

Distribución de nuevos grupos funcionales de bromeliáceas epífitas en la Reserva de Calakmul, Campeche

Evaluamos cómo cinco grupos funcionales recientemente descritos para las epífitas (plantas que viven sobre otras) de la familia Bromeliaceae pueden utilizarse para describir cambios ambientales entre dos tipos de selva con diferente grado de conservación. Los grupos funcionales son: tanque (profundo) C₃, tanque CAM, tanque somero, nebulofita y pseudobulbosas. Los primeros dos tipos dependen de altas cantidades de lluvia, los tanques someros se asocian al uso de rocío, las nebulofitas al uso de neblina y las pseudobulbosas presentan alta succulencia en sus hojas. La distribución de estos grupos revela cambios ambientales dentro de la Reserva de Calakmul.

Palabras clave:
Bromeliaceae, fotosíntesis CAM, nebulofitas, tanque, Tillandsia.

CASANDRA REYES-GARCÍA^{1*}, NARCY ANAI PEREIRA-ZALDÍVAR¹,
CELENE ESPADAS-MANRIQUE¹, MANUELA TAMAYO-CHIM¹,
NAHLELI CHILPA-GALVÁN¹, ALFREDO DORANTES¹, MARYPAZ
RAMÍREZ-MEDINA¹, LIGIA G. ESPARZA OLGUÍN², LILIAN JUÁREZ²
Y MÓNICA GONZÁLEZ JARAMILLO²

¹Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Calle 43 No. 130 x 32 y 34, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México.

²El Colegio de la Frontera Sur, Av. Rancho Polígono 2-A, Ciudad Industrial, 24500 Lerma Campeche, Camp.
creyes@cicy.mx

Las plantas intercambian masa y energía con su ambiente de acuerdo a su tamaño, su forma y la disposición de sus órganos (raíces, tallos, hojas y flores) (Niklas y Hammond 2013). Si bien existe una gran diversidad de formas, tamaños y adaptaciones fisiológicas en las plantas, se sabe que ciertas combinaciones de rasgos morfológicos, anatómicos, ecológicos y fisiológicos (llamados rasgos funcionales) son más exitosos y por lo tanto más abundantes. Por ejemplo, se han reportado plantas con rápido crecimiento que presentan hojas de bajo costo de producción y baja longevidad, pero con altas tasas de fotosíntesis versus plantas de lento crecimiento que presentan hojas más longevas, con mayores costos de producción y menores tasas fotosintéticas (Donovan *et al.* 2011). Asimismo, se ha observado que conjuntos de especies que comparten rasgos funcionales se distribuyen en ambientes similares, estas similitudes permiten formar grupos funcionales que nos ayudan a simplificar la gran diversidad de especies existentes y a comprender mejor la interacción de las plantas con el ambiente.

La familia Bromeliaceae es la segunda con mayor número de especies de epífitas después de la familia Orchidaceae (Taylor *et al.* 2021). Las epífitas viven utilizando a otras plantas (comúnmente árboles) como sustrato, pero sin parasitarlas. Esto significa que ob-

