

**DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS
OPCIÓN ECOLOGÍA**

**Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schldl.
en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán.**

**Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta:**

Demetria Martha Mondragón Chaparro

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

**Mérida, Yucatán, México
2000**

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, bajo la dirección de los Doctores Rafael Durán e Ivon Ramírez, a quienes agradezco las enseñanzas y el apoyo que me han brindado.

A los miembros de mi comité tutorial Doctores. Ingrid Olmsted, David Benzing, Teresa Valverde, Ivon Ramírez y Rafael Durán, por sus sugerencias, comentarios y enseñanzas que a lo largo del desarrollo de mi tesis me fueron otorgando.

A los doctores Roger Orellana, German Carnevali y José Luis Andrade, por darme la oportunidad de poder aprender de ellos.

A la Dra. Luz Ma. Calvo, por sus incontables consejos, sugerencias y enseñanzas, que enriquecieron grandemente mi formación académica.

A Miguel Hernández, Luis Carlos Gutiérrez, Celene Espadas, Filogonio May, Francisco Chi, Gabriel, Luis y especialmente a Ma. de Lourdes Medina por su valiosa ayuda en el campo.

A Jose Antonio González-Iturbe, por su paciencia infinita y generosa ayuda.

A Jorge Argáez por su ayuda en los análisis estadísticos.

A todo los miembros de la Unidad de Recursos Naturales, por el apoyo y ayuda que me brindaron.

Al personal de la biblioteca y de cómputo por su apoyo

A mis amigos y compañeros por hacer del doctorado un grato recuerdo.

Al CONACYT, por el apoyo económico a través de la beca número 93625 que me otorgo para realizar el doctorado y al CINVESTAV por el apoyo prestado en relación al equipo de cómputo para realizar los análisis estadísticos.

Lista de abreviaturas

PND	Parque Nacional de Dzibilchaltún
ES	error estándar
t	tiempo
F	fecundidad
f	propagación vegetativa
P	permanencia
T	transición
<i>i,j,k</i>	estadios hipotéticos
λ	tasa finita de crecimiento de la población
r	tasa intrínseca de crecimiento de la población
ln	logaritmo natural
w	estructura estable de la población
v	valor reproductivo de los diferentes estadios
n	número de individuos
A	matriz de transición
p	Plántula
i	infantil
j	juvenil
a1	adulto 1
a2	adulto 2
a3	adulto 3
h	hijuelos
jc	juveniles clonales
ac1	adultos clonales 1
ac2	adultos clonales 2
ac3	adultos clonales 3
qx	tasa de mortalidad
c	número de cápsulas promedio por individuo
s	número de semillas promedio por cápsula
g	porcentaje de germinación
d	porcentaje de dispersión
h	número de hijuelos por estadio
ind	número de individuos por estadio
CV	coeficiente de variación
σ	varianza muestral
v	varianza
Cov	covarianza
a	entrada de la matriz de
s	sensibilidad
e	elasticidad
Δ	diferencias de los porcentajes
Fs	Fecundidad vía plántula de individuos originados por semilla.
Fc	fecundidad vía plántulas de individuos originados por propagación
fs	fecundidad vía hijuelos de individuos originados por semilla

fc	fecundidad vía hijuelos de individuos originados por propagación
ps	permanencia de individuos originados por semilla
pc	permanencia de individuos originados por propagación
cs	crecimiento de individuos originados por semilla
cc	crecimiento de individuos originados por propagación
ds	decrecimiento de individuos por semilla
dc	decrecimiento de individuos originados por propagación
Tr	Tronco
R1	ramas primarias
R2	ramas secundarias
R3	ramas terciarias
R4	ramas cuaternarias
Tem	temperatura
pp	precipitación
g.l	grados de libertad
F	estadístico de ANOVA
P	probabilidad
r ²	coeficiente de correlación múltiple

ÍNDICE

RESUMEN	
ABSTRACT	
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1 ANTECEDENTES	7
Antecedentes	7
Objetivo General	12
La especie	13
El sitio de Estudio	16
El forofito	17
Bibliografía	19
CAPÍTULO 2 DISPERSIÓN Y ESTABLECIMIENTO	25
Introducción	
Metodología	27
Resultados	30
Discusión	38
Bibliografía	41
CAPÍTULO 3 DINÁMICA POBLACIONAL DE <i>Tillandsia brachycaulos</i> EN EL PARQUE NACIONAL DE DZIBILCHALTÚN	44
Introducción	
Metodología	45
Resultados	56
Discusión	67
Bibliografía	70
CAPÍTULO 4 DESTINO DE INDIVIDUOS CAÍDOS	73
Introducción	
Metodología	74
Resultados	76
Discusión	80
Bibliografía	82
DISCUSIÓN GENERAL	84
Bibliografía	89
CONCLUSIONES	91
PERSPECTIVAS	92

RESUMEN

Se estudió la dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos*, una especie epífita de forma arrositada que presenta propagación vegetativa mediante la generación de hijuelos. El estudio se realizó durante un lapso de tres años en una selva baja caducifolia del norte de la Península de Yucatán. La población muestral la constituyeron los individuos de *T. brachycaulos* que se encontraban posados sobre nueve árboles de *Gymnopodium floribundum*, localizados dentro del Parque Nacional de Dzibilchaltun. En el presente trabajo se decidió considerar como individuo demográfico a cada una de las rosetas, las cuales fueron clasificadas según su origen (sexual o vegetativo) y agrupadas en estadios definidos por caracteres morfológicos.

A fin de estimar la importancia del fenómeno de dispersión y el proceso de germinación en la dinámica poblacional de esta especie, se montaron experimentos de dispersión y germinación de semillas en campo y en laboratorio. Se observó que la dispersión de las semillas de *T. brachycaulos* se ve influenciada por la altura a la cual son liberadas y que la mayoría de ellas se depositan a corta distancia de la planta madre. Sin embargo, algunas son transportadas a más de 15 m. El porcentaje de germinación en campo (2.4, 3.1 y 4.2 % para 1997, 1998 y 1999 respectivamente) no mostró diferencias significativas entre años siendo en general inferior al reportado en laboratorio.

Las tasas de fecundidad, sobrevivencia, crecimiento y propagación vegetativa de los diferentes estadios fueron estimadas mediante censos periódicos. Las tasas de mortalidad en los estadios originados por semilla y propagación vegetativa fueron similares, siendo la pudrición de meristemas y la caída de rosetas las principales causas de muerte. Sin embargo, las rosetas originadas por propagación vegetativa presentaron tasas de crecimiento y fecundidad (tanto sexual como asexualmente) superiores a las rosetas originadas por semillas. También se determinó que la contribución demográfica de las rosetas una vez que caen al suelo es nula.

La tasa finita de incremento poblacional (λ) fue calculada utilizando matrices tipo Lefkovitch, mientras que la contribución de las entradas de la matriz al comportamiento de λ , se determinó por medio de análisis de sensibilidad y elasticidad derivados de las matrices de proyección. Los valores calculados de λ mostraron un comportamiento demográfico variable entre años (0.75, 0.8 y 1.08 para 1997, 1998 y 1999 respectivamente). Al incorporar la variabilidad temporal en el cálculo del valor de λ , mediante la utilización de una matriz periódica, se observó que la población se encontraba decreciendo (0.85).

Los análisis de sensibilidad y elasticidad mostraron que el estadio de hijuelos es el que, en general, tiene más influencia en el comportamiento de λ .

Cuando se sumaron las entradas de elasticidad por proceso demográfico (crecimiento, fecundidad vía semillas, fecundidad vía hijuelos, y permanencia) en función del origen de los individuos, se observó que el crecimiento de los individuos originados por propagación vegetativa posee los valores más altos.

A pesar de los bajos valores de elasticidad presentados por las rosetas originadas vía semilla comparados con los valores de las rosetas originadas por propagación vegetativa, el gran número de genets presentes en la población, así como las altas probabilidades de caída por parte de las rosetas, sugieren que la colonización de nuevos sitios mediante la dispersión de semillas vágiles es de gran importancia para el mantenimiento de estas poblaciones.

ABSTRACT

Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos*, an epiphytic bromeliad that reproduces both sexually and asexually, was followed for three years in a dry tropical forest of the Yucatan Peninsula. Study population included all rosettes encountered on nine trees of *Gymnopodium floribundum*. Individual rosettes were classified as belonging to one of eleven life stages based on their origin (sexual or asexual) and morphological characteristics. Censuses were conducted bimonthly from December 1996 to December 1999 when rosette height, number of capsules, ramets produced, and death of each individual was recorded. Asexual stages had higher annual growth and fecundity rates than sexual stages, while mortality rates were similar. The main cause of mortality in the population was the necrosis of the apical meristem and the dislodgment and subsequent fall of individuals to the ground; individuals that fell to the ground died within 12 months. Seed dispersal in the field depended on the height of the seed source, however most seeds traveled only a short distance from the source. The rate of seed germination in the laboratory was 98%, while field germination was less: 2.4, 3.1, and 4.2% for 1997, 1998, and 1999, respectively. Lefkovich matrices were used to estimate the finite rate of increase of population (λ) which varied from 0.75 in 1997 to 1.08 in 1999. A periodic matrix used to incorporate temporal variability indicated that population size is decreasing ($\lambda=0.85$). Each matrix cell's contribution to λ was estimated by sensibility and elasticity analyses. The smallest asexual life stage had the greatest influence on λ and the growth rate of asexual individuals had the highest elasticity value. Because of the high probability of falling of individuals, recruitment of new individuals by seed appears very important for this species.

INTRODUCCIÓN

Considerado como la última frontera biótica entre el cielo y la tierra, el dosel de las selvas tropicales es una de las comunidades con mayor biodiversidad sobre la tierra. Se estima que cerca de 30 millones de especies de insectos (Erwin 1983), poco más de 2 500 especies de plantas epífitas (Benzing 1990) y otras muchas especies animales y vegetales forman parte de esta comunidad.

Uno de los componentes más conspicuos en el dosel de las selvas son las plantas epífitas. Las cuales, se definen como aquellas que pasan al menos parte de su ciclo de vida posadas sobre otras plantas, pero sin tomar recursos directamente de ellas (Benzing 1990). Este tipo de plantas pueden llegar a representar más de un tercio de las especies vegetales que conforman la comunidad, incrementando considerablemente la diversidad de estos ecosistemas tropicales (Gentry & Dodson 1987). Asimismo, las plantas epífitas ocupan un lugar importante dentro del ciclo de nutrimentos de los ecosistemas tropicales, dada su posición dentro de las rutas primarias de los mismos (Nadkarni 1984), así como por sus inusuales formas de adquirirlos (Virzo de Santo *et al.* 1976, Benzing 1990, Nadkarni & Matelson 1991), además de su capacidad para almacenar agua (Venekalass *et al.* 1990). No sólo son importantes desde un punto de vista nutricional, sino que también llegan a jugar un papel importante en el funcionamiento del ecosistema, debido a la cantidad de interacciones que establecen con organismos animales (Beutelspacher 1971, Ackerman *et al.* 1996), vegetales (Strong 1977, Montaña *et al.* 1997) y microorganismos (Bermudes & Benzing 1991, Janos 1993).

No existen características únicas que definan al ámbito epífita, ni características distintivas de los miembros que lo conforman (Madison 1977, Benzing 1990). Sin embargo, se considera que en general en el ámbito epífita existe una baja disponibilidad de agua y nutrimentos, cambios bruscos de temperatura, altas velocidades de viento, distribución aparchonada del hábitat colonizable e inestabilidad del substrato (Benzing 1981, 1990, Nadkarni 1984, Bennett 1991). Se sugiere que estas características del ambiente imponen presiones selectivas que han llevado a numerosas adaptaciones de las plantas epífitas que les permite sobrevivir dentro de este ambiente (Benzing 1981, 1990, Richards 1996). Una de las adaptaciones desarrolladas es la extraordinaria capacidad reproductiva que muchas de estas especies presentan, la cual consiste en un esfuerzo sexual destinado a producir propágulos móviles para la conquista permanente de nuevos hábitats, así como un esfuerzo asexual para la producción de ramets que aseguren la permanencia a largo plazo en los sitios colonizados (Benzing 1981).

La producción de ramets, entendida como la generación de individuos genéticamente iguales y potencialmente independientes a partir de los meristemos vegetativos de una planta (Harper 1977), ha demostrado ser una estrategia muy exitosa en la naturaleza (Cook 1983). El éxito de este tipo de especies radica en

los beneficios que otorga la propagación vegetativa como son: la capacidad de acaparar eficientemente el espacio, establecer nuevos individuos cuando las condiciones para la germinación y/o establecimiento de plantas son desfavorables y repartir el riesgo de muerte entre los ramets del mismo genet (Cook 1983, Mendoza 1994, García-Franco & Rico-Gray 1995, Mandujano *et al.* 1998). Se considera como genet a un individuo o conjunto de individuos que poseen el mismo genotipo, de tal modo que pueden ser considerados como unidades genéticas.

