998836	
ESPECIEC.tri	-1.483e+01	1.092e+04	-0.001	0.998917	
ESPECIED.lat	3.352e+00	9.592e-01	3.495	0.000475	***
ESPECIEHyb	-1.061e+01	1.554e+04	-0.001	0.999455	
ESPECIELoncho	2.846e+00	1.317e+00	2.162	0.030634	*
ESPECIEM.oliv	4.843e+00	6.563e-01	7.379	1.59e-13	***
ESPECIEP.sart	-1.503e+01	1.554e+04	-0.001	0.999228	
ESPECIEP.spu	1.848e+00	9.910e-01	1.864	0.062269	.
ESPECIEP.yuc	-1.651e+01	1.554e+04	-0.001	0.999152	
ESPECIET.pau	-1.634e+01	4.788e+03	-0.003	0.997276	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

Null deviance: 263.51 on 28 degrees of freedom
 Residual deviance: 16.61 on 15 degrees of freedom
 AIC: 76.43

Figura 6. Resumen de los resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con los coeficientes del modelo. Los asteriscos indican las variables significativas para el modelo. La columna Estimate corresponde a los valores estimados o esperados por el modelo, la columna Pr(>|z|) a los valores de P , la variable categórica "ESPECIE" contiene a las especies hospederas C. oer = *Croton oerstedianum*, C. tri = *Celtis trinervia*, D. lat = *Drypetes lateriflora*, Hyb = *Hybanthus sp.*, Loncho = *Lonchocarpus sp.*, M. oliv = *Melicoccus oliviformis*, P. sart = *Psidium sartorianum*, P. spu = *Pseudomelia spuria*, P. yuc = *Platymiscium yucatanum*, T. pau = *Thouinia paucidentata*.

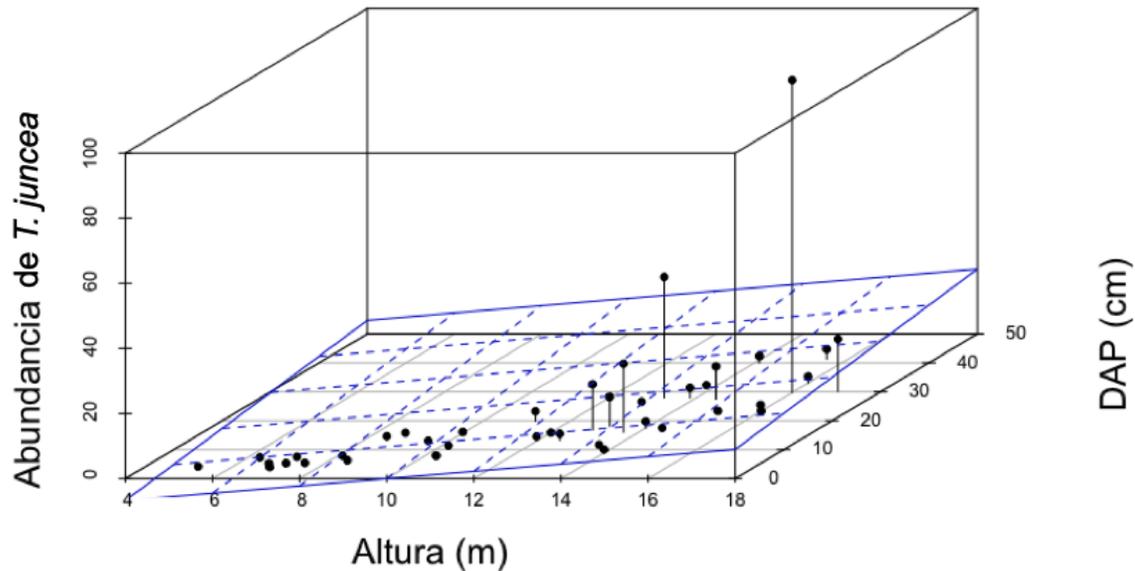


Figura 7. Las variables diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de los hospederos fueron las variables cuantitativas con mayor peso para explicar la abundancia de *Tillandsia juncea*. El rectángulo azul indica la tendencia de la variable respuesta en función de las variables explicativas que fueron significativas para el modelo.

3.1.2 ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DE *TILLANDSIA JUNCEA*

Mediante el análisis de los datos de censos poblacionales de bromeliáceas epífitas, más los especímenes recolectados para esta investigación, pudimos calcular la abundancia de *T. juncea* en los estratos verticales de su principal hospedero, *Melicoccus oliviformis*. De un total de 234 plantas muestreadas, las cuales se distribuyen en 9 individuos de *M. oliviformis*, se encontró que el 85.98% de todos los especímenes de *T. juncea* se localizan en los estratos IV y V, de los cuales, el 54.7% están presentes en el estrato V, mientras que el 31.28% se ubican en el estrato IV. El 11.64% corresponden al estrato III y solo el 2.38% ocupan el estrato II (Figura 8).

Las diferencias en la abundancia de *T. juncea* entre estratos resultaron ser significativas de acuerdo a la prueba de Kruskal-Wallis, donde los estratos IV y V resultaron equivalentes entre si estadísticamente y estos soportan significativamente mayor abundancia de *T. juncea* en comparación con los estratos inferiores.

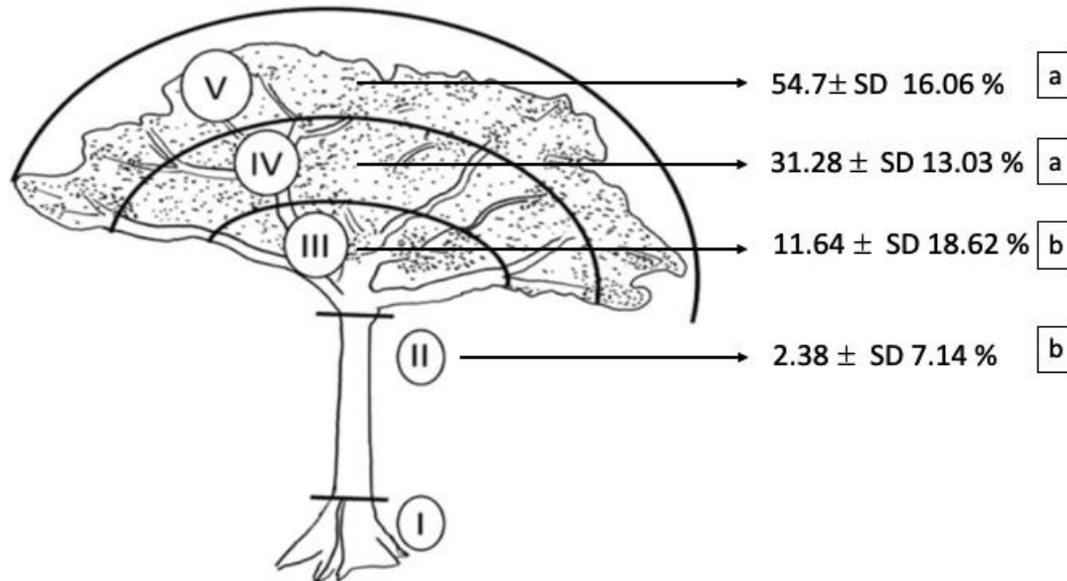


Figura 8. Estratificación vertical de *Tillandsia juncea* en la especie de hospedero *Melicoccus oliviformis*. Se presenta el promedio del porcentaje de abundancia de 234 plantas distribuidas en 9 individuos del hospedero *M. oliviformis*, con el valor asociado de desviación estándar (SD, siglas en inglés). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre los estratos (Prueba de Dunnet, $P < 0.05$).

3.1.3 MICROAMBIENTE LUMÍNICO

Los resultados de la caracterización del microambiente lumínico de los estratos de *Melicoccus oliviformis*, el hospedero principal de *Tillandsia juncea*, mostraron que, durante la temporada lluviosa, el estrato V, recibe en promedio $10.87 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de FFF, lo que representa el $43.48 (\pm \text{DE } 16.85)\%$ del FFF total disponible por encima del dosel, mientras que el estrato IV recibe en promedio $9.23 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de FFF, lo que representa el $36.93 (\pm \text{DE } 11.86)\%$ del FFF total disponible en esta temporada. Por otra parte, en la temporada de

sequía, el estrato V recibe en promedio 16.92 mol m² d⁻¹ de FFF, lo que representa el 48.64 (± DE 10.88)% del FFF total disponible, mientras que el estrato IV recibe en promedio 9.55 mol m² d⁻¹, lo que representa el 27.46 (± DE 5.19)% del FFF total disponible en esta temporada (Figura 9).

Durante la temporada de sequía los valores de FFF de referencia, medidos en la zona sin influencia del dosel, variaron en promedio entre 34.8 (± DE 3.33) mol m² d⁻¹ de FFF para la temporada de sequía y 25.1 (± DE 3.74) mol m² d⁻¹ de FFF para la temporada lluviosa. El análisis de la varianza (ANOVA de dos factores) mostró que sí existen diferencias significativas en la cantidad de FFF que se recibe entre los estratos y entre temporadas (P<0.05) y no hubo efecto de la interacción entre ambos factores (P>0.05). Los resultados indican que en la temporada de sequía el estrato V recibe significativamente más FFF que los demás estratos, mientras que en la temporada lluviosa no hay diferencias en el FFF disponible entre los estratos IV y V, pero ambos reciben significativamente más FFF que los demás estratos (Prueba de Tukey, P<0.05).

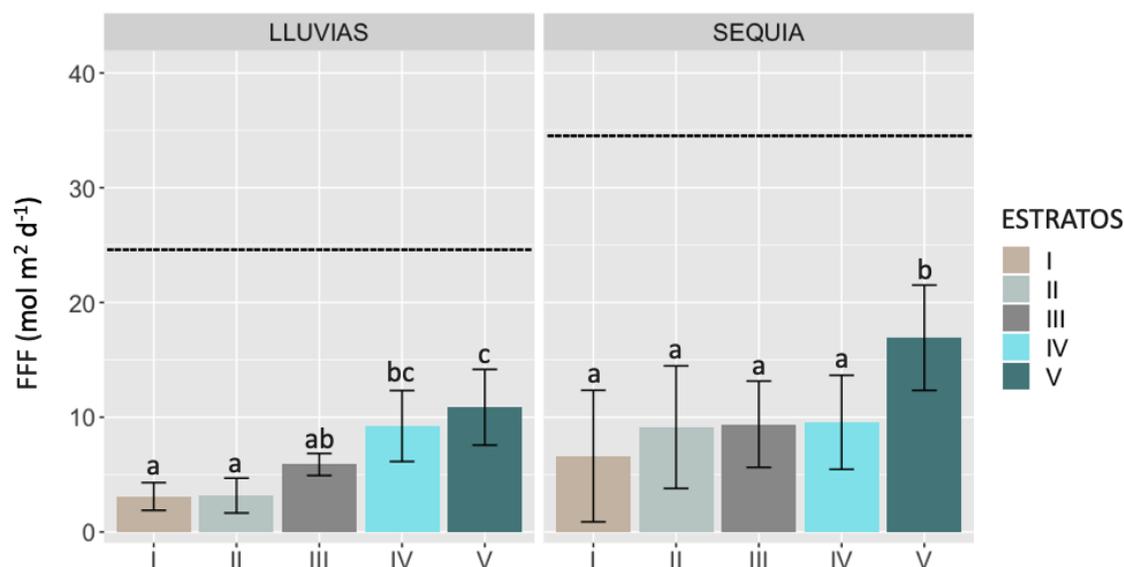


Figura 9. Valores promedio del flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) diario recibidos en los 5 estratos verticales de 3 individuos de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas. Los corchetes en las barras corresponden con el intervalo de confianza al 95%. La línea negra punteada por encima de las barras corresponde

al valor promedio del FFF que se recibe por encima del dosel. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estratos (Tukey, $P < 0.05$).