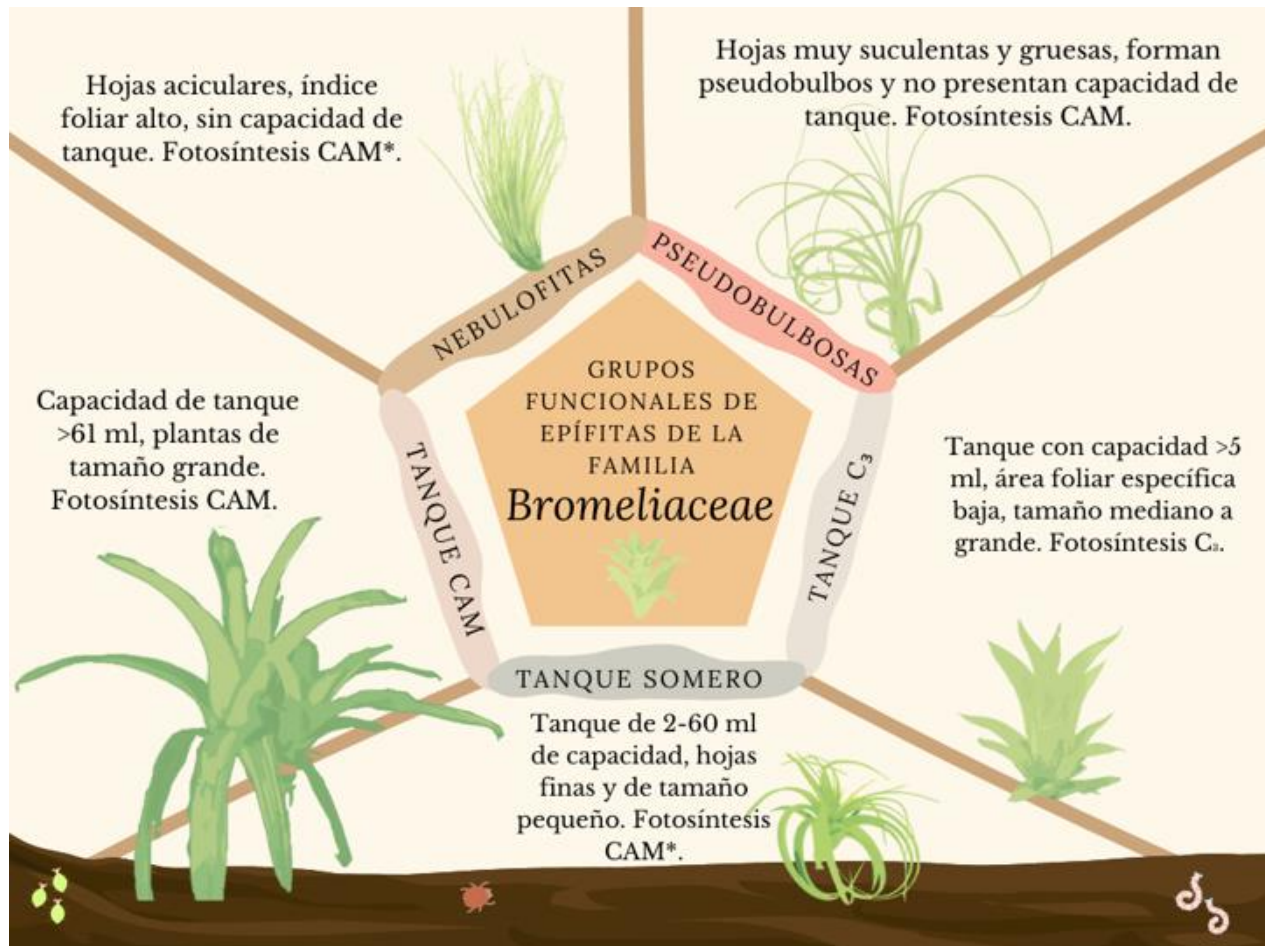


Figura 1. Nueva propuesta de grupos funcionales de bromeliáceas epífitas y caracteres funcionales más sobresalientes utilizados para su clasificación.

tienen el agua y los nutrientes durante pulsos de precipitación (lluvia, neblina, rocío), lo que significa que el acceso a estos recursos es limitado (Reyes-García *et al.* 2012). Por lo anterior, las epífitas presentan adaptaciones dirigidas a la adquisición de agua, su almacenamiento y su ahorro.

Dentro de la familia Bromeliaceae, las epífitas han sido clasificadas en grupos funcionales dividiéndolas en las que presentan “tanques”, que son reservorios de agua que se forman entre las bases de hojas anchas dispuestas en una roseta, y por otra parte, las que carecen de dicho tanque, conocidas como atmosféricas, que suelen presentar tamaños más reducidos y características que facilitan ahorro de agua (Pittendrigh 1948, Benzing 2000). En ambos casos, las bromeliáceas epífitas presentan tricomas foliares que les permiten absorber agua y nutrientes directamente en las hojas, mientras que las raíces

pierden su función de absorción (Benzing 2000, Leroy *et al.* 2019).