Harper y White (1974) señalan que en aquellas especies de plantas que presentan propagación vegetativa el comportamiento poblacional puede ser analizado en dos niveles: el de la población de genets y el de la población de ramets. En plantas clonales dada la dificultad de diferenciar los genets que conforman una población, diversos estudios de dinámica poblacional se han avocado al estudio de la dinámica de los ramets, tomando la dinámica de éstos como una medida indirecta de la dinámica de genets, ya que el destino de los genets está directamente relacionado con el destino de los ramets que lo conforman (Cook 1983, Silvertown & Lovett-Doust 1993). Sin embargo, dichos estudios deben tomarse con cuidado ya que las tasas de natalidad y de mortalidad de los ramets sólo afectan el tamaño y por tanto la adecuación del genet, mientras que las tasas de mortalidad y natalidad de los genets influyen directamente el tamaño efectivo de las poblaciones, teniendo importantes repercusiones ecológicas y evolutivas (Cook 1983, Mendoza 1994).

Los estudios de dinámica poblacional están enfocados al análisis del tamaño de las poblaciones y sus fluctuaciones, lo cual es el resultado de las tasas vitales de natalidad, crecimiento, desarrollo y mortalidad del conjunto de individuos que las conforman (Begon & Mortimer 1981). Reguladas por factores bióticos, abióticos y genéticos, la respuesta de dichas tasas al ambiente determina la dinámica de la población en un tiempo ecológico (Silvertown & Lovett-Doust 1993) y la evolución de historias de vida en un tiempo evolutivo (Caswell 1989).

El análisis de la dinámica de las poblaciones nos permite conocer características acerca de la biología básica de las especies a través de la descripción de su ciclo de vida, el cual constituye la unidad fundamental de descripción de un organismo (Caswell 1989). Además, a través de este tipo de estudios es posible conocer cuáles son los factores que están regulando el tamaño de las poblaciones (Harper 1977, Solbrig 1981). De igual modo, nos permiten hacer inferencias acerca del posible efecto de las tasas vitales en la distribución de los genotipos y más aún en la distribución de la especie (Silvertown & Lovett-Doust 1993).

Los estudios de dinámica poblacional nos permiten además proyectar el tamaño de las poblaciones hacia el futuro, utilizando para ello modelos matriciales mediante los cuales es posible estimar la tasa finita de incremento de la población (λ), la estructura estable de edades y el valor reproductivo de los diferentes estadios que conforman el ciclo de vida de la especie (Van Groenendael *et al.*

1988, Caswell 1989). Uno de los supuestos de estos modelos es que el comportamiento de los individuos no cambia a través del tiempo ni del espacio, no obstante que numerosos estudios han demostrado que el comportamiento poblacional se ve alterado por variaciones espaciales y temporales (Bierzychudek 1982, Moloney 1988, Durán 1992, Horvitz & Schemske 1995). Por ello, se recomienda estudiar a las especies en diferentes lugares y por varios años, a fin de tener una medida más realista del comportamiento de sus poblaciones.

Dado que las características de historia de vida son una respuesta demográfica a un ambiente determinado, la tasa finita de crecimiento de las poblaciones (λ) ha sido considerada como una medida de la adecuación de éstas. En tanto que el cambio de λ en función de algún cambio en los parámetros demográficos, se considera como una medida de la presión selectiva que sobre dicho parámetro se está ejerciendo (Lande & Arnold 1983, Caswell 1989).

Desde el punto de vista demográfico, las epifitas representan un interesante campo de estudio dado el ambiente en que se desarrollan, el cual puede llegar a ser extremadamente distinto al terrestre, lo que plantea la oportunidad de explorar acerca de cuáles han sido las características demográficas que les han permitido sobrevivir en ese tipo de ambiente, así como cuáles han sido las posibles presiones selectivas que han modelado sus historias de vida. Además, la capacidad de propagarse vegetativamente que muchas especies epifitas presentan, les confiere otro punto de interés dentro del campo de los estudios poblacionales, ya que son pocos los estudios que han cuantificado la contribución relativa de la reproducción sexual y asexual en el crecimiento y mantenimiento de las poblaciones que presentan ambas formas de propagación (Sarukhán & Gadgil 1974, McFadden 1991, Mendoza 1994)

Con base en los puntos expuestos, se planteó desarrollar el estudio de la dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos*, una bromelia epífita, durante un lapso de tres años utilizando matrices de transición del tipo Leftkovich. Para ello, se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cómo es el ciclo de vida de *T. brachycaulos*? ¿Qué repercusiones tiene el conjunto de tasas vitales que presenta esta especie en el tamaño de sus poblaciones? ¿Qué papel juega la propagación vegetativa en el mantenimiento de la población dentro del parque? ¿Presentan patrones demográficos distintos los individuos originados por semilla de aquellos que se originan vegetativamente? ¿Cuáles son los estadios y procesos que determinan el comportamiento de la población? ¿Cuál es la variabilidad temporal y espacial del comportamiento demográfico de esta especie? Con las respuestas a dichas preguntas se pretende contribuir a enriquecer el conocimiento de la ecología de poblaciones, no sólo de las plantas epifitas, sino de las especies clonales en general.

Un aspecto adicional es el hecho de que este estudio podría ser utilizado como base para el desarrollo de un plan de manejo y conservación de esta

especie, que hasta ahora ha sido fuertemente explotada sin considerar los riesgos de pérdida sus de poblaciones naturales.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J.D.A., A. Sabat & J. K. Zimmerman.** 1996. Coping with the epiphytic existence: Pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60.
- Begon, M. & M. Mortimer.** 1981. *Population Ecology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland. 217pp.
- Bennett, B. C.** 1991. Comparative biology of Neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *Journal Tropical Biology* 7: 361-371.
- Benzing, D.H.** 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Benzing, D.H.** 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press. Cambridge. 346 pp.
- Benzing, D. H.** 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press. Cambridge. 665 pp.
- Bermudes, D. & D.H. Benzing.** 1991. Nitrogen fixation in association with ecuadorean bromeliads. *J. Trop. Ecol.* 7: 531-536.
- Beutelspacher, C. R.** 1971. La especie *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb, (Bromeliaceae) considerada como un ecosistema. Tesis de Doctorado. Facultad de ciencias. UNAM. México. 123 pp.
- Bierzuchudek, P.** 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol. Monog.* 52: 331-351.
- Caswell, H.** 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer. Sunderland. 328 pp.
- Cook, R. E.** 1983. Clonal plant populations. *Am. Scientist* 71: 244-253.
- Durán, R.** 1992. Variabilidad intraespecífica y dinámica poblacional de *Pseudophoenix sargentii*. Tesis de Doctorado, Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades/ Centro de Ecología. UNAM. México. 168 pp.
- Erwin, T. L.** 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. Pp. 59-73. In: Sutton, S.L, T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick, eds. *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific. Oxford.
- García-Franco, J. & V. Rico-Gray.** 1995. Population structure and clonal growth in *Bromelia pinguin* L. (Bromeliaceae) in dry forest of coastal Veracruz, Mexico. *Tulane Studies in Zoo. and Bot.* 30: 27-37.
- Gentry, A.H. & C. Dodson.** 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Harper J. L.** 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892pp.
- Harper J. L. & J. White.** 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- Horvitz, C. C. & D. W. Schemske.** 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monog.* 65: 155-192.
- Janos, D.P.** 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of epiphytes. *Mycorrhiza* 4: 1-4.

- Lande, R. & S.J. Arnold.** 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 36: 1210-1226.
- Madison M.** 1977. Vascular Epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13
- Mandujano, M. C. Montaña, I. Mendez & J. Golubov.** 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *J. Ecol.* 86: 911-921.
- McFadden, C.S.** 1991. A comparative demographic analysis of clonal reproduction in a temperate soft coral. *Ecology* 72: 1849-1866.
- Mendoza, A. E.** 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis de Doctorado. Facultad de ciencias. UNAM. México. 156 pp.
- Moloney, K. A.** 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecol.* 69: 1588-1598.
- Montaña, C., R. Dirzo & A. Flores.** 1997. Structural parasitism of an epiphytic Bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* 29: 517-521.
- Nadkarni, N. M.** 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical Elfin forest *Biotropica* 16: 249-256.
- Nadkarni, N. M. & T. J. Matelson.** 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology* 72: 2071-2082.
- Richards, P. W.** 1996. The tropical rain forest. Cambridge University Press. Cambridge. Pp.139-154.
- Sarukhán, J. & M. Gadgil.** 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62: 921-936.
- Silvertown J.W. & J. Lovett-Doust.** 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science. Oxford. 203 pp.
- Solbrig, O.** 1981. Demography and evolution in plant population. Botanical Monograph. Vol. 15
- Strong, D. R.** 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism of maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *J. Biogeography* 4: 215-218.
- Van Groenendael, J., H. de Kroon & H. Caswell.** 1988. Projection matrices in population biology. *TREE* 3: 264-269.
- Veneklaas, E., R. Zagt, A. Van Leerdam, R. Van Ek, G. Broekhoven & M. Van Gendaren.** 1990. Hydrological properties of the epiphyte mass of a montane tropical rain forest, Colombia. *Vegetatio* 89: 183-192.
- Virzo de Santo, A., A. Alfani & P. De Luca.** 1976. Water Vapour uptake from the atmosphere by some *Tillandsia* species. *Ann. Bot.* 40: 391-394.
- Zotz, G.** 1995. How fast does an epiphyte grow?. *Selbyana* 16: 150-154.
- Zotz, G.** 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J. Trop. Ecol.* 14: 725-741.

CAPITULO 1

ANTECEDENTES

PLANTAS EPÍFITAS

Aunque las especies epífitas son características de las comunidades tropicales, alcanzando su mayor diversidad y abundancia en los bosques nubosos de montaña (Gentry & Dodson 1987a), también se encuentran en otros tipos de vegetación como son selvas secas, manglares y desiertos entre otros (Gentry & Dodson 1987b, Ibsch 1996, Olmsted & Gómez-Juárez 1996), pero en menor diversidad y abundancia.

La comunidad epífita puede llegar a jugar un papel preponderante en el funcionamiento de los ecosistemas tropicales, dada su capacidad de capturar y almacenar nutrimentos de la atmósfera, de formar humus y de concentrar recursos orgánicos e inorgánicos que de otra forma se perderían por lavado (Nadkarni 1984, 1986, Nadkarni & Longino 1990, Nadkarni & Matelson 1991, 1992, Lugo & Scatena 1992, Clark *et al.* 1998).

Las especies epífitas, definidas como aquellas cuyos individuos pasan al menos una parte de su vida posados sobre otras plantas sin tomar nutrimentos directamente de su hospedero (Benzing 1990), se encuentran ampliamente distribuidas taxonómicamente en 83 familias de plantas vasculares (Gentry & Dodson 1987b). Sin embargo, son pocas las familias que han podido diversificarse en este medio, siendo las familias Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae las que cuentan con un mayor número de taxa epífitos entre las plantas vasculares (Madison 1977, Benzing 1990).

Las epífitas no sólo son parte importante de la flora, sino que también tienen una fuerte influencia sobre parte de la fauna. Muchas de ellas, sobre todo las epífitas pertenecientes a la familia Bromeliaceae, proveen de hábitats a numerosos organismos como son insectos, ácaros, crustáceos, moluscos y en algunos casos a pequeños anfibios y batracios (Zaragosa 1974, Privat 1979, Richardson 1999).

Son muchas las restricciones ambientales que deben enfrentar las epífitas, lo que ha favorecido el desarrollo de adaptaciones que les permitan sobrevivir en este ambiente (Benzing 1990). Por una parte, su máxima expectativa de vida muchas veces está regida por la permanencia del árbol huésped o más bien, de la parte del árbol sobre la cual se encuentran. Asimismo, las epífitas están sometidas a serias deficiencias nutricionales e hídricas, quizás más fuertes que las que enfrentan la mayoría de las plantas terrestres (Benzing 1978, Nadkarni & Matelson 1991, 1992). Estas carencias junto con las perturbaciones y la naturaleza aparchonada o fragmentada de su hábitat, han requerido el desarrollo de una

considerable capacidad regenerativa por parte de estas plantas, entre muchas otras adaptaciones igualmente interesantes (Benzing 1981a). Dos estrategias reproductivas están involucradas en dicha capacidad: a) un esfuerzo asexual (entendido como la producción de ramets) dirigido a asegurar el éxito a corto plazo incrementando la explotación de micrositos seguros ya probados y b) la producción de semillas con alto potencial de dispersión necesarias para colonizar nuevos hábitats (Benzing 1981a).

Aunque durante la última década se incrementó considerablemente el conocimiento del dosel de los bosques tropicales y de las especies que en él habitan (Nadkarni 1992, Lowman *et al.* 1995, Lowman & Wittman 1996), aún no se ha subsanado la falta de información sobre la ecología de poblaciones epífitas (Benzing 1981a, b, Hernández-Apolinar 1992, Hietz 1997, Tremblay 1997, Zotz 1998). Como lo mencionan diversos autores, el conocimiento de la ecología de poblaciones de este gremio ecológico es aún incipiente (Bennet 1991, Silvertown *et al.* 1993, Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Hietz 1997, Zotz 1998).

FAMILIA BROMELIACEAE

De las familias de plantas epífitas con flores, la familia Bromeliaceae ha sido de las más estudiadas (Zotz & Andrade en prensa, Benzing 1994, 2000). Dichos estudios han sido realizados desde diferentes puntos de vista, cubriendo aspectos fisiológicos (Medina 1990, Martin 1994, Martin *et al.* 1999), evolutivos (Gilmartin 1983, Brown & Palací 1997, Terry *et al.* 1997), interacciones con animales (Fragoso & Rojas-Fernández 1996, Richardson 1999) y de distribución (García-Franco & Peters 1987, Zotz 1997) entre otros.