3.1.4 ESTRUCTURA DEL DOSEL

El valor representativo del índice de área foliar (LAI) del sitio de estudio fue de 1.98 (\pm DE 0.58), mientras que la apertura del dosel (DSF) durante la temporada lluviosa presentó un valor promedio de 0.16 (\pm DE 0.06).

3.1.5 MICROAMBIENTE, DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR (DPV)

Para ambas temporadas se encontró un gradiente en el DPV de los estratos del dosel, que presenta un comportamiento distinto entre las horas diurnas y nocturnas, así como entre temporadas (Figura 10). El DPV presentó valores significativamente mayores en la temporada de sequía respecto a la temporada lluviosa (Kruskall-Wallis, $P < 0.05$), mientras que no presentó diferencias significativas entre los estratos (Kruskall-Wallis, $P > 0.05$). Los valores promedio máximos se presentaron en el estrato V en ambas temporadas cerca del mediodía, con un valor de 2.28 (\pm DE 0.40) kPa para la temporada lluviosa y 4.19 (\pm DE 0.16) kPa para la temporada de sequía; los valores promedio mínimos registrados para la temporada lluviosa ocurrieron en el estrato III a las 7:00 am con un valor de 0.13 (\pm DE 0.17) kPa, mientras que para la temporada de sequía se encontró el valor mínimo de DPV en el estrato V a las 6:00 am con 0.29 (\pm DE 0.26) kPa.

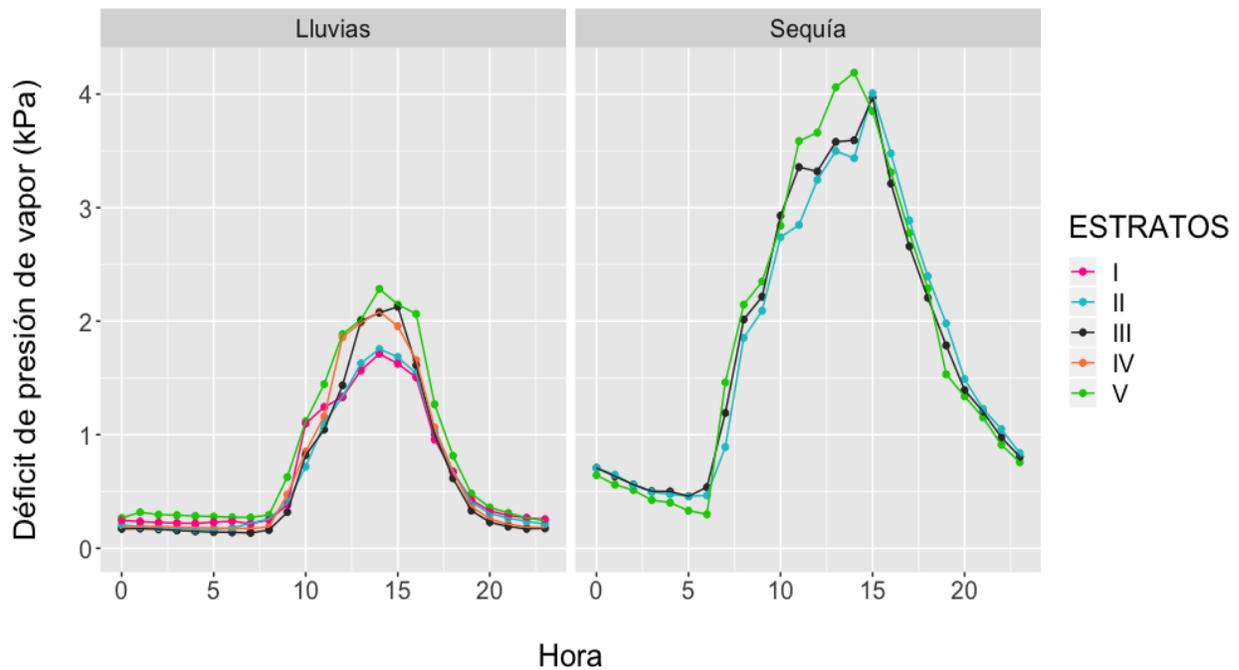


Figura 10. Valores promedio del déficit de presión de vapor del aire de los distintos estratos de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas, (Los sensores de los estratos I y IV en la temporada de sequía presentaron fallos y datos anómalos, por lo que se omitieron dichos datos en los análisis de este parámetro microambiental).

Respecto a los datos obtenidos del sensor que se instaló en el estrato V de *M. oliviformis* y que permaneció en campo durante cuatro meses (marzo a junio), se documentó que, durante el mes de marzo se presenta la humedad relativa promedio más baja, con los valores mínimos a las 14:00 pm, el mes de junio presenta los valores máximos en humedad relativa. En todos los meses la mayor humedad se concentra durante las horas de la madrugada, a partir de las 5:00 am, alcanzando el pico máximo de humedad a las 6:00 am (Figura 11).

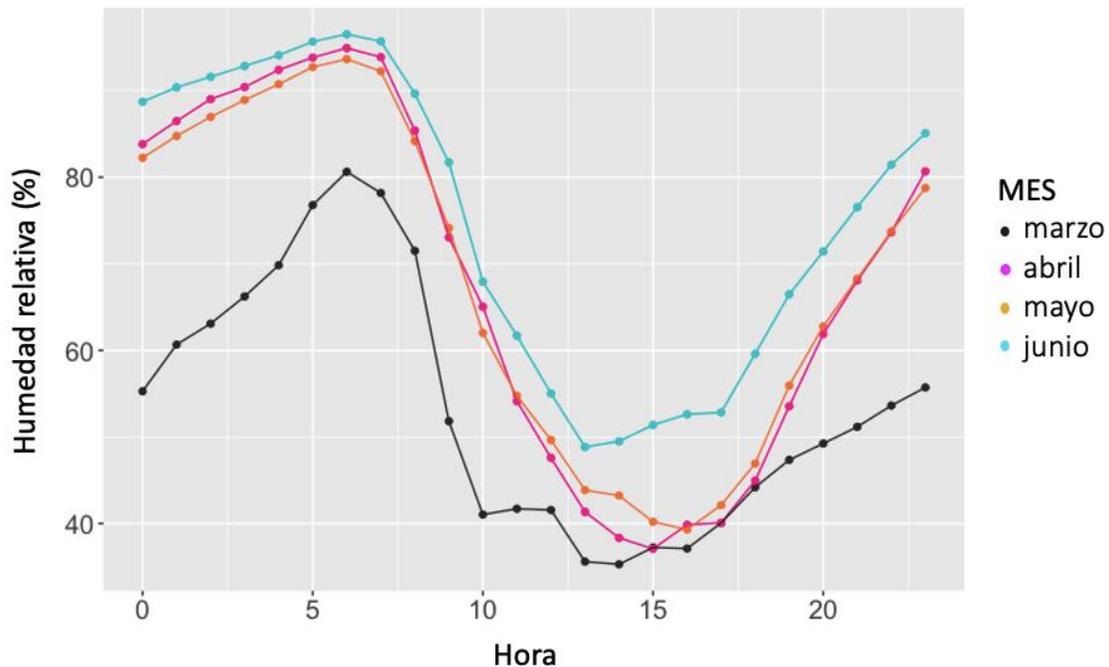


Figura 11. Valores promedio de humedad relativa del aire en el estrato (V) de *Melicoccus oliviformis*, por hora y por mes de medición, en la Reserva de la Biósfera Calakmul.

3.1.6 DESEMPEÑO FISIOLÓGICO DE *TILLANDSIA JUNCEA*

Respecto a la curva de luz (Figura 12), se encontró que los valores de la tasa de transporte de electrones son mayores durante la temporada lluviosa. El punto de saturación de la luz, en ambas temporadas, se presenta a los $985 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, constituyendo el punto en el cual la curva detiene su crecimiento; posteriormente la pendiente se vuelve negativa a pesar de seguir el incremento en la intensidad del FFF. En la temporada de sequía se presentan valores promedio menores de la ETR, de $9 (\pm \text{DE } 4.24) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en tanto que, en la temporada lluviosa aumenta a $20.99 (\pm \text{DE } 8.01) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

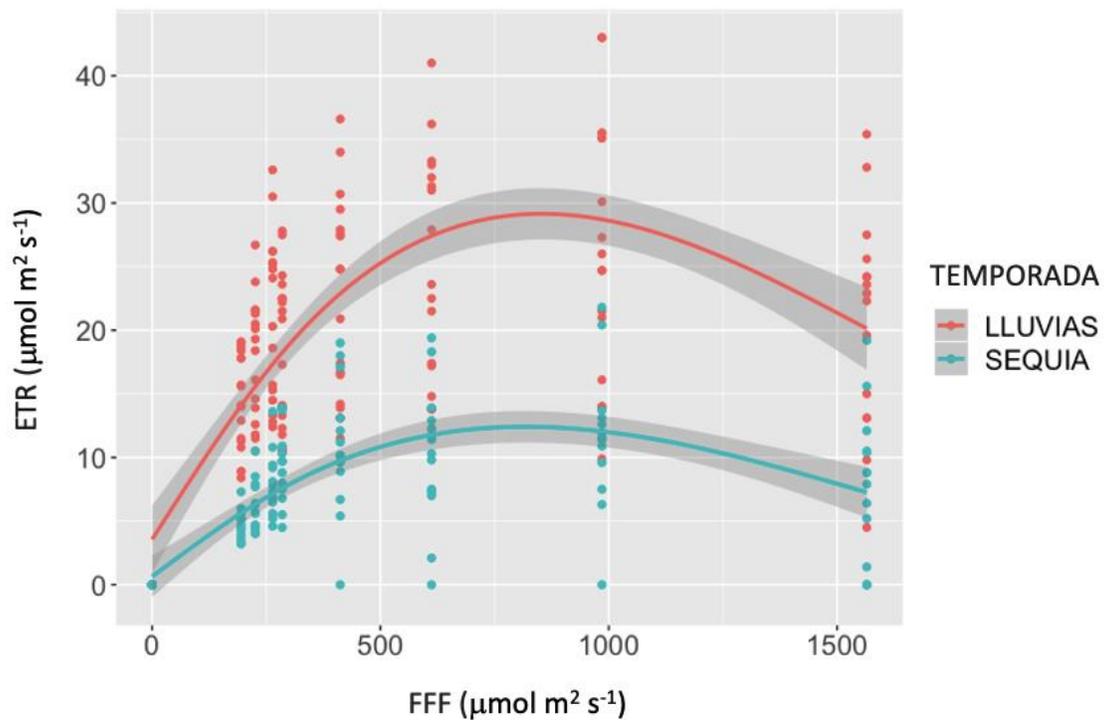


Figura 12. Curva de respuesta a la luz de *Tillandsia juncea*, el eje X corresponde al flujo de fotones para la fotosíntesis, mientras que el eje Y corresponde a la tasa de transporte de electrones. El área gris alrededor de las curvas corresponde con el intervalo de confianza al 95%.