Otro rasgo funcional importante en las bromeliáceas epífitas es la presencia del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM por sus siglas en inglés). Este tipo de metabolismo presenta una modificación a la fotosíntesis C_3 , la más común. En la fotosíntesis C_3 las plantas abren los poros en sus hojas (llamados estomas) durante el día para absorber carbono, necesario para la fotosíntesis, simultáneamente pueden perder grandes cantidades de agua a través de estos estomas abiertos (en la transpiración). Por lo que las plantas con fotosíntesis CAM solo abren sus estomas durante la noche, cuando la humedad relativa es alta, disminuyendo la pérdida de agua por transpiración; mientras que en el día, bajo estomas cerrados liberan CO_2 almacenado en la vacuola para realizar la fotosíntesis en presencia de luz. Por esto,

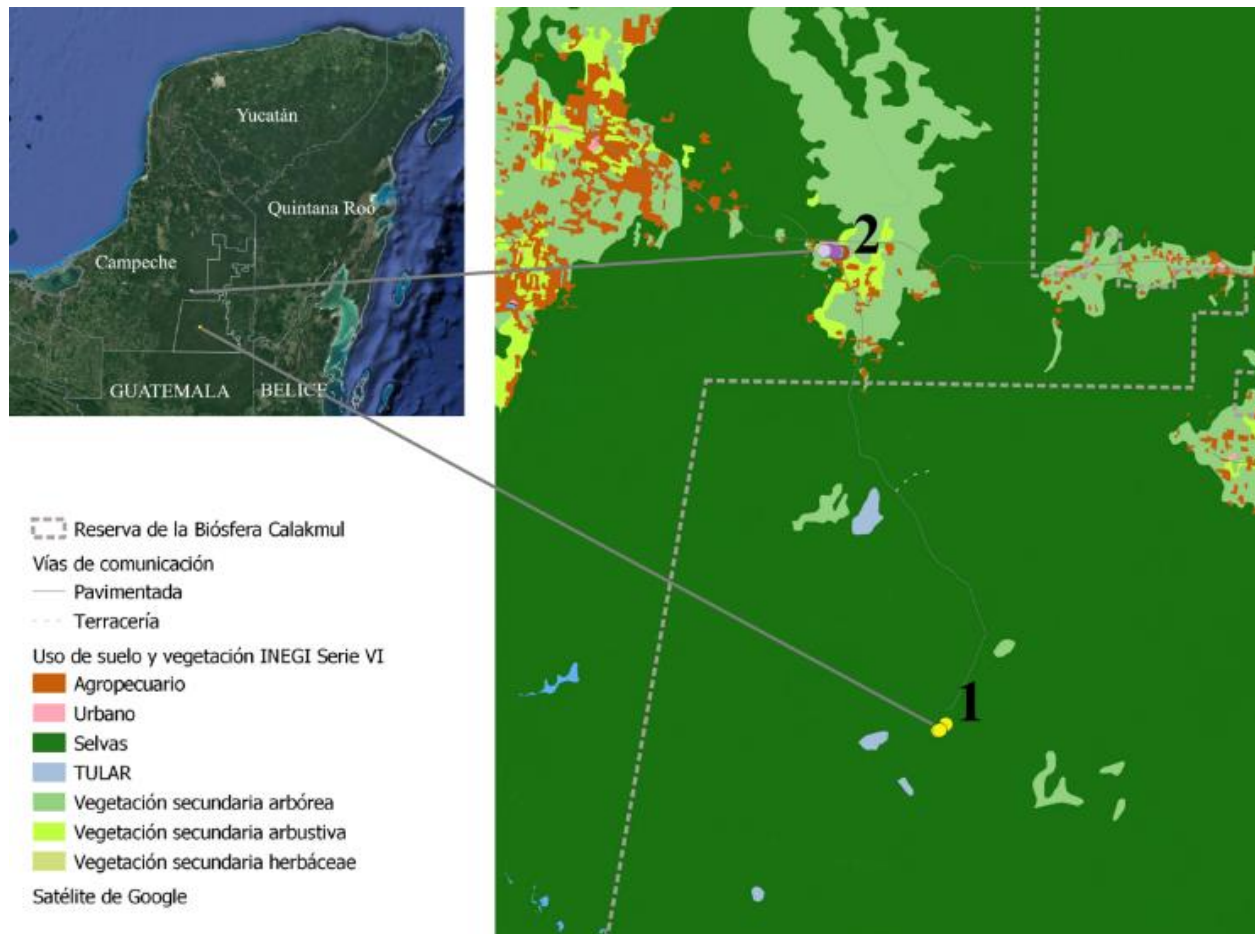


Figura 2. Ubicación geográfica, uso de suelo y vegetación de los sitios de estudio en el municipio de Calakmul, Camp. 1. Sitios con vegetación conservada de selva mediana subperennifolia; 2. Sitios con vegetación conservada de selva baja, así como de vegetación secundaria (de selva baja y mediana subperennifolia).

las plantas CAM abundan en sitios secos, por ejemplo, los cactus y los agaves. En las bromeliáceas, se ha calculado que cerca del 50 % de las especies presentan fotosíntesis CAM, siendo el resto C_3 (Crayn *et al.* 2015).

Un estudio reciente encontró que, usando rasgos funcionales como área, ancho y largo de la hoja, capacidad de retención de agua en el tanque, succulencia, contenido de nitrógeno y tipo fotosintético, y aplicando un análisis estadístico para la obtención de grupos, las bromeliáceas se separan en cinco grupos funcionales (Figura 1) (Reyes-García *et al.* en prensa). Las especies con tanques de mayor capacidad (tanque profundo) se dividieron en *tanque C_3* y *tanque CAM*, las primeras se distribuyen en sitios con mayor precipitación y menor temperatura que las segundas. Las especies descritas como atmosféricas en clasifica-