Aproximadamente dos mil quinientas especies conforman la familia Bromeliaceae (Kress 1986), la cual presenta una distribución netamente neotropical, a excepción de una especie en el oeste de Africa, *Pitcairnia feliciana* (Chevalier) Harms & Mildbraed (Benzing 1990). México cuenta con 326 especies repartidas en 22 géneros, incluyendo un género endémico (*Ursulea*), en tanto que los géneros *Tillandsia* (175 spp), *Hechtia* (48 spp) y *Pitcairnia* (46) son los mejor representados (Espejo & López-Ferrati 1998).

Las características generales que distinguen a los miembros de esta familia son la forma arrossetada, flores hermafroditas, presencia de tricomas peltados y cuerpos de sílice en las células epidérmicas de las hojas. Los rasgos generales de las tres subfamilias que la conforman son: hojas con bordes aserrados, flores hipóginas, frutos capsulares, semillas anemocoras aladas y hábito terrestre para la subfamilia Pitcarnioideae; hojas con bordes aserrados, flores epíginas, frutos carnosos, semillas zoocoras sin apéndices y hábito predominantemente epífita para la subfamilia Bromelioideae; y hojas con bordes lisos, flores hipóginas raramente casi epíginas, frutos capsulares, semillas anemocoras con apéndices plumosos y hábito epífita o terrestre en la subfamilia Tillandsioideae (Smit & Downs 1974).

Son varias las características que han permitido que casi la mitad de los miembros de esta familia sean epífitos (Kress 1986). Entre estas están la reducción de órganos, como el caso del sistema radicular, la presencia de tricomas peltados, mecanismo fotosintético tipo CAM o C₃, la presencia de antocianinas, la presencia de heterofilia, y algunas características anatómicas como cuerpos de sílice y capas de hipodermis lignificada (Benzing & Fridman 1981, Benzing & Ott 1981, Adams & Martin 1986, Benzing 1990, Occhi & Neves 1996). Estas características permiten un uso eficiente del agua y nutrientes, disminuyendo la pérdida de agua y la desecación.

Las subfamilias con más miembros epífitos son la Bromelioideae y la Tillandsioideae. Los miembros epífitos de esta última son los que presentan la distribución más amplia y quienes han conquistado las condiciones más extremas dentro del ámbito epífita. En la conquista del ámbito epífita son dos las estrategias que han adoptado las bromelias (Pittendrigh 1948), aunque existe toda una gama de formas intermedias entre estos dos tipos de estrategias:

1) Tipo tanque: la base de las hojas está ensanchada, traslapándose unas con otras, de tal manera que se forman cámaras donde se acumulan agua y detritos. El agua y los nutrientes liberados dentro de la cámara son absorbidos por los tricomas que se encuentran en la base de las hojas. Generalmente presentan mecanismo fotosintético tipo C₃ o de forma facultativa el tipo CAM. Las especies con este tipo de estrategia crecen generalmente en las selvas más húmedas o en las zonas internas del dosel donde la humedad relativa es mayor y la intensidad lumínica menor.

2) Tipo atmosférico: en este caso las hojas son más suculentas, forradas todas ellas de tricomas, y generalmente presentan el mecanismo fotosintético tipo CAM. Esta estrategia se presenta mayormente en especies que crecen en zonas más secas o en la parte más expuesta del dosel.

Como muchas monocotiledoneas, la familia Bromeliaceae presenta una gran propensión a la propagación vegetativa. Diferentes formas son las que se presentan dentro de la familia para generar nuevos individuos asexualmente, la producción de rizomas (e.j.: *Aechmea aqueliga*, *Hohenbergia catigensi*, *Portea leptantha*), estolones (*Cryptanthus burle-marxii*, *Hechtia schottii*, *Neurolegia abendrothae*), hijuelos en la base de la roseta (*Tillandsia brachycaulos*, *T. fasciculata*, *T. ionantha*) y en las inflorescencia (*T. paucifolia*, *T. secunda*) (Baracho 1989). Benzing (2000) clasifica en tres categorías a estos ramets en función de su tamaño con respecto a la planta madre, el lugar de origen y el tiempo en el cual se producen.

PLANTAS CLONALES

El esfuerzo de propagación vegetativa, entendido como la capacidad de generar individuos potencialmente independientes a partir del crecimiento de un

meristemo, es uno de los resultados de la naturaleza modular de las plantas (Harper 1977). Las plantas, a diferencia de la mayoría de los animales, son organismos modulares, es decir, están constituidas por un número indefinido de unidades llamadas módulos, los cuales son generalmente constantes en forma y tamaño dentro de una especie (Harper 1977, Maillette 1985). Un módulo está formado por una hoja, una yema axilar y el entrenudo que las acompaña (White 1984). En algunas especies dichos módulos tienen la capacidad de generar su propio sistema radicular y ser potencialmente independientes dando lugar a lo que se conoce como ramets, los cuales poseen la misma información genética que la planta madre (Harper 1977). El conjunto de ramets originados a partir de una planta madre se conoce como genet (Kays & Harper 1974).

Demográficamente las especies clonales pueden ser estudiadas a dos niveles: 1) a nivel de genets, en donde la generación de nuevos ramets es considerada como un proceso de crecimiento del genet (Harper 1977, De Kroon & van Groenendael 1997) y 2) a nivel de ramets, en donde la generación de nuevos ramets, se considera un proceso de generación de nuevos individuos, por lo que varios autores lo denominan un proceso de propagación o reproducción vegetativa (Mandujano *et al.* 1998, Piquot *et al.* 1998). En el presente trabajo se decidió seguir la dinámica de los ramets de *T. brachycaulos*, considerando como individuo demográfico a cada una de las rosetas que conformaban los genets. Dado que se esperaba que las tasas vitales del conjunto de rosetas originadas sexualmente (vía semilla), serían diferentes de aquellas presentadas por rosetas originadas por propagación vegetativa, dado el posible aporte nutrimental por parte de la roseta madre, se considero de primordial importancia el indicar señalar el origen de cada una de las rosetas a fin de tener un mejor entendimiento de la dinámica de la población de la especie estudiada.

Dos aspectos importantes de la propagación vegetativa son el efecto fisiológico de la integración entre las partes (ramets), y las consecuencias demográficas, genéticas y evolutivas de producir múltiples copias de un solo genotipo (Schmid & Bazzaz 1987).

En la propagación vegetativa existe una gran gama tanto del grado de integración fisiológica entre los ramets, como del tiempo durante el cual permanecen unidos (Cook 1983; Hartnett & Bazzaz 1983; Mendoza 1994, Klimes *et al.* 1997). La integración de los ramets (interdependencia física y/o fisiológica) puede ser particularmente benéfica en ambientes en donde los recursos son escasos o están distribuidos discontinuamente en el tiempo y en el espacio (Grime 1982; Lau & Young 1988). La interdependencia entre los ramets muchas veces ha sido considerada como un tipo de cuidado materno, el cual afecta severamente el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia de dichas plantas (Hartnett & Bazzaz 1983; Mendoza 1994).

Genéticamente la producción de individuos idénticos podría tener consecuencias, ya que por un lado el proceso de generación de nuevos individuos a través de un proceso de crecimiento en donde no se presenta una

recombinación genética, no contribuye a generar variabilidad genética, a excepción de la ocurrencia de variaciones somaclonales durante la generación de los ramets (Richards 1986), ésto aunado a que la multiplicación de los ramets podría estar aumentando las probabilidades de entrecruzamiento entre parientes y por tanto disminuyendo la variabilidad de las poblaciones por efecto de endogamia. Evolutivamente la generación de ramets es considerada como un punto ciego, es decir que no hay evolución, sin embargo algunos autores (Richards 1986) consideran que las mutaciones somaclonales podrían estar originando suficiente variabilidad genética para dar cabida a la evolución. Demográficamente son varias las implicaciones que la propagación vegetativa confiere a las especies que las presentan. Por un lado, el crecimiento modular de las plantas, en particular el de las plantas clonales, hace que los individuos sean potencialmente inmortales (Gardner & Mangel 1997); y por otro lado, este crecimiento les confiere además el potencial de aumentar de tamaño indefinidamente mediante la expansión lateral, lo cual incrementa las capacidades competitivas y de adquisición de nutrimentos de los genets (Lovett-Doust 1981,1982, Birch & Hutchings 1994, De Kroon & Hutchings 1995).

ESTUDIOS DE DINÁMICA POBLACIONAL

A pesar de que las plantas, dada su sesilidad, podrían ser consideradas como los sujetos perfectos para la realización de estudios demográficos, su análisis mediante la incorporación de técnicas demográficas se empezó a llevar a cabo veintisiete años más tarde que con animales (Franco & Silvertown 1990). Los estudios en demografía de plantas se ven formalizados a partir del trabajo realizado por Harper y White en 1974. Según estos autores, la reticencia de los ecólogos para abordar el análisis demográfico de especies vegetales puede ser atribuida a la naturaleza modular de las plantas, ya que mucha de la teoría y de los métodos fueron desarrollados pensando en organismos unitarios y en los que es fácil determinar la edad.

A partir de entonces se han desarrollado un gran cúmulo de estudios demográficos en especies de plantas (Franco & Silvertown 1990, Silvertown *et al.* 1993, Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Alvarez-Buylla *et al.* 1996). Sin embargo, no todos los gremios de plantas han sido igualmente estudiados, las herbáceas anuales, las palmas y los árboles han sido de los más estudiados, en tanto que gremios como las epifitas, epifilas, lianas y especies de plantas que cambian de sexo son de los menos estudiados (Bierzychudek 1982, Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995, Hietz 1997).

De los pocos estudios demográficos que sobre plantas epifitas existen, la mayoría se ha hecho en especies de orquídeas o bromelias, dos de las familias con más miembros epífitos. Asimismo, gran parte de estos estudios abarcan sólo una fase del ciclo de vida de las especies como es el éxito reproductivo (Ackerman *et al.* 1996), la germinación (Benzing 1978), el crecimiento (Zotz 1995), o la estructura poblacional (Bennet 1990), y sólo unos pocos han abarcado la dinámica del ciclo de vida completo de la especie analizada (Benzing 1981, Hernández-

Apolinar 1992, Larson 1992, Tremblay 1997, Hietz 1997, Zotz 1998), de éstos únicamente Larson (1992) y Hernández-Apolinar (1992) utilizan análisis matriciales para modelar el comportamiento de las poblaciones.

Los análisis matriciales han sido una herramienta muy importante en el modelaje de la dinámica poblacional de especies animales y vegetales, dado que con ellos es posible estimar tres componentes demográficos de una población: la tasa intrínseca de crecimiento de la población (λ), la estructura estable de tamaños y el valor reproductivo de sus miembros (Van Groenendael *et al.* 1988, Caswell 1989), lo que hace posible utilizar esta herramienta en el estudio de la evolución de la historias de vida de las especies (Morris & Doak 1998, Van Tienderen 2000), así como en el desarrollo de planes de manejo y conservación de especies (Peters 1991, Pinard & Putz 1992, Oyama 1993, Durán & Franco 1995, Martínez y Alvarez-Buylla 1995, Silvertown *et al.* 1996). Schemske *et al.* (1994) reconocen que a través de los análisis matriciales es posible responder a dos de las preguntas básicas para el desarrollo planes de manejo y conservación de especies que son: ¿Cuál es la tasa de crecimiento de la población? y ¿Cuál o cuáles son los estadios más vulnerables en el ciclo de vida de la especie?.

Las especies epífitas, al igual que muchas otras especies vegetales, han experimentado una dramática disminución de sus hábitats durante las últimas décadas, debido al creciente impacto de las actividades del hombre sobre las comunidades naturales (Ehrlich 1988, Raven 1988, Southgate 1998). Esto aunado al saqueo masivo de individuos que se realiza en algunas poblaciones naturales, ha puesto en peligro de extinción a muchas de ellas (Hernández-Apolinar 1992, Nadkarni 1992, Rauh 1992). Estas circunstancias hacen imperiosa la necesidad de generar un mayor cúmulo de conocimientos acerca de estas especies, que facilite la implementación de planes de manejo y conservación de especies.

En este contexto se planteó desarrollar un estudio de dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schlecht., especie epífita de la familia Bromeliaceae, con los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL

Describir la dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos*, una planta epífita, en la selva baja caducifolia del Parque Nacional de Dzibilchaltun, a fin de entender los procesos que determinan el tamaño de sus poblaciones y sus cambios numéricos en el tiempo.

Con el fin de cumplir dicho objetivo, se planteó desarrollar los siguientes objetivos particulares:

- ◆ Describir el ciclo de vida de la especie.