En los resultados de la tasa máxima de transporte de electrones (ETR_{max}), se encontraron diferencias significativas entre temporadas (ANOVA dos factores, $P < 0.05$). No obstante, no hay diferencias significativas entre los estratos (ANOVA dos factores, $P > 0.05$), ni tampoco efecto de la interacción entre ambos factores (ANOVA dos factores, $P > 0.05$) (Figura 13).

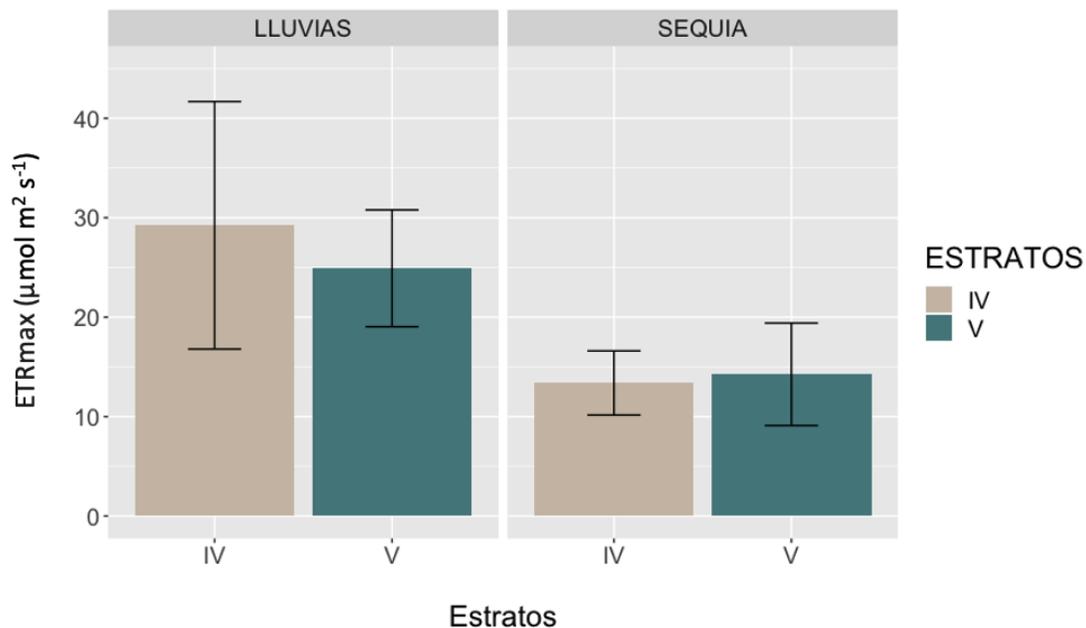


Figura 13. Valores promedio de la Tasa máxima de transporte de electrones, en individuos de *Tillandsia juncea* de los estratos IV y V de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas, los corchetes en las barras corresponden con el intervalo de confianza al 95%.

3.1.7 EFICIENCIA CUÁNTICA MÁXIMA DEL FOTOSISTEMA II (FV/FM)

Respecto a los valores del parámetro (Fv/Fm), se encontraron valores mayores en las mediciones efectuadas durante la temporada lluviosa en contraste con las mediciones en la temporada de sequía, con valores cercanos al valor óptimo de la mayoría de las plantas (0.83) (Maxwell y Johnsson, 2000). La prueba de Kruskal-Wallis sugiere que sí hay diferencias significativas en los valores de Fv/Fm entre temporadas ($P < 0.05$), en la temporada lluviosa, las plantas del estrato V presentaron una tendencia no significativa ($P > 0.05$), teniendo valores mayores que las del estrato IV. Sin embargo, la prueba sí encontró significativo el efecto de la interacción de ambos factores ($P < 0.05$), debido a que, durante la temporada de sequía, la disminución en el Fv/Fm fue mayor en plantas del estrato IV (Figura 14).

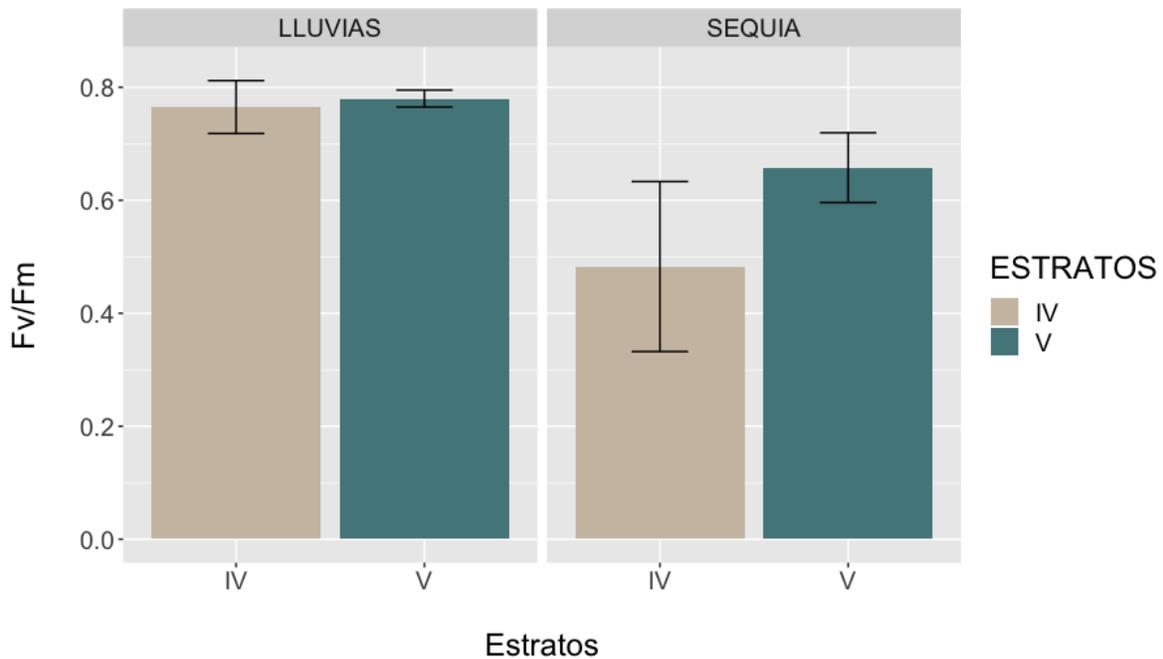


Figura 14. Valores promedio de las mediciones del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm), en individuos de *Tillandsia juncea* de los estratos IV y V de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas, los corchetes en las barras corresponden con el intervalo de confianza al 95%.

3.1.8 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA (CRA)

Finalmente, respecto al contenido relativo de agua, se encontró que durante la temporada lluviosa los individuos de *Tillandsia juncea* presentaron valores promedio significativamente mayores del contenido relativo de agua respecto a aquellos de la temporada de sequía (ANOVA dos factores, $P < 0.05$) (Figura 15). Las diferencias que se encontraron entre los estratos no fueron estadísticamente significativas ($P > 0.05$), respecto al efecto de la interacción entre temporadas y estratos no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$). Sin embargo, la tendencia de los datos, en la temporada de sequía, fue similar a la del Fv/Fm, donde las plantas del estrato IV parecen perder más agua que en el estrato V.

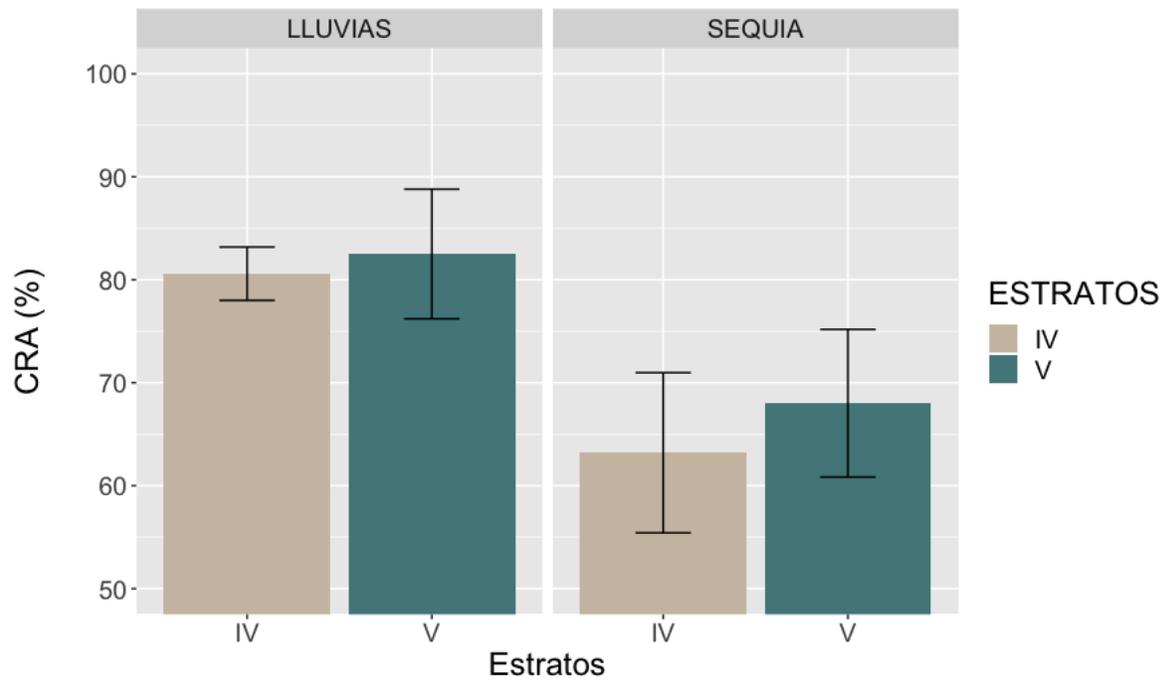


Figura. 15. Valores promedio del contenido relativo de agua en individuos de *Tillandsia juncea* de los estratos IV y V, de *Melicoccus oliviformis*, en dos temporadas, los corchetes en las barras corresponden con el intervalo de confianza al 95%.