ciones anteriores (Pittendrigh 1948) se separaron en tres grupos, 1) *tanque somero*: aquellas que aún poseen un tanque, pero con una capacidad muy reducida (de 2 a 60 ml), cuyas hojas son más delgadas que las tanque-profundo y su tamaño menor; 2) *nebulofitas*: presentan hojas aciculares, de tamaño reducido, carecen de tanque y su succulencia es de baja a promedio; y 3) *pseudobulbosas*: forman un pseudobulbo (llamado pseudo ya que un bulbo verdadero se forma solo en la raíz) con las bases anchas de sus hojas, presentando mayor succulencia que las nebulofitas; algunas de las especies hospedan colonias de hormigas en esos pseudobulbos (Benzing 1970). Se ha documentado que las nebulofitas presentan el síndrome de las hojas estrechas (múltiples hojas delgadas y flexibles), morfología que favorece la intercepción de neblina (Martorell y Ezcurra 2007).



Figura 3. Vegetación en el municipio de Calakmul y especies de bromeliáceas epífitas que se encuentran en ella. **A.** Vegetación secundaria con baja densidad y riqueza de bromeliáceas epífitas, **B.** *Tillandsia pseudobaileyi*, **C.** *Tillandsia bulbosa*, **D.** *Tillandsia dasyliriifolia*. (Fotografías: Celene Espadas-Manrique).

Las nebulofitas habitan desde bosques lluviosos hasta desiertos donde la lluvia es escasa, pero la formación de neblina es constante (ej. *Tillandsia landbeckii* Phil.) en el desierto de Atacama, Chile (Rundel *et al.* 1997); *Tillandsia recurvata* (L.) L. en el desierto de Sonora, México (González *et al.* 2011). En cuanto a las especies tanque somero, estas también pueden estar en sitios con muy baja precipitación (aunque mayor que en el caso de las nebulofitas; Reyes-García *et al.* En prensa), y algunas de sus especies se han asociado al uso del rocío como fuente de agua importante cuando la lluvia es escasa (ej. *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L. B. Sm. y *Tillandsia brachycaulos* Schldl. (Chávez-Sahagún *et al.* 2019)). Las pseudobulbosas por su parte pueden depender más de las reservas de agua almacenadas en sus tejidos (suculencia) y se han asociado a bajas tasas de fotosíntesis y transpiración que les permiten ahorrar agua (Reyes-García *et al.* 2012). Las pseudobulbosas suelen presentarse en los sitios más calientes, donde hay condiciones que propician una mayor transpiración, en comparación con ambientes donde se encuentran los otros grupos (Reyes-García *et al.* en prensa).