- ◆ Estimar las tasas de crecimiento, fecundidad y mortalidad de los diferentes estadios del ciclo de vida, tanto en rosetas originadas por semilla como para aquéllas originadas por propagación vegetativa.
- ◆ Elucidar cuales son los factores bióticos y abióticos que más impacto tienen en el desarrollo, supervivencia y fecundidad de los individuos.
- ◆ Estimar la tasa intrínseca de crecimiento de la población, bajo las condiciones imperantes durante el estudio.
- ◆ Determinar cuales son los estadios del ciclo de vida de mayor importancia en el comportamiento demográfico de la población.
- ◆ Conocer la importancia relativa de la reproducción sexual y la propagación vegetativa en la dinámica de la población.
- ◆ Estimar la variabilidad temporal y espacial en la dinámica poblacional de esta especie.

LA ESPECIE

Tillandsia brachycaulos Schldl. se distribuye ampliamente en las selvas secas y desiertos de México y Centroamérica. Ha sido reportada para México en los estados de San Luis Potosí, Veracruz, Morelos, Oaxaca, Tabasco, Chiapas, Quintana Roo, Campeche y Yucatán. En Centro América se extiende a través de Belice, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá (Isley III 1987). Aunque ha sido reportada para Venezuela (Ramírez & Carnevali 1994), la presencia de tricomas no ornamentados en estos ejemplares sugieren que podría tratarse de otra especie (Mondragón & Barredo 1997). Dentro de la Península de Yucatán es posible encontrarla en todos los tipos de vegetación selvática presentes, es decir selva baja, selva baja inundable, selva mediana subcaducifolia, selva mediana subperennifolia y selva alta perennifolia, siendo más abundante en las selvas bajas caducifolias (Olmsted y Gómez-Juárez 1996). Aunque generalmente se encuentran desarrollándose como epífitas, en algunas ocasiones es posible verlas desarrollándose como rupícolas (Utley 1994, obs. per.).



Figura 1.1 Genet de *Tillandsia brachycaulos*, conformado por dos rosetas y el resto de la inflorescencia de una tercera roseta.

Tillandsia brachycaulos presenta metabolismo fotosintético tipo ácido crasuláceo (CAM) (Martin 1994), el cual junto con las condiciones oligotróficas del ámbito epífita determinan lentas tasas de crecimiento. Su morfología podría ser clasificada como intermedia entre las *tillandsias* tipo tanque y las *tillandsias* atmosféricas (Pittendrigh 1948). Es una planta herbácea de forma arrosetada de 10 a 15 cm de altura en la madurez, con capacidad de generar nuevos individuos tanto por semilla como por propagación vegetativa (Figura 1.1). Sus rosetas son monocárpicas, es decir, mueren después del evento reproductivo; observaciones en el campo permiten sugerir que dicho proceso tarda aproximadamente un año o año y medio. Las plantas de esta especie son acaules, con hojas delgado triangulares, pubescentes, ligeramente ensanchadas en la base, que llegan a medir de 12 a 16 cm de largo por 8 a 15 mm de ancho, de color verde plata a malva, tornándose a un color rojo cereza al momento de florecer, con raíces fibrosas café que le permiten adherirse al forofito. La inflorescencia es una panícula que generalmente no emerge de la roseta, aunque algunas veces el escapo se elonga algunos centímetros por encima de ésta; las brácteas de la inflorescencia muchas veces se confunden con las hojas dando la apariencia de que la roseta tiene flores simples. Las flores son tubulares de 3 a 4 cm de largo, con pétalos de color morado, con pistilo y estambres exsertos (Utlely 1994). Según el estudio realizado por Gardner (1986), acerca de los tipos de polinización presentes en la familia Bromeliaceae con base en la morfología floral de las

paniculata Presl. Asimismo, son abundantes los árboles de *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Polygonaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Ceiba aesculifolia* (H. B. & K.) Britton & Baker (Bombacaceae) y *Phillostylon brasiliensis* Capan. ex Benth & Hook. F. (Ulmaceae). Un conjunto de plantas muy característico de esta comunidad son las cactáceas columnares que cuentan con diversas especies como *Stenocereus laevigatus* (Salm-Dyck) Buxbaum, *Pilosocereus gaumeri* (Britton & Rose) Backeb. y *Pterocereus gaumeri* (Britt. & Rose) Mac Dougal & Miranda, además de algunas otras cactáceas de hábito postrado y trepador.

La comunidad epífita del parque está formada por especies de las familias Cactaceae, Orchidaceae y Bromeliaceae, siendo esta última la que cuenta con la mayor diversidad y abundancia. Dentro de la familia Bromeliaceae, el género mejor representado en diversidad y abundancia tanto en el parque como en la Península de Yucatán es el género *Tillandsia*. Dentro del parque se cuenta con seis especies: *T. paucifolia* Baker, *T. recurvata* L., *T. schiedeana* Steud., *T. elongata* var. *subimbricata* (Baker) L. B. Sm., *T. fasciculata* Swartz, *T. balbisiana* y *T. brachycaulos*, siendo ésta última la especie más abundante.

HOSPEDERO

T. brachycaulos crece sobre una gran variedad de árboles como son *Phillostylon brasiliensis*, *Malpighia glabra*, *Bursera simaruba*, *Pithecellobium mangense*, *Randia* spp. ,etc. e incluso sobre algunas cactáceas columnares, pero es sobre *Gymnopodium floribundum* donde alcanza su mayor abundancia dentro del parque (obs. per.)

Gymnopodium floribundum es una de las especies arbóreas con mayor frecuencia y abundancia en la comunidad vegetal de la zona de estudio, la cual además sostiene un gran número de especies e individuos epífitos (Figura 1.3). Es una especie que mide entre 4 y 8 m de altura, en la selva baja de Dzibilchaltún. Presenta una corteza fisurada de color gris o café oscuro, con hojas papiráceas, alternas simples o fasciculadas. Produce hijuelos en la base del tallo principal, presentando tallos delgados de no más de 30 cm de diámetro, con ramas jóvenes divaricadas, flexuosas y retorcidas, sin formar una copa en forma de cúpula, sino más bien extendida. Se desarrolla comúnmente en las selvas bajas y medianas de la Península de Yucatán, así como en el matorral de dunas costeras (Ortiz 1994).

Las características de la corteza fisurada de esta especie, así como las de la superficie rugosa de sus hojas, permiten la adhesión de los apéndices plumosos de las semillas de *Tillandsia brachycaulos*, lo que favorece la colonización de este forófito.



Figura 1.3 Árbol de *Gymnopodium floribundum*.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J. D., A. Sabat & J. K. Zimmerman.** 1996. Seedling establishment in an epiphyte orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecology* 106: 192-198.
- Adams, W. W. & G. E. Martin.** 1986. Heterophylly and its relevance to evolution within the Tillandsioideae. *Selbyana* 9: 121-125.
- Alvarez-Buylla, E., R. García-Barrios, C. Lara-Moreno & M. Martínez-Ramos.** 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 387-421.
- Baracho, G. S.** 1997. Vegetative propagation in the Bromeliaceae. *Bromélia* 4: 23-28.
- Bennett, B. C.** 1988. A comparison of life history traits in selected epiphytic and saxicolous of *Tillandsia* (Bromeliaceae) from Florida and Peru. Ph. D. Dissertation. University of North Carolina at Chapel Hill. U.S.A.
- Bennett, B. C.** 1991. Comparative biology of Neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *J. Trop. Biol.* 7: 361-371.
- Benzing, D. H.** 1978. The life history profile on *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana* 2: 325-337.
- Benzing, D. H.** 1981a. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Benzing, D. H.** 1981b. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: an hypothesis. *Selbyana* 5: 248-255.
- Benzing, D. H.** 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. Cambridge. 353 pp.
- Benzing, D. H.** 1994. How much is known about Bromeliaceae in 1994. *Selbyana* 15: 1-7.
- Benzing, D. H.** 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press. Cambridge. 665 pp.
- Benzing, D. H. & W. E. Friedman.** 1981. Patterns of foliar pigmentation and their adaptive significance. *Selbyana* 5: 224-240.
- Benzing, D. H. & D. W. Ott.** 1981. Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae: Its origin and significance. *Biotropica* 13: 131-140.
- Bierzuchudek, P.** 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol. Monog.* 52: 331-351.
- Birch, C. P. D. & M. J. Hutchings.** 1994. Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.* 82: 653-664.
- Brown, G. K & C. A. Palací.** 1997. Chromosome numbers in Bromeliaceae. *Selbyana* 18: 85-88.
- Campos-Ríos, G. & R. Durán.** 1991. Vegetación de la Península de Yucatán. El Jardín Botánico como herramienta didáctica. Eds. Colunga P, R. Orellana, N. Ayora, J. Arellano & G. Campos. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida. 25-35 pp.
- Caswell, H.** 1989. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer, Sunderland. 327 pp.

- Chávez, G. M.** 1995. Dzibilchaltún Parque Nacional: flora y fauna. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Biocenosis. 110 pp.
- Chi, F.** 1996. Germinación y viabilidad de *Tillandsia* en la Península. Tesis licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario # 2. SEP. Conkal. Yucatán. 54 pp.
- Clark, K. L., N. M. Nadkarni, D. Schaefer & H. L. Gholz.** 1998. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest, Monteverde, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 14: 27-45
- Cook, R.E.** 1983. Clonal plant populations. *Am. Scientist* 71: 244-253.
- Damman, H. & M. Cain.** 1998. Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *J. Ecol.* 86: 13-26.
- De Kroon, H. & M. Hutchings.** 1995. Morphological plasticity in clonal plant: the foraging concept reconsidered. *J. Ecol.* 83: 143-152.
- De Kroon, H. & J. van Groenendael.** 1997. Preface. Pp. 1-3. In De Kroon, H. & J. van Groenendael eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers. Leiden.
- Durán, R. & Franco M.** 1995. La contribución de la ecología de poblaciones: el caso de *Pseudophoenix sargentii* Wendl. ex Sarg. en la Península de Yucatán. Pp. 77-86. En: UNAM ed. *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques.*, México.
- Ehrlich, P.R.** 1988. The loss of diversity: Causes and consequences. Pp. 21-27. In Wilson E. O., ed. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington.
- Espejo, A & A. R Lopez-Ferrari.** 1998. Current and phylogeographic knowledge of Mexican Bromeliaceae. *Rev. Biol. Trop.* 46: 493-513.
- Fragoso, C. & P. Rojas-Fernández.** 1996. Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforests: ecological and historical determinants. *J. Trop. Ecol.* 12: 729-734.
- Franco, M. & J. Silvertown.** 1990. Plant demography: what do we know?. *Evolutionary trends in plants* 4: 75-76.
- García, E.** 1974. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Apuntes de climatología*. Talleres Larios. México. 155 pp.
- García-Franco, J. G. & C. M. Peters.** 1987. Patron espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en los altos de Chiapas, México. *Brenesia* 27: 35-45.
- Gardner, C.S.** 1986. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana* 9: 76-87.
- Gardner S. N. & M. Mangel.** 1997. When can a clonal organism escape senescence?. *Am. Nat.* 150: 462-490.
- Gentry, A.H. & C: Dodson.** 1987a. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Gentry, A.H. & C: Dodson.** 1987b. Diversity and biogeography on neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- Gilmartin, A.J.** 1983. Evolution of mesic and xeric habits in *Tillandsia* and *Vriesea* (Bromeliaceae). *Syst. Bot.* 8: 233-242.
- Grime, J. P.** 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa. México. 291 pp.
- Harper J. L.** 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892 pp.

- Harper J. L. & J. White.** 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- Hartnett, D. C. & F. A. Bazzaz.** 1983. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779-788.
- Hartnett, D. C. & F. A. Bazzaz.** 1985. The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in a abandoned field. *J. Ecol.* 73: 407-413.
- Hernández-Apolinar, M.** 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 86 pp.
- Hietz, P.** 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85: 767-775.
- Ibisch, P.L., A. Boegner, J. Nieder & W. Barthlott.** 1996. How diverse are neotropical epiphytes? An analysis based on the "Catalogue of the flowering plants and Gymnosperms of Peru". *Ecotropica* 2: 13-28.
- Isley III, P.T.** 1987. *Tillandsia*. Botanical Press. Gardena, California. pp.26-27.
- Janzen, D. H.** 1988. Tropical dry forest: The most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137. In Wilson E. O., ed. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington.
- Kays, S. & J. L. Harper.** 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Trop. Ecol.* 62: 97-105.
- Klimes, L., J. Klimesová, R. Hendriks & J. van Groenendael.** 1997. Clonal architecture: a comparative analysis of form and function. Pp. 1-29. In: De Kroon H. & J. van Groenendael ed.. *The ecology and evolution of clonal plant*. Leiden.
- Kress, W.J.** 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2-22.
- Lamont, B.B.** 1988. Sexual versus vegetative reproduction in *Bankasia elegans*. *Bot. Gaz.* 149: 370-375.
- Larson, R. J.** 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50-56.
- Lau, R. R. & D. R. Young.** 1988. Influence of physiological integration on survivorship and water relation in a clonal herb. *Ecology.* 69: 215-219.
- Lovett-Doust, L.** 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743-755.
- Lovett L.D.** 1982. The battle strategies of plants. *New. Scit.* 81-85
- Lowman, M., F. Hallé, B. Bourcius, P. Coley, N. Nadkarni, G. Parker, K. Saterson & S.J.Wight.** 1995. What's up? Perspectives from the first international forest canopy conference at Sarasota, Florida, 1994. *Selbyana* 16: 1-11.
- Lowman, M. & P. K. Wittman.** 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 55-81.
- Lugo A.E. & F. N. Scatena.** 1992. Epiphytes and climate change research in the caribbean: a proposal. *Selbyana* 13:123-130.
- Madison M.** 1977. Vascular Epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13
- Maillette, L.** 1985. Modular demography and growth patterns of two annual weeds (*Chenopodium album* L. and *Spergula arvensis* L.) in relation to flowering. In. White J ed. *Studies on plant demography*. Academic Press. London.