CAPITULO IV

4.1 DISCUSIÓN

4.1.1 ASOCIACIÓN CON HOSPEDERO

La presente tesis aporta información que apoya la asociación positiva entre el hospedero *Melicoccus oliviformis* y la epífita *Tillandsia juncea*, al haber una fuerte relación entre la abundancia de la epífita con la especie de hospedero, como se confirmó con la prueba de Fisher y el modelo lineal generalizado. Se encontró que más del 90% de todos los individuos censados de *T. juncea* se distribuyen sobre *M. oliviformis*. Diversas investigaciones han reportado especies epífitas que presentan asociaciones con especies de hospederos, (Laube y Zotz, 2003; Callaway *et al.*, 2002; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Zimmerman y Olmsted, 1992). Mientras que algunas especies pueden colonizar la mayoría de hospederos en un sitio de estudio, algunas epífitas (generalmente orquídeas) se encuentran en pocos hospederos y presentan tamaños poblacionales reducidos (Cortés-Anzúres *et al.*, 2020; Wagner *et al.*, 2015; Rogers y Walker, 2002). Son pocos los estudios publicados que han encontrado asociaciones fuertes con hospederos para la familia Bromeliaceae en regiones particulares, como los estudios de la especie *Vriesea oligantha*, que, al suroeste de Brasil, se desarrolla principalmente sobre arbustos del género *Vellozia sp.* (García-Suárez *et al.*, 2003) y el caso de las especies *Tillandsia tehuacana* y *Tillandsia califanii*, que, en Tehuacán, Puebla, crecen casi exclusivamente en dos especies principales de hospederos, *Beaucarnea gracilis* y *Cephalocereus columna-trajani* (Válka-Alves *et al.*, 2008). En otro estudio, en Tepoztlán, Morelos, reportan que el 81% de un total de 6073 individuos, de 6 especies de bromeliáceas epífitas censadas de los géneros *Tillandsia* y *Viridantha*, limitan su desarrollo a hospederos del género *Bursera* (Vergara-Torres *et al.*, 2010). Recientemente, Cortés-Anzures y colaboradores en (2020), en su investigación en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, también en Morelos, encontraron una intensa asociación entre la epífita *Viridantha atroviridipetala* y el hospedero *Bursera copallifera*.

El hospedero principal de *T. juncea*, *M. oliviformis*, mejor conocida como “huaya”, es la especie con el mayor valor de índice de valor de importancia (IVI) de las especies del sitio de estudio, lo cual nos habla de la importancia ecológica de esta especie y su contribución a la estructura horizontal de la comunidad de hospederos, dada por su abundancia, frecuencia y dominancia. No obstante, la importancia de los hospederos dentro de la interacción con epífitas no está solo determinada por su abundancia en un sitio (Cortés-Anzúres *et al.*, 2020). El hospedero *M. oliviformis*, se caracteriza por ser una especie perennifolia, con hojas compuestas, madera dura, ramas poco quebradizas, corteza lisa que tiende a agrietarse ligeramente (Pennington y Sarukhán, 2005). En el sitio de estudio presenta una copa abierta, follaje poco denso, así como una gran cantidad de epífitas vasculares y no vasculares, principalmente líquenes (obs. Pers.), adicionalmente, numerosos individuos de *M. oliviformis* presentan una copa emergente en el dosel (Figura 17). En contraste, *Brosimum alicastrum*, especie con el segundo lugar en IVI de la comunidad de hospederos, presenta una abundancia muy baja de *T. juncea*, e incluso de otras especies epífitas, lo cual evidencia la importancia e influencia de las características de las especies de hospederos para la colonización de las epífitas. *Brosimum alicastrum* es una especie perennifolia, con hojas simples, gran cobertura foliar y copa cerrada, que mantiene una gran densidad de follaje todo el año (Pennington y Sarukhán, 2005). Estas características podrían limitar la dispersión y fijación de las semillas, las cuales, en las bromeliáceas epífitas, se dispersan con el viento; así como la cantidad de luz disponible y el acceso al agua para las epífitas, ya sea en forma de lluvia, rocío y neblina.



Figura 16. Espécimen emergente de la especie *Melicoccus oliviformis* (señalizado con una flecha roja), en el sitio de estudio, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche. Las manchas oscuras que se observan en su copa son individuos epífitos, principalmente del género *Tillandsia*.

Los resultados del modelo lineal generalizado, mostraron que además de *Melicoccus oliviformis*, las especies *Drypetes lateriflora* y *Lonchocarpus sp.*, especies con el tercero y décimo lugar en IVI, con base en las características analizadas de los hospederos, son especies que se relacionaron significativamente con la abundancia de *T. juncea*. *Drypetes lateriflora*, es una especie perenne, que presenta hojas simples, madera de dureza intermedia y corteza fisurada (Steinmann, 2001), así como una copa más cerrada en comparación con *M. oliviformis* (obs. Pers.). Por su parte, el género *Lonchocarpus*, contiene especies con madera dura, corteza lisa a rugosa, las especies del género en el sitio de estudio son caducifolias y tienen hojas compuestas (Ochoa-Gaona *et al.*, 2018). Ambas especies, al igual que *B. alicastrum*, mantienen una abundancia muy baja de *T. juncea*, en contraste con *M. oliviformis*, es probable que esos pocos individuos de *T. juncea* logran establecerse en estas especies hospederas al encontrar condiciones favorables de radiación solar y acceso a la humedad relativa nocturna alta, disponible durante la temporada de sequía (Parker, 1995; Fitzjarrald y Moore, 1990), así como acceso a mayor cantidad y tiempo de exposición al rocío (Chávez-Sahagún *et al.*, 2019; Graham y Andrade, 2004) y a la neblina (Martorell y Ezcurra, 2006) de los estratos superiores del dosel, ya que son especies hospederas con una altura promedio considerable ($14.8 \pm$ DE 1.69 m), sin embargo esto deberá corroborarse en estudios posteriores.

Por otro lado, las asociaciones de las epífitas con los hospederos han mostrado relación con la capacidad de retención de agua de la corteza, lo que depende de la arquitectura de los árboles, la rugosidad de la corteza y de la presencia de epífitas no vasculares (Zarate-García *et al.*, 2020; Callaway *et al.*, 2002). Por ejemplo, las epífitas no vasculares influyen en la acumulación de materia orgánica en el dosel, así como en la humedad disponible en la corteza y pueden facilitar el establecimiento de las plántulas de epífitas vasculares en ciertas especies hospederas (Wattana y Pedersen, 2008; Callaway *et al.*, 2001; Tremblay *et al.*, 1998). Sin embargo, no todas las especies epífitas responden de igual manera a estos factores ambientales durante su germinación y establecimiento. Investigaciones con la especie *T. juncea*, sugieren que la capacidad de germinación de sus semillas depende más de la interacción entre el tipo de hábitat y el sustrato, ya que, si bien su tasa de germinación no varió entre distintos tipos de sustrato, sí resultó mayor en hábitats perturbados, como plantaciones de café y germinó en menor grado en bosques cerrados

(Hietz *et al.*, 2012). Con base en estos aspectos, la cobertura de epífitas no vasculares en el hospedero *M. oliviformis*, podría no ser determinante en la asociación con *T. juncea*, aunque esto se encuentra fuera del ámbito de la presente investigación, por lo que son necesarios estudios de germinación de *T. juncea* en el sitio de estudio en la reserva, así como en invernadero, ya que los estudios con esta especie se han realizado en regiones con características ambientales distintas a las de la reserva.

La primera hipótesis, relacionada con la asociación de *Tillandsia juncea* con el hospedero *Melicoccus oliviformis*, se abordó por medio del estudio de características de los hospederos, como el diámetro a la altura del pecho, la altura total, la cercanía de los hospederos al borde y la especie. Los resultados del modelo mostraron que las variables de los hospederos que se relacionaron con la abundancia de *T. juncea* fueron: el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura y la especie. Con base en nuestras observaciones iniciales, así como por los hábitos de distribución de *T. juncea* y de las especies nebulofitas en otras regiones (Acuña-Tarrazona *et al.*, 2015; Hietz *et al.*, 2012; Martorell y Ezcurra, 2006), se asumió que la cercanía al borde de claros y caminos de los hospederos de *M. oliviformis* sería mayor que la de otros hospederos y que esta proximidad al borde tendría relación positiva con la abundancia de *T. juncea*. Se ha estudiado que el efecto borde, puede incluso beneficiar a ciertas especies (Murcia, 1995), por lo que se pensó que podría favorecer la abundancia de la especie *T. juncea*, considerada pionera en otras regiones. No obstante, la distancia al borde de los árboles y hospederos muestreados no se relacionó con la abundancia de *T. juncea*, de acuerdo con los cálculos del modelo. Este resultado puede deberse a que el sitio de estudio se localiza dentro de un área natural protegida de 723 185 hectáreas (INECC, 2018, CONAMP, 2018), la cual mantiene el 96.3 % de su superficie en buen estado de conservación (García *et al.*, 2001). En el sitio de estudio, localizado en la zona núcleo de la reserva, las únicas interrupciones al continuo de vegetación son caminos de unos 5 metros de ancho, claros naturales por caídas ocasionales de árboles, así como lagunas estacionales y antiguas explanadas con monumentos de la cultura maya, donde el efecto borde podría ser amortiguado por la gran cobertura arbórea que existe en ese sitio. Por este motivo, sería necesario realizar estudios sobre los efectos del borde en las condiciones bióticas y abióticas de las zonas conservadas y compararse con las zonas que tienen un grado de perturbación mayor dentro de la

reserva, como las tierras ejidales, donde se ha removido grandes extensiones de vegetación con fines agrícolas y ganaderos, que, además, coincide con que son zonas con una notable menor abundancia y diversidad de bromeliáceas epífitas (Moorhead *et al.*, 2009). Si bien el efecto borde podría beneficiar a la especie *T. juncea*, su abundancia podría ser incluso mayor en las pocas zonas fragmentadas de la reserva, así como en el borde de los fragmentos. No obstante, no existen hasta el momento estudios que documenten la influencia del efecto borde en las condiciones microambientales y las interacciones biológicas de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, ni la distribución a mayor escala de la especie *T. juncea*.

El efecto significativo del diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura del hospedero de *Tillandsia juncea*, pueden explicar en parte la abundancia de esta especie, ya que estas características están relacionadas con la edad de los árboles y la disponibilidad de sustrato para las epífitas (Zotz y Volrath, 2003). Se ha estudiado, que árboles más grandes y con mayor tiempo de exposición a la lluvia de semillas presentan mayor probabilidad de colonización y diversidad de epífitas (Zotz, 2016). Sin embargo, se debe tener cuidado al comparar el diámetro de los troncos entre las especies hospederas, ya que cada especie presenta tasas de crecimiento distintas, presión de competencia por la luz y estrategias adaptativas distintas, por lo que ciertas especies pueden ser de avanzada edad y tener diámetros pequeños del tronco en comparación con una especie de cuya estrategia implique un rápido crecimiento y troncos anchos. Adicionalmente, las características de la corteza y el microambiente se modifican con la edad de los hospederos y esto influye en la diversidad y densidad de bromeliáceas epífitas en un momento dado (Wagner *et al.*, 2015).