La distribución diferencial de los grupos funcionales en diferentes ambientes nos da la pauta para su uso como marcadores (o bioindicadores) de diferencias ambientales. Para observar si estos grupos funcionales presentan una distribución diferencial entre diferentes ambientes, se analizó la riqueza de especies y de grupos en dos tipos de selvas tropicales (selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia) bajo dos grados de conservación, conservada y en recuperación después de una perturbación (vegetación secundaria). El muestreo se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, ubicada al sur de la península de Yucatán, y en zonas aledañas a ésta. La Reserva de Calakmul cuenta con una superficie de 723, 185 hectáreas, tiene un clima tipo cálido subhúmedo (Aw), con un gradiente de precipitación que disminuye de sur a norte. Están presentes los subtipos climáticos Aw_0 , Aw_1 y $Aw_2(x^1)$ y varios tipos de selvas, bajas, medianas y altas, e incluso selvas inundables (García-Gil *et al.* 2001, García 2004, Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Calakmul 2010). Como resultado del uso del suelo se encuentra vegetación secundaria arbórea, arbustiva y herbácea, así como pastizales, zonas de selva perturbada por incendios y áreas modi-

ficadas por la agricultura de temporal, la roza-tumba-quema y cultivos perennes, que en conjunto forman parte del 3.51 % de la vegetación (Figura 2) (García-Gil *et al.* 2001). Con el paso de los años se continúa perdiendo cobertura vegetal. En el periodo 2000-2010 se han transformado 2, 132.53 ha (Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Calakmul 2010), reduciendo el hábitat de las 1, 936 especies de flora, pertenecientes a 153 familias botánicas, incluyendo a las bromeliáceas epífitas que se encuentran en la Reserva (INE-SEMARNAP 1999). Esta reserva se ve amenazada también por la nueva vía de comunicación, el proyecto “Tren Maya”, que la conectará con otros sitios turísticos.

La riqueza de especies de bromeliáceas epífitas se cuantificó de dos maneras. Dentro de cuadrantes permanentes ubicados en una selva mediana subperennifolia en la zona sur de Calakmul (sitio 2 en la Figura 2, correspondiente a la zona arqueológica, muestreos en 6 cuadrantes de 100 m² cada uno, datos de 2018). Así como en parcelas circulares recientemente instaladas para evaluar la zona que se verá afectada por el “Tren Maya” (sitio 1 en la Figura 2; muestreos en 15 parcelas circulares de 1000 m²); en este caso tres de las parcelas pertenecen a la selva baja conservada, ocho a la selva baja secundaria y cuatro a la selva mediana subperennifolia secundaria. En la figura 3A y 4A se observan ejemplos de los sitios 1 y 2.

Las selvas conservadas tuvieron una mayor diversidad de especies, 8 en la selva baja y 10 en la selva mediana (Tabla 1), en comparación con las selvas secundarias 6 y 3 para las selvas baja y mediana, respectivamente. En cuanto a los grupos funcionales, podemos ver todos los grupos funcionales presentes en la selva mediana conservada, que tiene mayor lluvia anual, mientras que en la selva baja conservada los tanques más profundos tienen baja (tanque CAM) o nula presencia (tanque C₃) (Figura 5). Esto puede deberse a que estos tanques profundos dependen más de la lluvia, misma que es mayor en la selva mediana que en la baja. A su vez, estos tanques se ven fuertemente afectados por la evaporación del agua almacenada (Mejía-Chang *et al.* 2021), la cual aumenta en doseles más bajos y abiertos. Cabe mencionar que la especie tanque CAM de las selvas bajas, *Tillandsia dasyliriifolia* (Figura 3D), presenta tamaños reducidos en comparación a ejemplares encontrados en otros sitios con



Figura 4. Vegetación en el municipio de Calakmul y especies de bromeliáceas epífitas que se encuentran en ella. **A.** Vegetación conservada con alta densidad y riqueza de bromeliáceas epífitas. **B.** *Tillandsia juncea* y *Tillandsia usneoides* (señalada con un punto blanco); **C.** *Aechmea bracteata*. **D.** *Catopsis* sp. (Fotografías: **A-B, D.** Celene Espadas-Manrique. **C.** Narcy Anai Pereira-Zaldívar).