- Mandujano, M. C. Montaña, I. Mendez & J. Golubov.** 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *J. Ecol.* 86: 911-921.
- Martínez-Ramos, M. & R.E. Alvarez-Buylla.** 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. México.* 56: 121-153.
- Martin, E. G.** 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Bot. Rev.* 60: 1-82.
- Martin, E. G., A. Tüffers, W. B. Herppich & D. von Willert.** 1999. Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphytic crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *Int. J. Plant. Sci.* 160: 307-313.
- McFadden, C.S.** 1991. A comparative demographic analysis of clonal reproduction in a temperate soft coral. *Ecology* 72: 1849-1866.
- Medina, E.** 1990. Ecofisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.* 59: 71-100.
- Mendoza A. E.** 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis* una palma tropical. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México.
- Mondragón, D. & F. Barredo.** 1997. TRICHOMES- and under- utilized taxonomic tool. *J. Bromeliad Society* 25: 50-52.
- Morris, W. F & D. F. Doak.** 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. *Am. J. Bot.* 85: 784-793.
- Nadkarni, N. M.** 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16: 249-256.
- Nadkarni, N. M.** 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana* 9: 44-51.
- Nadkarni, N. M.** 1992. The second international symposium on the biology and conservation of epiphytes. *Selbyana* 13: 1-2.
- Nadkarni, N. M. & J. T. Longino.** 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22: 266-289.
- Nadkarni, N. M. & T. J. Matelson.** 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology.* 72: 2071-2082.
- Nadkarni, N. M. & T. J. Matelson.** 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24: 24-30.
- Occhi, S. S. R. & L. J. Neves** 1996. Anatomia foliar de cuatro especies de *Tillandsia*. *Bromélia* 3: 28-39.
- Olmsted, I. and R. E. Alvarez-Buylla.** 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*, 5: 484-500.
- Olmsted, I. & M. Gómez-Juárez.** 1996. Distribution and conservation of epiphytes in the Yucatan Peninsula. *Selbyana* 17: 58-70.
- Ortiz, J.J.** 1994. Polygonaceae. Fascículo # 10. *Etnoflora Yucatanense*. UADY. Yucatán. México. 61 pp.
- Oyama, K.** 1993. Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic consideration. *Env. Update.* 1: 17-32.
- Peters, C. M.** 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in Mexico. Pp 265-272. In: Gómez-Pompa, A., T.C. Whitmore & M. Hadley ed. *Rain forest regeneration and management*. Paris.

- Pinard, M. A. & F. E. Putz.** 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bull. Inst. Fr. études andines* 21: 637-649.
- Piquot, Y., D. Petit, M. Valero, J. Cuguen, P. de Laguerie & P. Vernet.** 1998. Variation in sexual and asexual reproduction among young and old populations of the perennial macrophyte *Sparganium erectum*. *Oikos* 82: 139-148.
- Pittendrigh, C. S.** 1948. The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad. I the bromeliad flora. *Evol.* 2: 58-89.
- Privat, F.** 1979. Les Bromeliacees, lieu de developpement de quelques insectes pollinisateurs de cacao. *Brenesia* 16: 197-212.
- Rauh, W.** 1992. Are Tillandsias endangered plants?. *Selbyana* 13: 138-139.
- Ramírez, I. & G. Carnevali.** 1994. Note: new records for Venezuela. *Selbyana* 15: 85-86.
- Richards, A.J.** 1986. Plant breeding systems. Allen & Unwin Publishr. London. 370 pp.
- Richardson, B. A.** 1999. The Bromeliad microcosm and the assesment of faunal diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31: 321-336.
- Southgate, D.** 1998. Tropical forest conservation. Oxford University Press. N.Y. 175 pp.
- Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Gooswillie, I. M. Parker & J. G. Bishop.** 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schmid, B. & F. A. Bazzaz.** 1987. Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology* 68: 2016-2022.
- Silvertown, J. M. Franco, I. Pisanty & A. Mendoza.** 1993. Comparative plant demography-relative importance life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* 81:465-467.
- Smith, L. B. & R. S. Downs.** 1974. Pitcairnioideae. Pp.1-62 In: *Flora Neotropica*. Monograph # 14. Hafner Press. N.Y.
- Terry R. G., G. K. Brown & R.G. Olmstead.** 1997. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *Am. J. Bot.* 84: 664-670.
- Thien, L B., A.S. Bradburn and A. L. Welden.** 1982. The woody vegetation of Dzibilchaltún, a Maya archaeological site in Northwest Yucatan, Mexico. Middle American Research Institute. Tulane University, New Orleans. 24 pp.
- Tremblay, R. L.** 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: No sex, no future? *Selbyana* 18: 160-166.
- Utey, J.F.** 1994. Bromeliaceae. Pp. 89-156. En: Davidse G, M. Sousa & A. Chater Eds. *Flora Mesoamericana* vol. 6. Univ. Aut. Mex. Inst. Biol., Missouri Bot. Gard., & Nat. Hist. Mus (London). UNAM. México
- Van Groenendael, J., H. de Kroon & H. Caswell.** 1988. Projection matrices in population biology. *TREE* 3: 264-269.
- Van Tienderen, P. H.** 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology*. 81: 666-679.
- White, J.** 1984. Plant metamerism. *Perpectives on Plant Population Ecology*. Ed. R. Dirzo & J. Sarukhán. Sinauer Associates. Suderland, Massachusetts. Pp15- 47.

- Zaragoza, S.** 1974. Coleópteros de algunas bromelias epífitas y doce nuevos registros de especies para la fauna mexicana. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México 45. Ser. Zoología 1: 111-118.
- Zotz, G.** 1995. How fast does an epiphyte grow?. Selbyana 16: 150-154.
- Zotz, G.** 1997. Substrate use of three epiphytic bromeliads. Ecography 20: 264-270.
- Zotz, G.** 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emerginata*. J. Trop. Ecol. 14: 725-741.
- Zotz, G. & J. L. Andrade.** En prensa. Ecología de epífitas y hemiepífitas. En edit. M. Guariguata & G.Kattan. "Ecología de bosques lluviosos neotropicales". Center for international forestry research.

CAPITULO 2

DISPERSIÓN Y ESTABLECIMIENTO

La dinámica poblacional de una especie está fuertemente influenciada por la capacidad de dispersión y establecimiento de sus individuos (Harper 1977, Nathan & Muller-Landau 2000). A *grosso* modo dicha dinámica puede ser explicada por la fórmula:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad (2.1)$$

Es decir, el número de individuos de una población a la siguiente generación (N_{t+1}), está dado por el número de individuos de la generación actual (N_t), más los individuos que nacen (B), menos los individuos que mueren (D), más los individuos que inmigran a la población (I), menos aquéllos que emigran (E). Sin embargo, generalmente se asume que el número de emigrantes es igual al número de inmigrantes, de tal modo que dichos procesos se compensen entre ellos, o bien que las poblaciones son cerradas, de tal modo que los procesos de inmigración y emigración pueden obviarse. Gran parte de la reticencia a incorporar los procesos migratorios en el análisis de la dinámica de las poblaciones se debe a la dificultad de contabilizarlos apropiadamente (Begon *et al.* 1996).

La migración en plantas es llevada a cabo mediante la dispersión azarosa de unidades vágiles que generalmente son los frutos y las semillas (Begon *et al.* 1996), pero que en algunas ocasiones pueden ser los ramets (Richards 1986).

La importancia de la dispersión en la adecuación de las poblaciones de plantas depende de la heterogeneidad temporal y espacial de su ambiente (Gadgil 1971, Howe & Smallwood 1982). Existen tres hipótesis acerca de los beneficios ecológicos que confiere la dispersión: 1) la "hipótesis del escape" se basa en el hecho que la dispersión puede reducir los procesos de mortalidad densodependientes de las semillas y las plántulas que ocurren cerca de la planta madre; 2) la "hipótesis de la colonización", sostiene que la dispersión permite llegar a colonizar nuevos ambientes abiertos y libres de competencia, los cuales muchas veces son efímeros; y 3) por último la "hipótesis de la dispersión dirigida", asume que las adaptaciones de las unidades vágiles permiten que éstas arriben a micrositios altamente específicos propicios para su establecimiento (Howe & Smallwood 1982). Estas hipótesis, más que excluyentes, son complementarias.

En las especies epífitas, dada las características de discontinuidad, heterogeneidad y fragilidad de su hábitat (Pittendrigh 1948, Bennet 1991, Benzing 1981b, 1990, Freiberg 1997), la evolución de los mecanismos de dispersión parece estar fuertemente moldeada por la importancia de que las semillas arriben a nuevos micrositios adecuados para la germinación y establecimiento de las plántulas y de colonizar continuamente nuevos hospederos (Madison 1977, Benzing 1981a). Por lo que, las hipótesis de colonización y de dispersión dirigida son las que más beneficios aportarían en el ámbito epífita (Bennet. 1991). Al

parecer, la hipótesis del escape ha jugado un papel poco importante dentro del ámbito epífita, ya que el factor que mayormente opera en la mortalidad de plántulas es la sequía, el cual muchas veces es un factor denso-independiente (Benzing 1990, Larson 1992, Zozt 1998). Además, las constantes perturbaciones que ocurren en el ámbito epífita parecen favorecer la convivencia de especies con requerimientos muy similares, independientemente de sus habilidades competitivas (Benzing 1981b, Kernan & Fowler 1995).

Se reconoce la existencia de dos estrategias de dispersión en las especies epifitas: dispersión anemócora y dispersión zoocora, predominando ampliamente la primera en el 84 % de las especies epifitas (Madison 1977, Benzing 1990). Las especies con dispersión anemócora se clasifican en dos grupos: a) las que presentan semillas tipo polvo y que carecen de apéndices, como es el caso de orquídeas y algunas Melastomataceas, Begoniaceas, Lentibulariaceas y Rapataceas; y b) aquéllas que se caracterizan por poseer semillas más grandes provistas de apéndices epidérmicos, como son alas o plumas. Dentro de estas se presentan numerosas especies de las familias Bromeliaceae, Rapataceae, Gesneriaceae y Rubiaceae (Madison 1977, Benzing 1990).

La regeneración exitosa de una especie depende no sólo de que sus semillas sean dispersadas, sino de que sean dispersadas en zonas y épocas donde germinen y se establezcan como plántulas (Fenner 1985, Clark *et al.* 1999). Al igual que en otro tipo de plantas el establecimiento y germinación son fases críticas en la dinámica de las poblaciones de epifitas (Benzing 1981).

Numerosos factores parecen estar involucrados en la germinación y el establecimiento de las semillas de especies epifitas. Entre éstos tenemos factores relacionados con las características del forofito, como son el tipo y estabilidad de la corteza, el ángulo de inclinación de las ramas, la posición dentro de las ramas, la cantidad de líquenes y musgos adheridos a la corteza y la producción de sustancias alelopáticas, así como características relacionadas con el microambiente al cual arriban las semillas, como son disponibilidad de luz, agua y nutrimentos (Pittendrigh 1948; Johansson 1974, Benzing 1978, Yeaton & Gladstone 1982, Dejean *et al.* 1995, Castro *et al.* 1999). La importancia de estos factores varía en función de la especie epífita analizada y el rango de variación que en ellos se presente.

Como se ha mencionado, *Tillandsia brachycaulos* es una especie capaz de crecer en diferentes comunidades vegetales, como son selvas bajas, medianas y altas. Dentro del parque de Dzibilchaltún, se le observa creciendo en diferentes forofitos como son *Gymnopodium floribundum*, *Phillostylon brasiliensis* y *Malpighia glabra* a los cuales coloniza desde la copa hasta el tronco a una altura de pocos centímetros sobre el suelo. Al parecer, las semillas de *T. brachycaulos* presentan una gran vagilidad y un amplio rango de condiciones para germinar. Sin embargo, existen algunas interrogantes con respecto a la dinámica de dispersión y germinación que hace posible la colonización de los forofitos, como son: ¿Es la dispersión de semillas a grandes distancias un evento frecuente?, ¿la posición de

los individuos dentro del forofito afecta su contribución al reclutamiento de nuevos genets?, ¿qué tanto están los genets de un mismo árbol surtiendo de nuevos propágulos al mismo árbol? ¿se presentan iguales probabilidades de germinar a lo largo de todo el forofito?

Con el propósito de contestar estas interrogantes y profundizar en el conocimiento de la capacidad de dispersión y germinación de las semillas de esta especie, se diseñaron diversos experimentos de dispersión y germinación de semillas en el parque de Dzibilchaltún.

METODOLOGÍA

Dispersión de semillas

En abril de 1998 se llevó a cabo un experimento de dispersión a fin de evaluar el efecto de cuatro factores sobre la dispersión de las semillas de *T. brachycaulos*: 1) la altura de la fuente de dispersión de semillas, 2) la altura del área receptora de semillas, 3) la distancia de captura de las semillas y 4) la orientación de captura (Tabla 2.1). Dicho experimento fue repetido en abril de 1999.