La naturaleza de la copa influye en la dispersión de los propágulos, ya que, se ha encontrado que las copas más abiertas, como podría ser el caso de *Melicoccus oliviformis*, permitiría una mejor dispersión de las semillas de *Tillandsia juncea*, así como mayor reclutamiento de semillas (Nathan *et al.*, 2005). Los autores citados encontraron que, en las copas abiertas, hay mayor velocidad del viento y presencia de turbulencias, así mismo, hospederos con menores índices de área foliar (IAF) y de mayor altura, donde se producen los propágulos, son también determinantes en la dispersión (ya que estas se dispersan desde dichas alturas) y reclutamiento de las semillas. Este contexto podría tener relación con la asociación de *T. juncea* con el hospedero *M. oliviformis*, ya que en lugares con la

vegetación tan cerrada como en la Reserva de la Biósfera de Calakmul (Cach-Pérez, 2013), características de *M. oliviformis* como: la altura de sus individuos, diámetros mayores de los troncos, formas abiertas de la copa, así como la alta importancia ecológica de esta especie en el sitio, podrían diferenciarlo de los demás hospederos y ser características relevantes que influyen en la asociación de *T. juncea* con el hospedero *M. oliviformis*.

Argumentos de otros estudios (Wagner *et al.*, 2015; Callaway *et al.*, 2002) para explicar los procesos subyacentes que influyen en la asociación entre epífitas y hospederos, con los cuales nuestros resultados guardan relación y pueden ayudar a entender la asociación *Tillandsia juncea-Melicoccus oliviformis*, son: 1) la altura de los hospederos, que favorece la dispersión e intercepción de sus semillas y donde pueden encontrar las condiciones de luz necesarias para un buen desempeño fotosintético de los individuos epífitos, así como mayor humedad relativa nocturna en los estratos superiores del dosel durante la temporada de sequía (Parker, 1995; Fitzjarrald y Moore, 1990). 2) La arquitectura de las especies de árboles, como las copas abiertas y la mayor superficie de sustrato disponible, dada por la abundancia de las especies y diámetro de los troncos de los hospederos, influyen positivamente en la velocidad y complejidad de las corrientes de viento en la copa, las cuales llevan la neblina hacia las hojas de la nebulofita *T. juncea*. 3) el tipo de corteza y dureza de la madera de los hospederos, como lo reportado para la especie *M. oliviformis* (Pennington y Sarukhán, 2005), permitirían la persistencia de las poblaciones de *T. juncea* y de otras epífitas, al encontrarse menos propensas a rupturas de ramas por el viento o animales.

Estos son algunos rasgos de los hospederos que pueden favorecer la viabilidad de una especie hospedera, moldear la distribución vertical de las epífitas y su abundancia (Wagner *et al.*, 2015; Callaway *et al.*, 2002), particularmente para las poblaciones de *T. juncea* en la reserva.

4.1.2 DESEMPEÑO FISIOLÓGICO Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE *TILLANDSIA JUNCEA* EN EL HOSPEDERO *MELICOCOCUS OLIVIFORMIS*, EN RELACIÓN CON EL MICROAMBIENTE DEL DOSEL

El efecto de la estacionalidad tuvo efectos significativos en el DPV y en el FFF; las mediciones en la estación de referencia (sin influencia del dosel) mostraron que en la temporada lluviosa el DPV promedio fue de 0.53 kPa, mientras que en la temporada de sequía, al incrementarse la temperatura y disminuir la humedad relativa promedio del aire derivaron en un aumento en el DPV a 1.21 kPa. Respecto al FFF en la temporada lluviosa se registró un valor promedio de 25.08 mol m² d⁻¹, en contraste con la temporada de sequía 34.8 mol m² d⁻¹, debido a que en la temporada lluviosa la oblicuidad de los rayos solares aumenta en el hemisferio norte y los días se acortan, mientras que en la temporada de sequía ocurre lo contrario, adicionalmente el efecto de la nubosidad, particularmente en la temporada lluviosa, influye en la cantidad de luz que llega a la corteza terrestre (Andrades y Muñoz, 2012). La variación intraanual en ambos parámetros microambientales, se ha confirmado en otras regiones de la Península de Yucatán (Rosa-Manzano *et al.*, 2014; Cach-Pérez *et al.*, 2013; González-Salvatierra *et al.* 2013).

Esta variabilidad ambiental se reflejó en el estado hídrico de los individuos de *Tillandsia juncea*, ya que el promedio del CRA de los tejidos disminuyó significativamente entre temporadas, de 81.6% en la temporada lluviosa, a 66.17% en la temporada de sequía. Asimismo, la eficiencia fotosintética de los individuos de *T. juncea*, se vio afectada por la estacionalidad, ya que, la ETR_{max}, en la temporada lluviosa osciló en el orden de 13.85 μmol m⁻² s⁻¹, en tanto que, en la temporada de sequía promedia 26.57 μmol m⁻² s⁻¹. Similarmente, el punto de saturación de la luz, medido en ETR, en ambas temporadas, se localizó a los 985 μmol m² s⁻¹, punto en el cual, a mayor intensidad de luz, empieza a decaer la eficiencia para transportar electrones, necesarios para alimentar las reacciones dependientes de la luz en la fotosíntesis, no obstante, hubo una disminución en el promedio de la ETR, de 20.99 μmol m⁻² s⁻¹ en la temporada lluviosa, a 9 μmol m⁻² s⁻¹ en la temporada de sequía. Se ha documentado que en condiciones de laboratorio hay una fuerte relación entre este parámetro y la eficiencia de fijación de carbono, por lo que estos resultados sugieren que las plantas en la temporada lluviosa fotosintetizan con mayor eficiencia, no obstante, los cambios en la ETR también pueden deberse a cambios en la tasa de fotorespiración, producidos por condiciones de estrés (Fryer *et al.*, 1998), por lo que estos resultados sugieren que los individuos de *T. juncea* de los estratos medio y superior, donde

se distribuyen, en promedio, el 86% del total de individuos muestreados, se encuentran adaptados para aprovechar al máximo la luz disponible en el dosel de *M. oliviformis*.

Finalmente, los valores promedio de el Fv/Fm, un indicador sensitivo del desempeño fotosintético, reflejaron el estrés ambiental inherente a cada temporada, se encontró que en la temporada lluviosa las plantas de *T. juncea* presentan valores promedio de 0.77, cercanos al óptimo de 0.83 (Maxwell y Johnson, 2000), en contraste con 0.57 en la temporada de sequía, lo que indica que las plantas de esta temporada experimentan fotoinhibición (disminución de los procesos fotosintéticos, como mecanismos de protección para los centros de reacción del PSII (Osmond, 1994)).

Se registraron diferencias interesantes en el microambiente entre los estratos del dosel de *Melicoccus oliviformis*, dentro de cada estación; se encontró que el FFF difiere entre los estratos, mientras que, no se encontraron diferencias significativas en el DPV del aire, entre los estratos. En el estrato superior, en la temporada lluviosa, se recibe en promedio 43.4% del FFF total disponible por encima del dosel, mientras que en el estrato medio se recibe 36.9% del FFF disponible, por otro lado en el estrato superior, en la temporada de sequía, se recibe en promedio 48.6 % de FFF, mientras que en el estrato medio se recibe 27.4% del FFF disponible en esta temporada. Los resultados de los análisis estadísticos sugieren, que en la temporada de sequía, el estrato superior recibe significativamente mayor FFF que los demás estratos, mientras que, en la temporada lluviosa tanto el estrato superior como el medio reciben FFF similar, si bien mayor que en los estratos inferior y del tronco. La influencia del dosel de *M. oliviformis* en la disponibilidad de FFF para los individuos de *T. juncea* del estrato medio y superior es notoria, ya que más de la mitad del FFF total se intercepta en el estrato superior por la capa exterior del dosel, la cual, se compone de hojas, ramas delgadas y algunos individuos epífitos que se desarrollan esa región, mientras que en el estrato medio la interceptación del FFF se lleva a cabo por la capa exterior del dosel, por el estrato superior, que contiene ramas de mayor grosor, hojas, así como individuos epífitos que crecen en este estrato.

La estratificación vertical de los individuos de *T. juncea* podría guardar relación con la disponibilidad de FFF en los estratos del dosel de *M. oliviformis*. Ya que, en promedio el 86% de todos los individuos de *T. juncea* contabilizados se distribuyen en el estrato medio

y superior, por lo cual se rechaza la segunda hipótesis. De hecho, dadas las características de la nebulofita *T. juncea*, así como su capacidad para germinar y colonizar sitios perturbados, luminosos y expuestos (Acuña-Tarrazona *et al.*, 2015; Hietz *et al.*, 2012), se esperaba que la mayoría de los individuos, en el sitio de estudio en la reserva, se distribuyeran en el estrato superior, sin embargo, cabe resaltar que en la presente investigación se siguió el modelo de zonificación del dosel de Johansson (1974), el cual, se basa principalmente en la arquitectura del hospedero, más que en la altura, por lo que los estratos medio y superior del hospedero *M. oliviformis*, con base en el modelo de Johansson, podrían en realidad representar una sola región en el dosel que satisface los requerimientos microambientales de la epífita nebulofita *T. juncea*, principalmente de FFF. Los hospederos de la especie *M. oliviformis*, en el sitio de estudio, presentan tallas considerables que van de los 13.1 hasta los 18 metros, aunque alcanzan tallas de 20 metros (Ochoa-Gaona *et al.*, 2018), presentan una forma abierta de su copa (Figura 17), e incluso algunos especímenes son emergentes, como se discutió en la sección anterior. La altura y apertura de la copa favorecerían el acceso a los recursos hídricos y lumínicos para las epífitas que se desarrollen en esta región del dosel de esta especie de hospedero, independientemente del número de estrato de Johansson.



Figura 17. Forma abierta de la copa en el hospedero *Melicoccus oliviformis*, característica de esta especie en el sitio de estudio, en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche.

Se encontró que hay una tendencia no significativa en la temporada de sequía, en donde el estrato superior presentó el valor promedio mínimo de DPV durante las horas de la madrugada, acorde con las investigaciones realizadas por Parker (1995) y Fitzjarrald y Moore (1990), donde se discuten las causas de por qué en la región superior del dosel, de grandes continuos de vegetación, en noches de la temporada de sequía, hay una mayor disminución de la temperatura respecto al interior del dosel, favoreciendo la formación de rocío, asimismo, en esa región se incrementa la velocidad y complejidad del viento, sin embargo, se necesitarían realizar mediciones microambientales en un mayor número de hospederos de *M. oliviformis* y en otras especies arbóreas, con un mayor número de

sensores, así como extender el tiempo de medición y el número de temporadas para refutar por completo la hipótesis de que la estratificación vertical y el desempeño fisiológico, en la región más alta del dosel, de los individuos de *T. juncea*, responde a la disponibilidad de rocío y neblina durante la temporada de sequía. Adicionalmente es importante mencionar que en el estrato superior de Johansson, donde puede haber mayor humedad, la mayoría de las especies de hospederos no cuentan con ramas gruesas o firmes, por lo que una especie con la copa abierta y elevada como *M. oliviformis* podría ser, para la epífita nebulofita *T. juncea*, radicalmente un mejor lugar para habitar.