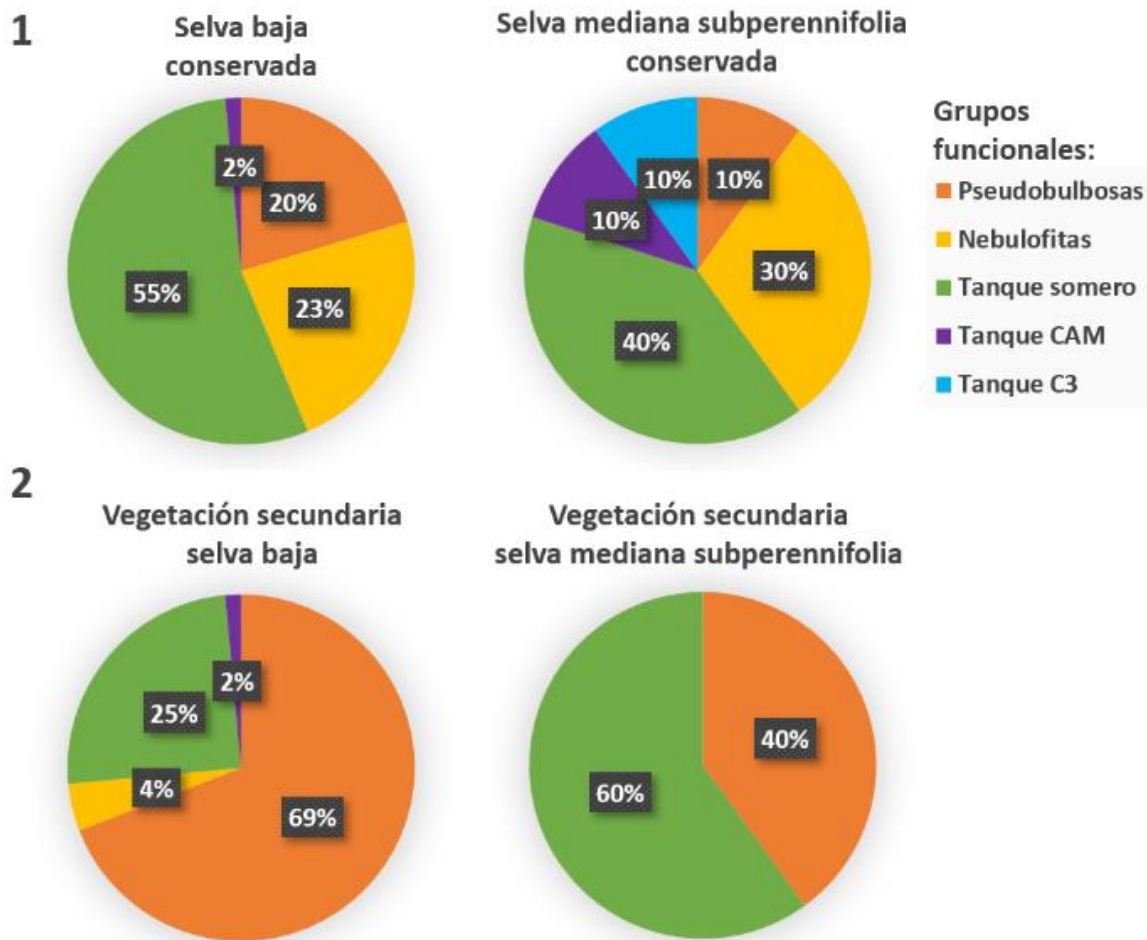


Figura 5. Porcentaje de especies por grupo funcional en los tipos de vegetación de cada sitio. 1. Sitios con vegetación conservada; 2. Sitios con vegetación secundaria.

mayor humedad relativa (lo que disminuye la evaporación) de la península de Yucatán, como los matorrales de duna costera, donde también es abundante (obs. pers.). También resalta que las bromeliáceas epífitas tanque C₃ (Figura 4D), que sería el grupo más sensible a la sequía, sólo están presentes en la selva mediana conservada.