Tabla 2.1 Rangos de las variables evaluadas durante el experimento de dispersión de semillas de *T. brachycaulos* durante abril de 1998 y 1999 en el PND.

VARIABLES	RANGOS			
Altura de	1.5m	2.5m	3.5m	4.5m
Distancia de	0.5-1.5m	3-5m	10-15m	
Altura de	0-2m	2.1-4m	4.1-6m	
Orientación	Este	Norte	Oeste	Sur

Se decidió montar el experimento por triplicado, para lo cual se eligieron aleatoriamente tres árboles dentro del parque, separados entre sí por más de 150 m, de tal forma que las probabilidades de que las semillas de una réplica pudieran arribar a las trampas de otra fueran nulas. Los árboles elegidos fueron *Ceiba pentandra*, *Gymnopodium floribundum* y *Pithecellobium dulce*.

Se recolectaron 600 frutos de *T. brachycaulos* ($\pm 90,000$ semillas, ya que cada fruto contiene en promedio 150 semillas) fuera de las parcelas experimentales, los cuales fueron divididos en cuatro lotes de 150 cápsulas cada uno. A cada cápsula se le hicieron seis perforaciones (dos por carpelo) utilizando una aguja de coser, para posteriormente sumergirlas por tres horas en una solución teñida por medio de colorantes vegetales (3/4 partes de colorante por ¼ agua). Con el fin de evaluar las diferentes alturas a las cuales las semillas serían dispersadas, cada lote fue teñido con un color específico de tal forma que las semillas provenientes de una misma altura tuvieran el mismo color y pudieran ser identificadas. Se usó color naranja para teñir las semillas que fueron dispersadas a una altura de 1.5 m, azul para aquellas colocadas a una altura de 2.5 m, verde para aquellas que fueron puestas a los 3.5 m de altura y rojo para aquellas colocadas a 4.5 m de altura.

Cada sublote fue dividido en tres grupos de 50 cápsulas cada uno (7500 semillas/grupo), y a su vez las cápsulas de cada grupo fueron insertadas al azar en un cubo de malla metálica de 10 x 10 x 10 cm (Figura 2.1 b). Cada cubo fue colocado dentro de una bolsa de papel estraza, las cuales fueron colocadas en una secadora hasta que las cápsulas se abrieron. Una vez abiertas las cápsulas, se procedió a colgar de una de las ramas más altas de estos árboles un hilo del que pendían cuatro cubos, cada uno con frutos de un color específico correspondientes a las alturas señaladas. Doce trampas de captura fueron colocadas alrededor de cada uno de los tres árboles, en dirección de los cuatro puntos cardinales (tres por cada punto cardinal). Las trampas se colocaron a tres diferentes rangos de distancia: 0.5-1.5 m, 3-5 m y 10-15 m. Se utilizaron como trampas tiras de 30 cm de ancho por 6 m de altura de tela de mosquitero, impregnadas con grasa a fin de favorecer la adhesión de las semillas (Figura 2.1c).

Las trampas y los cubos con semillas se dejaron en el campo durante cinco días (no fue posible dejarlas por más tiempo debido a fenómenos meteorológicos), después de los cuales las trampas fueron llevadas al laboratorio, donde se contó el número de semillas colectadas a diferentes alturas. De igual modo se procedió a contar el número de semillas que permanecieron en 15 cápsulas escogidas aleatoriamente de entre todos los cubos de todas las alturas, para tener una medida estimada de cuántas semillas no fueron dispersadas (esto último sólo se realizó durante 1999).

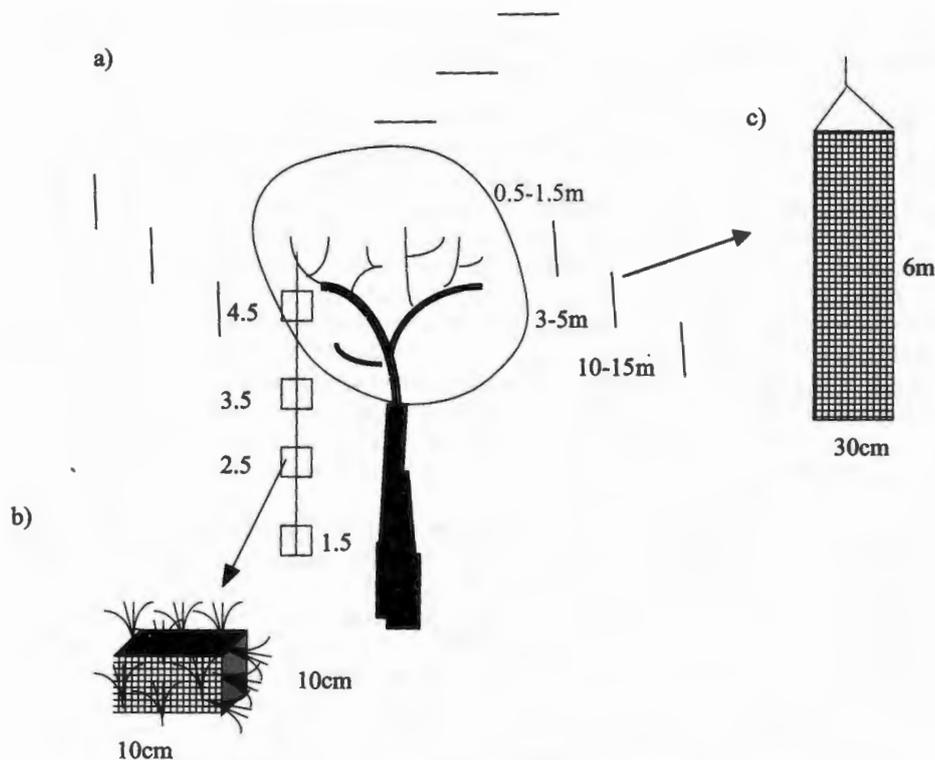


Figura 2.1. Experimento de dispersión de semillas de *T. brachycaulos* en el PND durante abril de 1998 y 1999. a) disposición de trampas de captura y cubos de dispersión en el árbol; b) cubo de dispersión con las cápsulas abiertas; c) trampa de captura.

El porcentaje de dispersión de las semillas que arribaron a las trampas fue calculado dividiendo el número total de semillas capturadas entre el número total de semillas puestas a dispersar multiplicado por 100. El porcentaje de semillas que no se dispersaron se calculó multiplicando el número promedio de semillas no dispersadas por cápsula por el número de total de cápsulas puestas en las rejillas, entre el número total de semillas puestas a dispersar.

A fin de evaluar si existían diferencias estadísticamente significativas entre los factores evaluados se utilizaron modelos log-lineales, a partir de tablas de contingencia múltiple (Everitt 1992).

Experimentos de germinación:

Estos experimentos constaron de dos fases: una en el laboratorio y otra en el campo. Para ello, en abril de 1997 se colectaron 100 frutos maduros fuera de la

zona de estudio, los cuales fueron almacenados en un lugar fresco y oscuro con la finalidad de preservar la viabilidad de las semillas.

Laboratorio: Durante junio de 1997, se montó un experimento con el objeto de evaluar la germinación de las semillas en condiciones controladas. El experimento contó con cuatro réplicas con 30 semillas cada una. A fin de realizar dicho experimento, se tomaron 10 cápsulas las cuales fueron desinfectadas mediante un lavado con detergente (dextran) y enjuagadas con agua destilada. Posteriormente, dentro de una campana de flujo laminar, se sometieron a un baño en agitación con hipoclorito de sodio al 40 % durante 5 min, seguidos de tres enjuagues con agua destilada en agitación. Las semillas fueron colocadas dentro de las cajas petri esterilizadas, las cuales contenían un círculo de papel filtro humedecido con 3 ml de agua destilada como sustrato. Posteriormente las cajas fueron selladas para evitar la pérdida de humedad por evaporación y la entrada de patógenos. Los lotes fueron colocados en un cuarto de germinación con un fotoperíodo de 12:12 h temperatura constante de 25 °C. La germinación fue evaluada a los 7 y 15 días.

Campo: Con el fin de determinar el porcentaje de germinación en condiciones naturales, se realizaron tres experimentos de germinación de semillas durante junio de 1997, 1998 y 1999 dentro del parque de Dzibilchaltún. El experimento contempló el efecto de un factor (altura de siembra de las semillas) con cuatro niveles, con nueve réplicas por nivel durante 1997 y con 18 réplicas por nivel para los años 1998 y 1999. Para ello, se eligieron aleatoriamente nueve y 18 árboles de *Gymnopodium floribundum* tomando a cada uno de ellos como réplicas. En cada árbol se colocaron cuatro lotes de 50 semillas, uno en cada una de las siguientes alturas de 1, 2, 3 y 4m. Las semillas se adhirieron por medio de su apéndice plumoso al tronco o ramas de los árboles con pegamento Tilly Tacker, el cual es inocuo (Benzing 1978, Chi 1994). El porcentaje de germinación fue evaluado a los siete y 15 días al igual que en el experimento en laboratorio. Las diferencias en el porcentaje de germinación fueron analizadas transformando los datos mediante la función arcoseno de la raíz cuadrada de los datos, para posteriormente ensayar un análisis de varianza ANOVA (Zar 1984).

A fin de determinar si existía algún gradiente ambiental que pudiese afectar la germinación, se tomaron lecturas de temperatura, humedad relativa y luz fotosintéticamente activa en cada uno de los forofitos utilizados como soporte, los días 22 de abril y 1 mayo de 1997. Las lecturas fueron realizadas a las diferentes alturas en las que se colocaron las semillas y para ello se utilizó un porómetro PPS system modelo AGA 002. Las lecturas se realizaron a las 7, 10, 13 y 16 horas.

RESULTADOS

Experimento de dispersión

De las 90 mil semillas que fueron puestas a dispersar (contenidas en los 600 frutos utilizados en el experimento), solamente se capturaron en las trampas

446 durante 1998 y 379 durante 1999, lo que representa porcentajes de captura de 0.49 % y 0.42 % respectivamente. Dado el bajo número de semillas capturadas en todas las trampas se decidió sumar los datos de las tres repeticiones en cada uno de los años evaluados para realizar los cálculos y ver las tendencias. En la Tabla 2.2 se muestra el número total de semillas capturadas en todas las trampas, de acuerdo con cada uno de los niveles de las variables evaluadas. Existe una clara disminución del número de semillas capturadas conforme se aleja de la fuente, un incremento del número de semillas dispersadas conforme aumenta la altura de dispersión (con un máximo a los 3.5 metros del suelo) y un máximo de captura a una altura de 2.1- 4 metros. En el caso de la orientación no se observó un patrón evidente.

Tabla 2.2. Número total de semillas capturadas en las tres repeticiones del experimento de dispersión de semillas de *T. brachycaulos* durante abril de 1998 (primer número) y abril de 1999 (segundo número) en los diferentes factores evaluados en el PND.

FACTORES	RANGOS			
Distancia de captura	0.5-1.5m 237-302	3-5m* 128-44	10-15m 81-30	
Altura de captura	0-2m 97-74	2.1-4m 178-208	4.1-6m 171-94	
Altura de dispersión	1.5m 16-63	2.5m 17-38	3.5m 324-197	4.5m 89-78
Orientación de las trampas	Este 94-149	Norte 114-42	Oeste 109-85	Sur 129-100

La Figura 2.2 representa la lluvia de semillas capturadas para ambos años, donde se observa nuevamente la tendencia decreciente en el número promedio de semillas capturadas conforme se alejan de la "planta madre" (i.e. de la fuente de dispersión). Esta tendencia es igual a la reportada para muchas especies anemócoras (Fenner 1985).

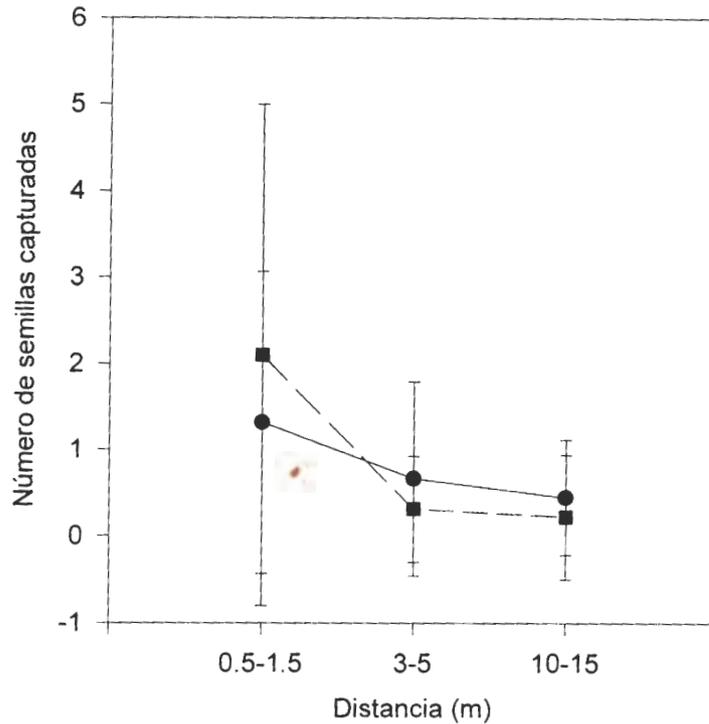


Figura 2.2. Lluvia de semillas de *T. brachycaulos* durante 1998 (●) y 1999 (■) en el PND. Las barras indican ± 2 ES.