La distribución de *Tillandsia juncea* en la región superior del dosel, del hospedero *M. oliviformis*, por lo tanto, beneficiaría a las poblaciones al tener mayor acceso al agua, durante las horas nocturnas y pre-alba, al favorecer la intercepción de rocío y neblina, así como el intercambio gaseoso para la especie con CAM *T. juncea*, por las temperaturas menores de esta región (Parker, 1995, Fitzjarrald y Moore, 1990). Por ejemplo, se encontró que durante la temporada de sequía, los individuos del estrato superior, presentaron en promedio, valores mayores en el Fv/Fm, con valores por encima de 0.7, a pesar de recibir más luz, respecto a plantas fisiológicamente con mayor estrés del estrato medio, que registraron valores menores a 0.5. Esto apoya la idea de que durante la temporada sequía, las plantas del estrato superior podrían estar sujetas a mayor disponibilidad de agua o humedad, lo cual se reflejó en los valores de Fv/Fm de los individuos estudiados. Ya que estudios con plantas han demostrado, que el estrés hídrico induce el cierre estomático, o disminuye el tiempo de apertura de los estomas, lo cual limita la disponibilidad de carbono en los sitios de carboxilación en los cloroplastos, lo que resulta en una sobreexcitación del PSII y en fotoinhibición (Pastenes *et al.*, 2005; Flexas y Medrano, 2002). Por lo tanto, el estrés hídrico pudo haber reducido la capacidad de recuperación de la eficiencia fotosintética de *T. juncea*, que se aprecia en los valores de Fv/Fm de los individuos del estrato medio durante la temporada de sequía, no obstante, los datos del CRA y del DPV sugieren que el estado hídrico de los individuos del estrato medio y superior son similares, al igual que la disponibilidad de humedad y de temperatura.

Contrario a la tercera hipótesis, no se encontraron diferencias significativas en el parámetro fisiológico CRA entre individuos de *Tillandsia juncea* del estrato medio y superior de *Melicoccus oliviformis*, durante la temporada de sequía. Sin embargo, se encontró una

tendencia no significativa en que los individuos del estrato superior, durante ambas temporadas de medición, presentaron mayor contenido de agua en sus tejidos, aunque las diferencias fueron mínimas. Las diferencias notables se presentaron entre temporadas, ya que la especie de estudio *T. juncea*, durante la temporada de sequía, presentó en promedio una pérdida de agua del 15.5%, respecto a la temporada lluviosa. Este resultado guarda similitud con lo reportado en el estudio de Cach-Pérez y colaboradores en (2018), donde se encontró que la temporada de sequía afectó negativamente el contenido relativo de agua de las 7 especies del género *Tillandsia* que estudiaron, en distintas selvas de la península de Yucatán, con pérdidas que van desde el 10 al 38% del agua total en los tejidos. Adicionalmente, hay estudios que demuestran, que las bromeliáceas epífitas atmosféricas del género *Tillandsia* tienen una gran capacidad para perder grandes cantidades de agua en sus tejidos y mantenerse fotosintéticamente viables, como *Tillandsia eisteterii*, especie que, al sur de Jalisco, crece en los estratos superiores del dosel y durante la temporada de sequía, luego de perder más del 55% del agua en sus tejidos, puede mantener actividad fotosintética (ΔH^+ 115 $\mu\text{mol g}^{-1}$), incluso mayor que en la temporada lluviosa en septiembre (ΔH^+ 70 $\mu\text{mol g}^{-1}$) con mayor contenido relativo de agua en sus tejidos. Gracias a que en la temporada de sequía, frecuentemente, por las noches y al amanecer, se presenta condensación en forma de rocío y neblina, por la cercanía al océano del sitio de estudio. Discuten que la distribución de esta especie en la región alta del dosel, puede favorecer la interceptación de rocío y neblina (Reyes-García *et al.*, 2011). Los mismos autores encontraron al realizar experimentos en invernadero, que el contenido relativo de agua de *T. eisteterii* no se incrementó en individuos estresados hídricamente, al someterles a un tratamiento de neblina (aplicaciones cada 15 minutos, durante 4 horas al día, duración del tratamiento: 2 meses), pero sí aumentó la capacidad de acumulación nocturna de ácidos (ΔH^+) y el rendimiento cuántico del fotosistema II (F_v/F_m) de los individuos estudiados. Discuten y explican que la neblina si bien no incrementa el agua en los tejidos de plantas estresadas hídricamente, sí ayuda a amortiguar o disminuir la pérdida de agua en sus tejidos y para aumentar la fotosíntesis, aún en periodos prolongados sin lluvia. En general las bromeliáceas epífitas atmosféricas tienen la capacidad para sobrevivir con bajas cantidades de agua en sus tejidos, como el caso de la especie *Tillandsia ionantha*, que han documentado que puede tolerar y recuperarse a una pérdida de hasta el 80% del agua en sus tejidos (Benzing y Dahle, 1971). Cabe resaltar, que hay una gran variabilidad en las

condiciones climáticas y microclimáticas entre regiones, por lo que es complicado comparar respuestas ecofisiológicas entre especies de estudio de sitios diferentes.

Finalmente, respecto a la tercera hipótesis que se planteó, únicamente en el parámetro fotosintético F_v/F_m encontramos diferencias significativas entre individuos de *T. juncea* de los estratos medio y superior, en la temporada de sequía, lo cual se atribuyó a la disponibilidad de humedad en forma de rocío y neblina, no obstante, los datos microambientales del DPV sugieren que no existen diferencias significativas entre los estratos en esta temporada.

Se requieren numerosas investigaciones multidisciplinarias en el dosel en la Reserva de la Biósfera de Calakmul y con las especies que lo conforman, que puedan ayudar a comprender mejor la complejidad de los fenómenos atmosféricos que interactúan con el dosel, ya que estos, determinan las condiciones microambientales entre los distintos estratos verticales y por lo tanto influyen en el desempeño fisiológico de las especies vegetales pertenecientes a este hábitat (Ruzana y Ainuddin, 2011; Benzing, 1998).

CAPITULO V

5.1 CONCLUSIONES

- Se encontró una asociación positiva entre la abundancia de *Tillandsia juncea* y la especie hospedera *Melicoccus oliviformis*, árbol con alto valor de importancia ecológica en el sitio de estudio. De un total de 227 individuos de *T. juncea* el 90% se distribuyen sobre el hospedero *M. oliviformis*. Se encontró una relación entre la abundancia de *Tillandsia juncea* y características cuantitativas de las especies hospederas, como el diámetro del tronco y la altura de los individuos. Adicionalmente, se encontró un efecto significativo de las especies *M. oliviformis*, *Drypetes lateriflora* y *Lonchocarpus sp.*, las cuales se relacionaron con la abundancia de *T. juncea*. Contrario con la primera hipótesis, no hubo influencia de la distancia al borde de los hospederos en la abundancia de *T. juncea*.
- El 54.7 % de todos los individuos muestreados de *Tillandsia juncea* se ubican en el estrato superior del dosel de *Melicoccus oliviformis* y el 31.28 % en el estrato medio, ambos estratos mantienen significativamente mayor abundancia de *T. juncea* respecto a estratos inferiores, empero, no hubo diferencias significativas en la abundancia entre ambos.
- En la temporada de sequía, la cantidad de luz, medida como flujo diario de fotones para la fotosíntesis, fue significativamente mayor en el estrato superior del hospedero *Melicoccus oliviformis* respecto a los estratos inferiores, mientras que en la temporada lluviosa tanto el estrato medio como el superior reciben luz similar, aunque mayor que en los estratos inferior y del tronco.
- Durante la temporada lluviosa y de sequía, la capa exterior dosel de *Melicoccus oliviformis* intercepta más del 50 % del FFF disponible para los individuos de *T. juncea* del estrato medio y superior.

- Hubo diferencia significativa en el déficit de presión de vapor (DPV) entre temporadas, mientras que no se encontraron diferencias entre los estratos del dosel de *Melicoccus oliviformis*.
- Se encontró un efecto significativo en la interacción entre temporada y estrato para el parámetro eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm), durante la temporada de sequía, individuos del estrato superior presentaron valores mayores en este parámetro, en contraste con los del estrato medio. Parcialmente acorde con la tercera hipótesis. Lo cual sugiere, que las plantas del estrato medio pueden experimentar mayor estrés ambiental durante la temporada de sequía, donde potencialmente pueden interceptar menor cantidad y duración tanto de rocío como de neblina, en contraste con individuos del estrato superior.
- Hubieron diferencias significativas en el contenido relativo de agua (CRA) de individuos de *Tillandsia juncea* entre temporadas, mientras que no se encontraron diferencias entre individuos de los estratos medio y superior. Esto denota la capacidad de la especie *T. juncea* para sobrellevar la temporada de sequía con bajos contenidos de agua en sus tejidos y para recuperarse posteriormente, así como la similitud en la disponibilidad de lluvia entre los estratos medio y superior que se puede apreciar en los valores de CRA en la temporada lluviosa.

5.2 PERSPECTIVAS

- En la presente investigación se presentan evidencias que sugieren que la especie *Tillandsia juncea* se encuentra asociada con el hospedero *Melicoccus oliviformis*, además de presentar una distribución concentrada en la región superior del dosel de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, no obstante, dada la gran extensión de la misma, es necesario estudiar a fondo estos hallazgos, al incrementar el tamaño de la muestra y el tiempo de medición, así como un mayor número de características de otras especies hospederas, para desentrañar los procesos subyacentes que guían, tanto la asociación *T. juncea-M.oliviformis*, como la estratificación vertical observada en el dosel.
- Adicionalmente, se requieren estudios con un mayor número de sensores micrometeorológicos en el dosel de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, en distintas especies hospederas, que puedan ayudar a comprender mejor la complejidad de los fenómenos atmosféricos que interactúan con el dosel, ya que, junto con las características de las especies que lo conforman, determinan las condiciones microambientales entre los distintos estratos verticales y por lo tanto influyen en el desempeño fisiológico de las especies epífitas pertenecientes a este hábitat tan poco investigado, en contraste con el sotobosque, dada su inaccesibilidad (Ruzana y Ainuddin, 2011; Benzing, 1998).
- Una manera para favorecer la realización de diversos estudios de este tipo, sería mediante la instalación de torres con sensores del sistema eddy covarianza sobre el dosel de la reserva, para poder cuantificar flujos de energía desde el interior del dosel hasta la capa límite del mismo, proyectos de esta clase son requeridos en la reserva debido a su alta importancia para la biodiversidad y por los servicios ecosistémicos que genera.