Las especies pseudobulbosas (Figura 3B y 3C) fueron abundantes en las selvas bajas conservadas (20 % de las especies), y dominantes en las selvas bajas secundarias (69 % de las especies), donde un dosel más abierto y bajo puede incrementar la evaporación y la transpiración. Si comparamos las diferencias en la diversidad de grupos funcionales pre-

sentes en las selvas conservadas, en contraste con las secundarias, podemos ver que ambos tipos de vegetación son más pobres en grupos funcionales tras la perturbación. Pero, resalta que la selva mediana se ve mucho más empobrecida que la selva baja. Esto puede deberse a que la selva baja ya posee especies con alta resistencia a la sequía, mientras que la selva mediana, teniendo un dosel más alto, complejo y más sombreado, y encontrándose en sitios con mayor precipitación, alberga menos especies resistentes a la sequía y las altas temperaturas. En ambas selvas secundarias las pseudobulbosas son muy importantes, mientras que los tanques someros también son muy abundantes en la selva mediana. Sin

embargo, a nivel especies, podemos observar que, al interior del grupo de tanque somero, hay una gran disminución de especies, permaneciendo sólo las más resistentes a la sequía *Tillandsia brachycaulos* y *T. fasciculata*.

Podemos concluir que los grupos funcionales son buenos marcadores del ambiente y el grado de conservación de la vegetación. Si bien la riqueza de especies varió entre los dos tipos de selvas, y el grado de conservación, los grupos funcionales mostraron patrones más claros. Los grupos funcionales también se empobrecieron después de la perturbación, al simplificarse la estructura del dosel; y convergieron en los grupos de pseudobulbosas y tanque somero, las más resistentes a la sequía y altas temperaturas, mientras que el resto de los grupos prácticamente ya no se encontraron. Estos grupos funcionales podrían ser utilizados como bioindicadores ante cambios en los ecosistemas, derivado del cambio de uso de suelo, o del cambio climático.

Agradecimientos

Este estudio se realizó con los fondos CONACYT #319510 y #319113. Agradecemos a Juan Pablo Pinzón por la identificación de las especies, así como a Manuel Jesús Arana Cúa y Román Hernández Hernández por apoyar en la obtención de datos y a la CONANP, al INAH Campeche y al Ejido de Conhuás por el acceso al sitio de estudio.

Referencias

Benzing D.H. 1970. An investigation of two bromeliad myrmecophytes: *Tillandsia butzii* Mez, *T. caput-medusae* E. Morren, and their ants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109-115, <https://doi.org/10.2307/2483400>.

Benzing D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press. UK, pp.710, <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565175>.

Chávez-Sahagún E., Andrade J.L., Zotz G., Reyes-García C. 2019. Dew can prolong photosynthesis and water status during drought in some epiphytic bromeliads from a seasonally dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, 12, <https://doi.org/10.1177/1940082919870054>.

Crayn D.M., Winter K., Schulte K. y Smith J.A.C. 2015. Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 169–221, <https://doi.org/10.1111/boj.12275>.

Donovan L.A., Maherali H., Caruso C.M., Huber H. y de Kroon H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 88–95, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>.

García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México, México. <<http://www.publicaciones.igg.unam.mx/index.php/ig/catalog/view/83/82/251-1>> (Consultado: 7 de octubre, 2022).

García Gil G., March Mifsut I. y Castillo Santiago M.Á. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones geográficas* 46: 45–57, <https://doi.org/10.14350/ig.59155>.

INE-SEMARNAP [Instituto Nacional de Ecología – Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca]. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Calakmul. México. 277 p. <<https://paot.org.mx/centro/ine-semarnat/anp/AN08.pdf>> (Consultado: 7 de octubre 2022).

Leroy C., Gril E., Ouali L. S., Coste S., Gérard B., ... y Stahl C. 2019. Water and nutrient uptake capacity of leaf-absorbing trichomes vs. roots in epiphytic tank bromeliads. *Environmental and Experimental Botany* 163: 112–123 <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010075725> (Consultado: 7 de octubre 2022).