A fin de evaluar la independencia de los factores y su significancia estadística se realizó una tabla de contingencia múltiple de 5 factores, la cual fue analizada mediante modelos log-lineales. La Tabla 3.3 muestra los diferentes modelos que fueron construidos para evaluar la independencia entre la variabilidad temporal (1), la distancia de captura (2), la orientación (3), la altura de captura (4) y la altura a la cual son liberadas las semillas (5), sobre su proceso de dispersión. Se muestran los modelos construidos, partiendo de la hipótesis nula de que todos los factores evaluados son independientes, para posteriormente ir agregando términos y ver el efecto que ello tiene sobre el valor de χ^2 .

Tabla 2.3. Modelos log-lineares utilizados para evaluar la independencia entre los diferentes factores que influyen la dispersión de semillas de *T. brachycaulos* en el PND durante abril de 1998 y 1999. 1= año 2= distancia de captura, 3= orientación de la trampa, 4= altura de captura 5=altura de dispersión.

Modelo	Efecto	g.l	x2	Δx^2	p
INTERACCIONES DE PRIMER ORDEN					
1,2,3,4,5		276	883.75		<0.001
1,2,3,4,5,12		274	838.99		<0.001
1,2,3,4,5,13	año x distancia	2		44.76	<0.001
1,2,3,4,5,14	año x orientación	3	851.67	32.08	<0.001
1,2,3,4,5,15	año x altura de captura	2	867.27	16.48	<0.001
1,2,3,4,5,23	año x altura de dispersión	3	701.97	181.78	<0.001
1,2,3,4,5,24	distancia x orientación	6	873.70	10.05	0.122
1,2,3,4,5,25	distancia x altura de captura	4	867.74	7.01	0.135
1,2,3,4,5,34	distancia x altura de dispersión	6	806.63	72.02	<0.001
1,2,3,4,5,35	orientación x altura de captura	6	875.48	8.27	0.219
1,2,3,4,5,45	orientación x altura de dispersión	9	825.30	58.45	<0.001
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45	altura de captura x altura de dis.	6	864.47	19.28	0.003
TODAS LAS DE PRIMER ORDEN					
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,123		229	450.32		<0.001
INTERACCIONES DE SEGUNDO ORDEN					
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,123		223	430.82		<0.001
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,124	año x distancia x orientación	6		19.5	0.003
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,125	año x distancia x altura cap.	4	443.48	6.84	0.144
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,125	año x dist. x alt. dis.	6	442.41	7.91	0.244
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,134	año x ori x alt. cap.	6	404.99	45.33	<0.001
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,135	año x ori x alt. dis.	9	409.97	40.35	<0.001
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,234	dist. x ori. x alt cap.	12	436.04	14.28	0.283
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,235	dist. x ori. x alt. dis.	18	410.36	39.96	0.002

Tabla 2.3 Continuación

Modelo	Efecto	g.l	x2	Δx2	p
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,245		217	419.51		<0.001
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,345	dist. x alt. cap. x alt. dis.	12		30.81	0.002
		211	405.89		<0.001
12,13,14,15,23,24,25,34,35,45,145	ori. x alt. cap. x alt. dis.	18		44.43	<0.001
		223	425.63		<0.001
123,124,125,134,135,145,234,235,245,345	año x alt. cap. x alt. dis.	6		24.69	<0.001
	TODAS LAS DE SEGUNDO ORDEN	132	191.21		<0.001
INTERACCIONES DE TERCER ORDEN					
123,124,125,134,135,145,234,235,245,345,1234		120	150.91		0.029
123,124,125,134,135,145,234,235,245,345,1235	año x dist. x ori. x alt. cap.	12		40.3	<0.001
		114	169.01		<0.001
123,124,125,134,135,145,234,235,245,345,1245	año x dist. x ori. x alt. dis.	18		22.2	0.223
		120	180.00		<0.001
123,124,125,134,135,145,234,235,245,345,1345	año x dist. x alt. cap x alt. dis.	12		11.21	0.511
		114	143.75		0.031
123,124,125,134,135,145,234,235,245,345,2345	año x ori. x alt. cap. x alt. dis.	18		47.46	<0.001
		96	147.72		<0.001
1234,1235,1245,1345,2345	dist. x ori. x alt. cap. x alt. dis.	36		43.49	0.182
	TODAS LAS DE TERCER ORDEN	36	50.28		0.057
12345		0	0		1

Como se puede apreciar de las 10 interacciones de primer orden solamente tres se comportan de manera independiente (la distancia de captura y la orientación; la orientación y la altura de captura; la distancia de captura y la altura de captura) evidenciando que todas las interacciones donde intervienen los factores año y altura a la cual son dispersadas las semillas son dependientes y estadísticamente significativas. Es decir, que para cada una de las variables evaluadas el patrón de dispersión de las semillas es dependiente del año y la altura de dispersión.

Asimismo, se observa que solamente tres de las interacciones de segundo orden se comportan de una manera independiente y dos de las interacciones de tercer orden (1234 y 1345) son significativas. En estas se observa nuevamente que están involucrados el factor año y el factor altura de dispersión. Cuando las interacciones de tercer y cuarto orden se eliminan, el modelo pierde su nivel de ajuste. A partir de estos resultados podemos sostener que el patrón de dispersión de las semillas de *Tillandsia brachycalos* es el resultado de la interacción de numerosos factores, en el que la altura a la cual son liberadas las semillas y la

variabilidad temporal tiene un papel preponderante en el destino final de las mismas.

Del conteo de semillas no dispersadas, se obtuvo un valor promedio de $41\% \pm 10$. Este alto porcentaje de permanencia de las semillas en las cápsulas es un fenómeno frecuentemente observado en condiciones naturales, donde un gran número de semillas no son liberadas o quedan adheridas a la inflorescencia y frecuentemente germinan ahí mismo durante la época de lluvias. No obstante, estas plántulas tienen un destino incierto, ya que poco tiempo después desaparecen debido a que caen al suelo por efecto de la lluvia y la gravedad.

Experimento de germinación

Del experimento de germinación montado en el laboratorio durante junio de 1997, se obtuvo un porcentaje de germinación del 100 % a los 15 días. Contrario a esto, los experimentos de germinación en campo reportaron porcentajes de sólo $2.4\% \pm 4.3$, $3.1\% \pm 4.7$ y $4.2\% \pm 4$ para 1997, 1998 y 1999 respectivamente en el mismo período de tiempo.

De los tres factores evaluados en los árboles sobre los cuales se pusieron las semillas a germinar (figura 2.3), durante los dos días en los que se hicieron mediciones, se observa que las condiciones de humedad relativa y temperatura a las diferentes alturas son muy similares, contrario a lo que se observa para la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la cual muestra un claro patrón descendente conforme disminuye la altura.

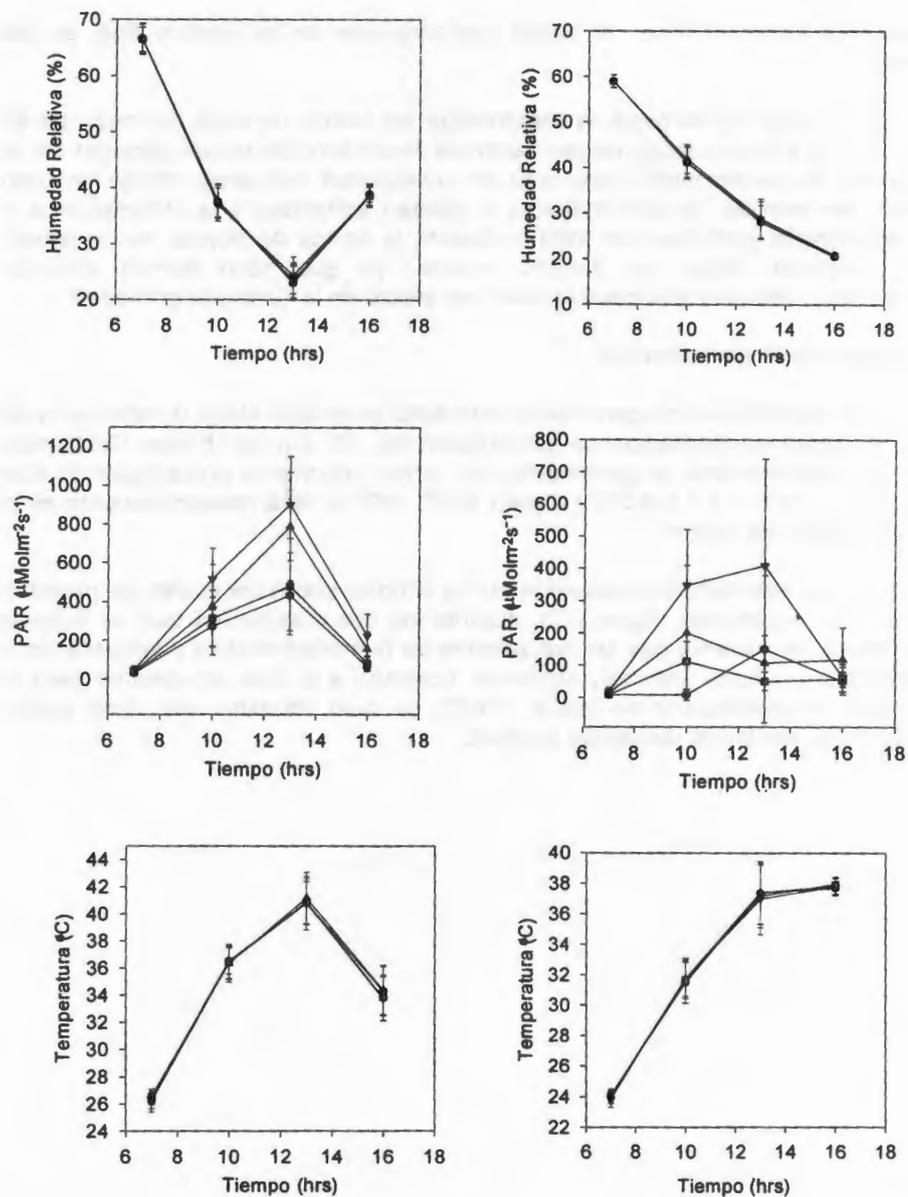


Figura 2.3 Factores microambientales medidos a diferentes alturas sobre nueve árboles de *G. floribundum* (1m \diamond , 2m \blacksquare , 3m \blacktriangle y 4m \times), durante abril de 1997 en el PND. Las gráficas del lado izquierdo representan las condiciones promedio reportadas el 22 abril mientras que las de la derecha muestra las condiciones del 1ro. de mayo, en el eje de las abscisas se representan las horas en que fueron tomadas las mediciones. Las barras representan $\pm 2ES$.

Los porcentajes de germinación obtenidos a las diferentes alturas evaluadas durante los tres años analizados no muestran ningún patrón que pudiera ser relacionado con los factores evaluados (Figura 2.4). En 1997 el porcentaje de germinación más elevado se obtuvo a un metro de altura, donde la cantidad de luz es menor, en tanto que en 1998 y 1999 los mayores porcentajes se presentaron a los tres metros de altura.

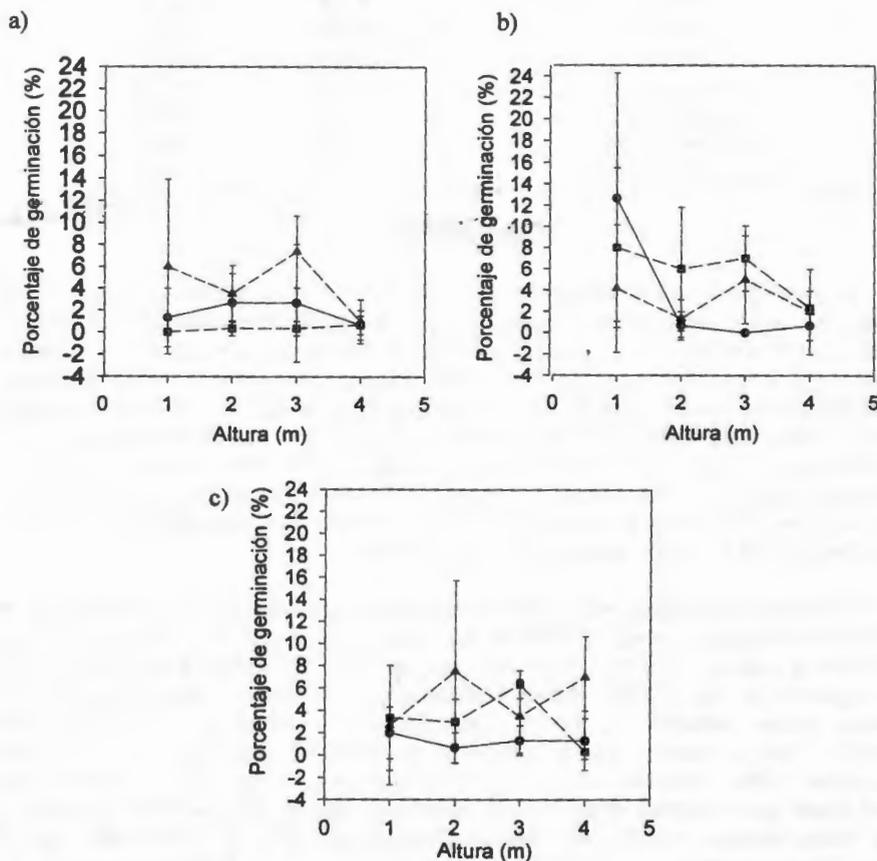


Figura 2.4. Porcentajes de germinación de semillas de *T.brachycaulos* en el PND durante 1997 (●), 1998 (■), 1999 (▲). a)parcela 1, b)parcela 2 c)parcela 3. Las barras representan $\pm 2ES$.