5.2 BIBLIOGRAFÍA

Acuña-Tarazona, M., Toledo-Aceves, T., Flores-Palacios, A., Sosa, V. J. y Martínez, M. L. (2015) Post-stripping recolonization of vascular epiphytes in cloud-forest fragments in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 31: 499-508.

Andrade, J. L. y Nobel, P. (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica*, 29(3), 261-270.

Andrade, J. L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: An important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 479–488.

Aoki, M. Yabuki, K. y Koyama, H. (1978) Micrometeorology of Pasoh forest. *Malay. Nat. J.* 30, 149-159.

Benzing, D. H. y Dahle, C. E. (1971) The vegetative morphology, habitat preference and water balance mechanisms of the bromeliad *Tillandsia ionantha*, Planch, *Am. Midl. Nat.* 85:11-21.

Benzing, D. H., (1973) The monocotyledons: Their evolution and comparative biology I. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Quart. Rev. Biol.* 48: 277-290.

Benzing, D. H., (1990) Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.

Benzing, D. H. (1998) Vulnerabilities of tropical forest to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change*, 39(3) 519-540.

Benzing, D. H. (2000) Bromeliaceae: Profile of an adaptive Radiation. Cambridge.

Benavides, A. M., Vasco, G. A., Duque, A. J. and Duivenvoorden, J. F. (2011) Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forest of Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 27: 223-237.

Bennett, B. C. (1987) Spatial distribution of *Catopsis* and *Guzmania* (Bromeliaceae) in southern Florida. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114: 265–271.

Bowker, G. E. y Crenshaw, H. C. (2007) Electrostatic forces in wind pollination- Part 1. Measurement of the electrostatic charge on pollen. *Atmospheric Environment* 41(8). 1587-1595.

Brandt, F. B., Martinson, G. O. y Conrad, R. (2017) Bromeliad tanks are unique habitats for microbial communities involved in methane turnover. *Plant Soil*. 410: 167-179.

Bruijnzeel, L. S., Eugster, W. y Burkard R (2005) Fog as a hydrological input. *Encyclopedia of Hydrological Sciences*.

Cach-Pérez M.J. (2008). Influencia ambiental sobre la fisiología y anatomía foliar de *Tillandsia heterophylla*, bromelia endémica de México. Tesis de Maestría en Ciencias. División de Posgrado, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa. 80 Pp.

Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L., Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Orellana, R. y Reyes-García, C. (2013) Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, México. *Tropical Conservation Science*. Vol. 6 (1): 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 (2): 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.

Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G.W., Moore, D. J. M. y Pennings, S. C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132:221–230.

Camargo, J. L. C. y Kapos, V. (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology*. 11: 205-221.

Cardelús, C. L. (2007) Vascular epiphyte communities in the inner-crown of *Hyeronima alchorneoides* and *Lecythis ampla* at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica* 39:171–176.

Cascante-Marin, A., Wolf, J. H. D., Oostermeijer, G. B. y Den-Nijs, J. C. M. (2008) Establishment of epiphytic bromeliads in successional Tropical Premontane Forests in Costa Rica. *Biotropica* 40(4): 441-448.

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*. Volumen 12: 1-11.

Chilpa-Galván, N. C. (2013) Distribución y ecofisiología de bromeliáceas epífitas en dos selvas de la Península de Yucatán, México. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Centro de Investigación Científica de Yucatán. 107 Pp.

Chilpa-Galván, N. C., 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 Ecol.* 214: 1037-1048.

CONANP (2018) Reserva de la Biósfera Calakmul. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Consulta el 18 de mayo de 2018 <http://calakmul.conanp.gob.mx/>.

Condit, R., Watts, K., Bohlman, S.A., Pérez, R., Foster, R. B. y Hubbell, S.P. (2000) Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. *Journal of Vegetation Science* 11:649–658.

Comisión Nacional del Agua. (1997). Resumen Anual de Datos Climatológicos. Gerencia Estatal Campeche, Campeche.

Cortéz-Anzúres, B. O., Corona-López, A. M., Damon, A. A., Mata-Rosas, M. y Flores-Palacios, A. (2020) Phorophyte type determines epiphyte epiphyte-phorophyte network structure in a Mexican oak forest. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants.* 272: 1-9.

Cottam, G. y Curtis, J. T. (1956) The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37, 451- 460.

Crayn, D. M., Winter, K. y Smith, J. A. (2004) Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. PNAS. Vol 101 (10). Pp 3703-3708.

Diaz Gallegos, J.R., O. Castillo Acosta y G. García Gil. (2002) Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biósfera Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia* 18(35): 11-28.

De La Rosa-Manzano, E., Andrade, J. L., Zotz, G. Y Reyes-García, C. (2014) Epiphytic orchids in tropical dry forests of Yucatan, Mexico, species occurrence, abundance and correlations with host tree characteristics and environmental conditions. *Flora* 209. 100-109.

Delgado, J. D., Arroyo, N. L., Arévalo, J. R. y Fernández-Palacios, J. M. (2007) Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands) *Landscape and Urban Planning*. 81: 328-340.

Demmig-Adams, B. (1990) Carotenoids and photoprotection in plants. A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1020, 1–24.

Doley, D. (1981) Tropical and subtropical forests and woodlands. En: "Water deficits plants and plant grow" Pp. 209- 307.

Einzmann, H. J.R., Beyschlag, J., Hofhansl, F., Wanek, W. y Zotz, G. (2015) Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB PLANTS* 7.

Elias, P., Kratochvílová, I., Janous, D., Marek, M. y Masarviková E. (1989) Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. *Stand Microclimate.Trees*. 4. 227-253.

Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, A. R. (2018) La familia bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96(3): 533-554.

Estades, C. F. (1997) Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in The Andes of Central Chile. *The Condor* 99: 719-727.

Fitzjarrald, D. R. y Moore, K. E. (1990) Mechanisms of nocturnal exchange between the rainforest and the atmosphere. *J. Geophys. Res* 95. 16839-16859.

Fitzjarrald, D. R., Moore, K. E., Cabral, O. M., Scolar, J., Manzi, A. O. y de Abreu Sa, L. D. (1990) Daytime turbulent exchange between the rain forest and atmosphere. *J. Geophys. Res* 95. 16825-16838.

Flexas, J. y Medrano, H. (2002) Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89(2): 183-189.

Flores-Palacios, A. y García-Franco, J. G. (2004) Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphytes communities. *Plant Ecology* 173. 259-269.

Freinberg, M. (1996) Spatial distribution of vascular epiphytes in three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* 28, (3): 345-355.

Ford, E. D. y Newbould, P. J. (1971) The leaf canopy of a coppiced deciduous woodland. I. Development and Structure. *J. Ecol.* 59, 843-862.

Galindo-Leal, C. (1999) La gran región de Calakmul: Prioridades biológicas de conservación y propuesta de modificación de la Reserva de la Biósfera. Reporte Final a World Wildlife Fund. México, México D.F. 40 Pp.

García, G. y I. March. (1990). Elaboración de la cartografía temática base y geográfica de datos para la zona de Calakmul, Campeche. Informe final. Ecósfera, San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

García, G., I. March y M. A. Castillo. (2001) Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biósfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 46: 45-57.

García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V. y Serrano, H. (2003) Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlan Valley, Puebla, Mexico. *Pl. Ecol.* 166: 207–215.

García-Marín, P. y Zizumbo-Villareal, D. (2004) Domestication of plants in Maya Lowlands. *Economic Botany* 58 (supplement).

Gates, D. M. (1980) *Biophysical Plant Ecology*. Springer-Verlag. New York.

Gentry, A. W. y Dodson, C. H. (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 74: 2015-233.

Genty, B., Briantais, J. M. y Baker, N. R. (1989). The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, 87–92.

Gholz, H. L., Cropper, W. P., McKelvey K., Ewel, K. C., Teskey, R. O. y Curran, P. J. (1991) Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus ellioti* stands in northern Florida. *Ecol. Monogr.* 61, 33-51.

González-Moreno, S., Perales-Vela, H. y Salcedo-Álvarez, M. O. (2008). La fluorescencia de la clorofila *a* como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica (UNAM)*, 27(4), 119-129.

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 L., González-Vilar M. (2001) Determination of Relative Water Content. In: Reigosa Roger M.J. (eds) *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-48057-3_14.

González, A. L., Fariña, J. M., Pinto, R. y Perez, C. (2011) Bromeliad growth and stoichiometry: Responses to atmospheric nutrient supply in fog-dependent ecosystems of the hyper-arid Atacama Desert, Chile. *Oecología* 167(3): 835-45.

Gouda, E. J., Butcher, D y Gouda, C. S. (2019) *Encyclopaedia of Bromeliads*. Version 3, Botanic Gardens, Utrecht: <http://florapix.nl/brom-/> .

Graham, E. 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. Á y Sánchez-González, A. (2003) Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 9(2): 101-111.

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 y Cervantes, J. M. (2016) Efecto de la humedad relativa sobre el peso nocturno de *Tillandsia recurvata*. *Cac. Suc. Mex* 61(1): 4-11.

Hernández-Rosas, H. I. (1999) Diversidad de grupos funcionales de plantas del dosel de un bosque húmedo tropical del alto Orinocco, Amazonas State, Venezuela. *EcoTropicos* 12(1): 33-48.

Hietz, P. y Hietz-Seifert, U. (1995) Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6:487–498.

Hietz, P. (1999) Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. *Pure Appl. Chem* 70, 2114.

Hietz, P. y Briones, O. (2001) Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Plant Biology* 3:279-287.

Hietz, P., Ausserer, J. y Schlindler, G. (2002) Growth maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 18: 177-191.

Hietz, P., Buchberger, G. & Winkler, M. (2006). Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* 12:103–112.

Hietz, P., Winkler, M., Scheffknecht, S. y Hülber, K. (2012) Germination of epiphytic bromeliads in rain forests coffee plantations: Microclimate and Substrate effects. *Biotropica* 44(2). 197-204.

Hofmeister, J., Hosek, J., Bravec, M., Stralkova, R., Mylova, P., Bouda, M., Pettit, J. L., Rydval, M. y Svoboda, M. (2019) Microclimate edge effect in small fragments of temperate forests in the context of climate change. *Forest Ecology and Management*. 448: 48-56.

Hollinger, D. Y., Kelliher, F. M., Byers, J. N., Hunt, J. E., McSeveny, T. M. y Weir, P. L. (1994) Carbon Dioxide Exchange between and undisturbed old-growth temperate forest and the atmosphere. *Ecology* 75, 134-150.

Ibisch, P. L., Rauer, G. y Rudolph D. (1995) The pantropical epiphyte *Ophioglossum palmatum* (Ophioglossaceae: Pteridophyta), a new record for Bolivia. *Fern Gazette* 15:75–76.

INECC. (2018). Reserva de la Biósfera Calakmul. Instituto Nacional de Ecología, y Cambio Climático. Consultado el 18 de mayo de 2018 <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones2/libros/2/calakmul.html>.

Johansson, D. (1974) Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*. 59:1-136.

Jones, H. G. (1992) Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology, 2nd edn. *Cambridge University Press*, Cambridge.

Kapos, V. (1989) *J. Trop. Ecol.* 5. 173-185.