Martorell C. y Ezcurra E. 2007. The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia* 151: 561–573, <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0614-x>.

Mejia-Chang, M., Reyes-García C., Seibt U., Royles J., Meyer M.T., ... Griffiths H. 2021. Leaf water $\delta^{18}\text{O}$ reflects water vapour exchange and uptake by C₃ and CAM epiphytic bromeliads

- in Panama. *Functional Plant Biology* 48: 732–742, <https://doi.org/10.1071/fp21087>.
- Niklas K.J. y Hammond S.T. 2013.** Biophysical effects on plant competition and coexistence. *Functional Ecology* 27: 854–864, <https://doi.org/10.1111/j.13652435.2012.02035.x>.
- Pittendrigh C.S. 1948.** The bromeliad-*Anopheles-malaria* complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution* 58-89, <https://doi.org/10.1111/j.15585646.1948.tb02732.x>.
- Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Calakmul. 2010.** "Estimación y Actualización al 2009 de la Tasa de Transformación del Hábitat de las Áreas Naturales Protegidas SINAP I y SINAP II del FANP" Reserva de la Biosfera Calakmul. Morelia, Michoacán, México. 50 p.
- Reyes-García C., Pereira-Zaldívar N.A., Espadas-Manrique C., Tamayo-Chim M., ... y Woods C. 2022.** New proposal of epiphytic Bromeliaceae functional groups to include nebulophytes and shallow tanks. *Plants* (en prensa).
- Reyes-García C., Mejía Chang M. y Griffiths H. 2012.** High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193: 745–754, <https://doi.org/10.1111/j.14698137.2011.03946.x>.
- Rundel P.W., Palma B., Dillon M.O., Sharifi M.R., Nilsen E.T. y Boonpragob K. 1997.** *Tillandsia landbeckii* in the coastal Atacama Desert of northern Chile. *Revista chilena de historia natural* 70: 341–349. http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1997/3/Run-del_et_al_1997.pdf (Consultado: 7 de octubre, 2022).
- González A.L., Fariña J.M., Pinto R., Pérez C., Weathers K.C., Armesto J.J. y Marquet P.A. 2011.** Bromeliad growth and stoichiometry: responses to atmospheric nutrient supply in fog-dependent ecosystems of the hyper-arid Atacama Desert, Chile. *Oecologia* 167: 835–845, <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2032-y>.
- Taylor A., Zotz G., Weigelt P., Cai L., Karger D.N., König C. y Kreft H. 2022.** Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centres of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography* 31: 62–74. <https://doi.org/10.1111/geb.13411>

Tabla 1. Listado de grupos funcionales y especies presentes en las selvas de Calakmul, Campeche. SB=Selva baja; VS-SB=Vegetación secundaria-Selva baja; SMSP=Selva mediana subperennifolia; VS-SMSP=Vegetación secundaria-Selva mediana subperennifolia.

	Especies	SB	VS-SB	SMSP	VS-SMSP
Pseudobulbosas	<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. f.	x	x	x	x
	<i>Tillandsia yucatanana</i> Baker	x			
	<i>Tillandsia pseudobaileyi</i> C. S. Gardner	x	x		
	<i>Tillandsia bulbosa</i> Hook.		x		
Nebulofitas	<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.	x	x	x	
	<i>Tillandsia juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir			x	
	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.			x	
Tanque somero	<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.	x	x	x	x
	<i>Tillandsia polystachia</i> (L.)			x	
	<i>Tillandsia variabilis</i> Schltdl.			x	
	<i>Tillandsia brachycaulos</i> Schltdl.	x	x	x	x
Tanque CAM	<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.	x		x	
	<i>Tillandsia dasyliirifolia</i> Baker	x			
Tanque C₃	<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.			x	
Total		8	6	10	3

Desde el Herbario CICY, 14: 246–255 (17-noviembre-2022), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editores responsables: Rodrigo Duno de Stefano, Diego Angulo y Lilia Lorena Can Itzá. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 17 de noviembre de 2022. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.