Kelliher, F. M., Whitehead, D., McAneney, K. J. y Judd, M. J. (1990) Partitioning evapotranspiration into tree and understory components in two young *Pinus radiata* stands. *Agric. For. Meteorol.* 50, 211-227.

Kinerson, R. S., Higgenbotham, K. O. y Chapman, R. C. (1974) The dynamics of foliar distribution within a forest canopy. *J. Ecol.* 11, 347-353.

Kraft, N. J. B., Valencia R. y Ackerly, D. D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science.* 322: 580–582.

Krömer, T., Kessler, M. Y Gradstein, S. R. (2007) Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189(2), 261-278.

Lambers, H., Chapin, I. y Pons, T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer, Nueva York, EUA. 604 Pp.

Laube, S. y Zotz, G. (2003) Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Funct Ecol.* 17: 598-604.

Laurance, W. F. y Yensen, E. (1991) *Biol. Conserv.* 55. 77-92.

Lemon, E., Allen, L. H. y Müller, L. (1970) Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part II. *BioScience* 20, 1054-1059.

Longman, K. A. y Jenik, J. (1974) Tropical forest and its environment. *Tropical ecology series*. Longman, López-Ferrari, A. R. y Espejo-Serna, A. (2018) La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences.* 96(3) Pp: 533-554.

Lowman, M. D. y Wittman, P. K. (1996) Methods, hypothesis and future directions *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 55-81.

Lüttge, U. (1989) *Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlín.

Malumphy, C. (2012) Arthropods intercepted on air plants (*Tillandsia spp.*) Imported from Guatemala into England and Wales. *Entomologists gazette*. 63: 54-62.

Martin C.E. (1994). Physiological ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review* 60:1-82.

Martínez, E. y C. Galindo-Leal. (2002) La Vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.

Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A. y Flores-Palacios, A. (2008) Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epifitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 56: 2069-2086.

Martorell, C. y Ezcurra, E. (2006) The narrow leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog harvesting rosette plants, *Oecología*. 151: 561-573.

Matlack, G. R (1994). *J. Ecol* 82, 113-123.

Maxwell, K. y Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *A Journal of Experimental Botany*. 51: 659-668.

McCracken, S. F. y Forstner, M. R. J. (2014) Herpetofaunal community of a high canopy tank bromeliad (*Aechmea zebrina*) in the Yasuní Biosphere Reserve of Amazonian Ecuador, with comments on the use of “arboreal” in the herpetological literature. *Amphibian and Reptile Conservation* 8(1): 65-75.

Medina, E. (1987) Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Revista de Biología Tropical* 35:55-70.

Meyer, M. B. y Lala, G. G. (1990) Climatological aspects of radiation fog occurrence at Albany, New York. *Journal of Climate*, (3), 577-586.

Miranda, F y Hernández, X. E. (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-179.

Mondragón, M., Duran, R., Ramírez, I. y Valverde, T. (2004) Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189-200.

Mondragón, M., Ramírez, M., Flores, M. y García, J. (2011). La familia Bromeliaceae en México. Universidad Autónoma de Chapingo.

Moorehead, L. C., Philpott, S. M. y Bichier, P. (2009) Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conservation biology*. Vol 24 (3). Pp 737-746.

Morales, J. J. (2009) La Península que surgió del mar. Instituto de Cultura de Yucatán. Ed. Biblioteca Básica de Yucatán. 194 Pp.

Murcia, C. (2005) Edge effects in fragmented forests: Implication for Conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 10(2). 58-62.

Nadkarni, N. M., Parker, G. G. y Lowman, M. D. (2011) Forest canopy studies as an emerging field of science. *Annals of Forest Sciences*. 68: 217-224.

Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. V., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S. W. y Levin, S. A. (2005) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418(6896): 409-413.

Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M. y Barthlott, W. (2000) Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in Lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32(3): 385-396.

Nieder, J., Prosperí J. y Michaloud G. (2001) Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153: 51-63.

Nobel, P. S. (1991) Physicochemical and environmental plant physiology. Academic. San Diego.

Ochoa-Gaona, S., Ruíz, G., Álvarez-Montejo, D., Chan-Coba, G. y De Jong, H. J (2018) Árboles de Calakmul. El Colegio de La Frontera Sur. 244 P.

Orellana, R., Espadas, C., Conde, C., y Gay, C. (2009). Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán [Atlas of Climate Change Scenarios in the Yucatan Peninsula] (1st ed.). Mexico: Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.

Osmond, C. B. (1994) What is photoinhibition? Some insights for comparisons of sun and shade plants. In: Baker NR, Bowyer JR, eds. *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Oxford: Bios. Scientific Publishers, 1-24.

Parker, G. G. (1983) Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Adv. Eco.* 57-133.

Parker, G. G., O'Neill, J. P y Higman, D. (1989) Vertical profile and canopy organization in a mixed deciduous forest. *Vegetatio* 89, 1- 12.

Parker, G. G. (1995) Structure and microclimate of Forest Canopies. *Forest Canopies. Academic Press*. Pp.73-106.

Pastenes, C., Pimentel, P. y Lillo, J. (2005) Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *J Exp Bot.* 56(411): 425-33.

Pekár, S. y Brabek, M. (2016) Modern Analysis of Biological Data, Generalized models in r. Masaryk University, Brno, 2016. 255 Pp.

Pennington, T.D. y J. Sarukhán. (2005) Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 3a. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. 523 Pp.

Perry, D. R. (1978) A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*. Vol 10(2), 155-157.

Pittendrigh, C. S. (1948) The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The Bromeliad Flora. *Evolution*. 2: 58-89.

Ralph, C. J. (1985) Habitat association patterns and of forest and steppe birds of Northern Patagonia, Argentina. *The Condor* 87: 471-483.

Ramírez, I., Carnevali, G. Y Chi, F. (2004). Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán. A.C., Mérida. 124 pp.

Reyes-García, C. (2005) Niche differentiation in coexisting CAM bromeliads from the seasonally dry forest of Chamela (Mexico). Ph. D. Thesis, University of Cambridge, Cambridge, UK.

Reyes-García y Griffiths, H. (2008) Ecophysiological studies of perennials of the Bromeliaceae family in a tropical dry forest: strategies of survival. Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel, pp. 121–151.

Reyes-García, C., Mejia-Chang, M y Griffiths, H. (2011) High but not dry: diverse epiphytic bromeliads adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytol* 193: 745-754.

Richards, (1952) The tropical rain forest. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K, (Con correcciones en 1975).

Rogers, G. y Walker, S. (2002) Taxonomic and ecological profiles of rarity in the New Zealand vascular flora. *New Zealand Journal of Botany* 40:73 – 93.

Rosa-Manzano, E., Andrade, J. L., Zotz, G. Y Reyes-García, C. (2014) Epiphytic orchids in tropical dry forests of Yucatan, Mexico – Species occurrence, abundance and correlations with host tree characteristics and environmental conditions. *Flora* 209. 100-109.

Rowe, A. R. y Pringle, A. (2005) Morphological and molecular evidence of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Associations in costa rican epiphytic bromeliads. *Biotropica* 37(2): 245-250.

Ruzana, A. M. S. y Ainuddin, A. N. (2011) Epiphytic plant responses to light and water stress. *Asian Journal of Plant Sciences*. 10: 97-107.

Sanford, W. (1974) The ecology of orchids. In: Withner CL, ed. The orchids. Scientific studies. New York: Wiley, 1–100.

- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991) *Conserv. Biol.* 5. 18-32.
- Skarpaas, O., Auhl, R., Shea, K. (2006) Environmental variability and the initiation of dispersal: turbulence strongly increase seed release. *Proceedings of the Royal Society. B.* 273, 751-756.
- Slatyer, R. O. (1967) *Plant-Water Relationships. Academic Press.* Nueva York, 378 Pp.
- Sultan, S. E. (2001) Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology.* 82(2): 328-343.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2002) *Plant Physiology.* Sinauer Associates. Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Thom, S. (1971) Momentum absorption by vegetation. *Q. J R. Meteorol. Soc.* 97, 414-428.
- Toledo-Aceves, T. y Wolf, J. HD. (2008) Germination and Establishment of *Tillandsia eizii* (Bromeliaceae) in the canopy of an oak forest in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 40(2): 246-250.
- Tremblay, R. L., Zimmerman, J. K., Lebrón, L., Bayman P, Sastre I, Axelrod F, Alers-García J. (1998) Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation* 85:297–304.
- Uribe, A. (1985) Absorción de agua y nutrientes en plantas epífitas. Revisión bibliográfica. *Fe de Erratas.* Pp 64-68.
- Valdez-Hernández, M. González-Salvatierra, C., Reyes-García, C., Jackson, P. C. y Andrade, J. L. (2015) *Physiological Ecology of Vascular Plants.* En capítulo de libro. *Biodiversity and conservation of the Península de Yucatán.* Springer. Pp 97-129.
- Válka-Alves, R. J., Kolbek, J. y Becker, J. (2008). Vascular epiphyte vegetation in rocky savannas of southeastern Brazil. *Nordic Journal of Botany* 26: 101–117.

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., y Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6): 1103–1116.

Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C. y Flores-Palacios, A. (2010). Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26: 563 – 570.

Wagner, K., Mendieta-Leyva, G y Zotz, G. (2015) Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants*.

Wattthana, S. y Pedersen, H. (2008). Phorophyte diversity, substrate requirements and fruit set in *Dendrobium scabrilingue* Lindl. (Asparagales: Orchidaceae): basic observations for re-introduction experiments. *The Natural History Journal of Chulalongkorn University* 8:135–142.

Welty, J.R., Wicks, C.E., Wilson, R.E. (1984) *Fundamentals of momentum, heat, and mass transfer*, 3rd edn. Wiley, New York.

Westbeld, A., O. Klemm, F. Griebbaum, E. Sträter, H. Larrain, P. Osses, and P. Cereceda. (2009) Fog deposition to a *Tillandsia* carpet, in Atacama Desert. *Ann. Geophys.* 27: 3571-3576.

Winter K. y Smith J.A.C. (1996) *Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Springer, Berlin.

Wolf, H. D., Gradstein, S. R., Nadkarni, N. (2009) A protocol for sampling vascular epiphytes richness and abundance. *Journal of Tropical Ecology*. 25(02): 107:121.

Zarate-García, A. M., Noguera-Savelli, E., Andrade-Canto, S. B., Zavaleta-Mancera, H. A., Gauthier, A., y Alatorre-Cobos, F. (2020). Bark water storage capacity influences epiphytic orchid preference for host trees. *American Journal of Botany*, 107(5), 726-734.

Zimmerman, J. K. y Olmsted, I. C. (1992) Host tree utilization by vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*. 52: 2067-2078.

Zotz, G y Vollrath, B. (2003) Substrate preferences of epiphytic bromeliads: An experimental approach. *Acta Oecologica*. 23(2): 99-102.

Zotz, G. y Schultz S. (2008) The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama-species composition and spatial structure. *Plant Ecology* 195:131-141.

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. 292 Pp.