Los análisis estadísticos (Tabla 2.6) muestran que no existe una interacción entre la variabilidad temporal (año), la variabilidad espacial (parcela) y altura a la cual germinan las semillas. Sin embargo, se observa que la germinación se ve afectada por la interacción que se establece entre altura a la cual germinan y la variabilidad temporal, así como por la interacción de la altura con la variabilidad espacial.

Tabla 2.6. Resultados del ANOVA realizado a fin de comprobar si existían diferencias significativas en los factores evaluados durante el experimento de germinación de semillas de *T. brachycaulos* durante 1997, 198 y 1999 en el PND. * diferencias significativas $P \leq 0.05$

TRATAMIENTO	g.l		
	Efecto	F	P
año	1	1.567	0.214
parcela	2	6.956	0.002*
altura	3	2.484	0.066
año*parcela	2	4.505	0.014*
año*altura	3	2.869	0.041*
parcela*altura	6	2.309	0.041*
año*parcela*altura	6	1.657	0.142

DISCUSIÓN

La importancia de la dispersión de semillas en la dinámica poblacional de una especie, está fuertemente determinada por la variabilidad espacial y temporal de su ambiente (Gadgil 1971). Dentro del ámbito epífita, ambos aspectos resultan relevantes: la variabilidad espacial está dada no sólo por la diversidad de forofitos, sino también por la diversidad de micrositos dentro de los mismos forofitos (Benzing 1990, Zotz & Andrade en prensa); en tanto que la variabilidad temporal está determinada por varios factores como son el crecimiento natural del forofito, la frecuente ruptura de sus ramas o la caída del mismo hospedero, la pérdida del follaje del árbol, así como la variabilidad en las condiciones climatológicas (Chase 1987, Matelson *et al.* 1993, Mondragón *et al.* 1999).

El síndrome de dispersión más común dentro de las plantas epífitas es la anemocoria. Asimismo, este síndrome es común en especies cuyos frutos se encuentran a grandes alturas, como son las epífitas, las lianas y los árboles del dosel superior de las selvas (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991). Esta convergencia evolutiva puede deberse a que la dispersión por viento se ve fuertemente favorecida entre mayor sea la altura a la cual las semillas son liberadas (Augspurger 1986, Matlack 1987). *T. brachycaulos* es una especie anemócora que, al igual que muchas especies de este tipo, libera sus semillas durante la época seca cuando existe una menor obstrucción para la dispersión de las mismas (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991), que acorde con lo anterior presenta las tasas de dispersión más altas entre más alto se encuentren las plantas madres (Tabla 2.2).

Tillandsia brachycaulos presentó un porcentaje de dispersión de semillas del 41 % y un porcentaje más bajo de captura del 0.45 %. Dichos resultados son inferiores a los reportado por García-Franco (1990), quien montó un experimento similar para semillas de *T. deppeana* Steudel en un bosque caducifolio. Este autor reporta 2.1 % de captura, a pesar de que el área de captura de sus trampas fue tan solo de 3.4 m², comparado con los 64.8 m² utilizados en nuestro experimento; esta diferencia de captura pudo deberse a la combinación de diferentes factores,

como son el hecho de que García-Franco haya montado su experimento en un lugar más o menos despejado de vegetación aledaña, el que haya colocado la fuente de dispersión a una sola altura (6.9 m), el que haya orientado sus trampas en dirección de los vientos, el que haya utilizado semillas libres dispuestas en una charola, junto con los fuertes vientos que reportados para la zona (Xalapa Ver.). El mismo autor reporta un 55% de dispersión de semillas, comparado con el 41% encontrado durante el experimento montado en 1999. Nuevamente los fuertes vientos de la zona durante la época de dispersión y la altura a la cual fueron colocadas las charolas para que se dispersaran las semillas, pudieron ser los responsables de la diferencia.

El patrón de dispersión de semillas de *T. brachycaulos*, al igual que el de la mayoría de las plantas vasculares, está fuertemente influenciado por la distribución espacial de los individuos reproductores, por la cantidad de semillas producidas y por la lluvia de semillas (Nathan y Muller-Landau 2000). La agregación de los individuos adultos, junto con el patrón de lluvia de semillas, muestra que la mayoría de los propágulos son depositados a cortas distancias de la planta madre, y que los eventos de dispersión a larga distancia sólo ocurren ocasionalmente (Figura 2.2). Este patrón de dispersión coincide fuertemente con lo reportado por otros autores que han trabajado con diferentes especies de *Tillandsia* (García-Franco 1990, Harvey 1996).

La dispersión de las semillas de *T. brachycaulos* parece verse afectada por el hecho de que las semillas tienden a viajar en grupo, ya que frecuentemente sus apéndices plumosos se enredan entre sí, lo que provoca una menor dispersión dado que se aumenta el peso de la masa transportada. Además, es frecuente observar en el campo que la mayoría de las semillas de las cápsulas no son dispersadas y quedan adheridas a la planta madre como una cascada de semillas, o quedan adheridas a la corteza de las ramas cercanas a la planta madre como si fuesen una telaraña de semillas unidas por su apéndice plumoso.

Este fenómeno de dispersión a corta distancia aunado a la dispersión en grupo de las semillas provenientes del mismo genet, la aportación de semillas del mismo genet en varios eventos reproductivos (ramets), así como la adecuación diferencial de los genets ubicados a distintas alturas podría tener importantes repercusiones en la estructura genética de este tipo de poblaciones, ya que todos los factores mencionados incrementan la probabilidad de entrecruzamiento entre parientes cercanos, dando como resultado una disminución en la diversidad genética de la población debido a procesos de endogamia.

Por otra parte, los eventos de dispersión a gran distancia que se presentan en esta especie, aunque poco frecuentes, podrían tener un importante impacto en la diversidad genética de las poblaciones, dado que la llegada de una especie a lugares donde anteriormente no se encontraba puede estar acompañada de cambios evolutivos significativos (Eckert *et al.* 2000), debido a un muestreo atípico de la población fuente simplemente como producto de cuestiones azarosas (efecto fundador). El cambio evolutivo durante la colonización puede ser de particular

significado si afecta aspectos claves de la historia de vida o el sistema genético. Asimismo, la dispersión a larga distancia tiene un costo en la dinámica de las poblaciones dada la alta probabilidad de muerte que está involucrada durante este proceso (Silvertown & Lovett 1993).

La dispersión de semillas puede ser analizada en diferentes niveles; a nivel de individuo, a nivel de población o a nivel de metapoblación (Silvertown & Lovett 1993). En el caso de *T. brachycaulos* a nivel de individuo se observa que la mayoría de las semillas no son dispersadas y de las que se dispersan un gran número queda en el mismo forofito, lo cual parece garantizar la permanencia de los propágulos en sitios ya probados; a nivel de población la dispersión de semillas podría tener un alto costo demográfico dada la baja probabilidad de llegar a nuevos micrositios seguros (0.0045 %), mientras que a nivel metapoblacional la dispersión estaría jugando un papel clave en la colonización de nuevos sitios y por tanto en el mantenimiento del sistema de subpoblaciones.

El éxito de la dispersión no radica sólo en el movimiento de las semillas, sino en que éstas lleguen a los micrositios propicios para su germinación y establecimiento (Harper 1977). Los bajos porcentajes de germinación o

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J. D., A. Sabat & J. K. Zimmerman.** 1996. Seedling establishment in an epiphyte orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecology*. 106: 192-198.
- Augsburger, C. K.** 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *Amer. J. Bot.* 73: 353-363.
- Begon, M., J. L. Harper, & C.R. Townsend.** 1996. *Ecology*. Third edition. Blackwell Science. Oxford. 1049 pp.
- Bennett, B. C.** 1991. Comparative biology of Neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *J. Trop. Biol.* 7: 361-371.
- Benzing, D. H.** 1978. The life history profile on *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana* 2: 325-337.
- Benzing, D. H.** 1981a. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Benzing, D. H.** 1981b. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: an hypothesis. *Selbyana* 5: 248-255.
- Benzing, D. H.** 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press. Cambridge. 354 pp.
- Castro, J. C., J. H. D. Wolf, J. G. García-Franco & M. González-Espinosa.** 1999. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas.
- Chase, M. W.** 1987. Obligate twig epiphytes in the Oncidiinae and other neotropical orchids. *Selbyana* 10: 24-30.
- Chi, F.** 1996. Germinación y viabilidad de *Tillandsia* en la Península. Tesis licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario # 2 SEP. Conkal, Yucatán. 54 pp.
- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. Hillerislammers, J. McLachlan, J. Mohan & P. Wyckoff.** 1999. Interpreting recruitment limitation in forest. *Am. J. Bot.* 86: 1-16.
- Dejean, A. I. Olmsted & R.R. Snelling.** 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an biosphere reserve, Quintana Roo. Mexico. *Biotropica* 27: 57-70.
- Downs, R.J.** 1964. Photocontrol of germination of seeds of the Bromeliaceae. *Phyton* 21: 1-6.
- Downs, R.J. & A.A. Piringer.** 1958. Seed germination in the Bromeliaceae. *Bromel. Soc. Bull.* 8: 36-38.
- Eckert, C. G., B. Massonnet & J. J. Thomas.** 2000. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced population of flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae). *Can. J. Bot.* 78: 437-446.
- Hernández-Apolinar, M.** 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 86 pp
- Fenner, M.** 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. London 146 pp.
- Freiberg, M.** 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* 18: 77-84.

- Gadgil, M.** 1971. Dispersal: Population consequences and evolution. *Ecology*. 52: 253-261.
- García-Franco, J. G.** 1990. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel. (Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 80 pp.
- Harper J. L.** 1977. Population biology of plants. Academic Press. London. 892 pp.
- Harvey, C. A.** 1996. Patterns of seed colonization and seedling establishment of ball moss (*Tillandsia recurvata*) and sand live oak trees (*Quercus germinata*) in central Florida. *Florida Scient.* 59: 76-81.
- Hernández-Apolinar, M.** 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. UNAM. México. 86 pp.
- Howe, H. F. & J. Smallwood.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias & L. González-García.** 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotropica* 23: 242-254.
- Johansson, D.** 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suecica*. 59: 1-136.
- Kernan, C. & N. Fowler.** 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *J. Ecol.* 83: 65-73.
- Larson, R. J.** 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50-56.
- Madison M.** 1977. Vascular Epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13
- Matelson, T. J, N. M. Nadkarni & J. T. Longino.** 1993. Longevity of fallen epiphytes in a neotropical montane forest. *Ecology* 74: 265-269.
- Matlack, G. R.** 1987. Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *Amer. J. Bot.* 74: 1150-1160.
- Mondragón, D., R. Durán, I. Ramírez & I. Olmsted.** 1999. Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán *Selbyana* 20: 250-255.
- Nathan, R. & H. C. Muller-Landau.** 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE* 15: 271-277.
- Pittendrigh, C. S.** 1948. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I the bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Richards, A.J.** 1986. Plant breeding systems. Allen & Unwin Publ. London. 370 pp.
- Silvertown J.W. & J. Lovett-Doust.** 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science. Oxford. 203 pp.
- Yeaton, R.I. & D.E. Glandstone.** 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK) in Guanacaste Province. Costa Rica. *Biotropica* 14: 137-140.
- Zotz, G. & J. L. Andrade.** En prensa. Ecología de epífitas y hemiepífitas. En "Ecología de bosques lluviosos neotropicales". ed. M. Guariguata & G.Kattan. Center for international forestry research.
- Zotz, G.** 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J. Trop. Ecol.* 14: 725-741.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs. 697 pp.

CAPITULO 3

DINÁMICA POBLACIONAL DE *Tillandsia brachycaulos* EN EL PARQUE NACIONAL DE DZIBILCHALTÚN

A partir de la década de los 70's se han llevado a cabo numerosos estudios sobre la dinámica poblacional de plantas, los cuales se han desarrollado principalmente en hierbas, árboles, arbustos y palmas (Silvertown *et al.* 1993). Sin embargo, existen algunos grupos de plantas como son las epífitas y las epifilas, en donde la existencia de este tipo de estudios es prácticamente nula (Martínez-Ramos & Alvarez-Bulla 1995). El desarrollo de este tipo de estudios, en el caso de plantas epífitas, se ha visto obstaculizado muchas veces por lo inaccesible de sus individuos, no obstante, el desarrollo de nuevas tecnologías de escalamiento e infraestructura para trepar árboles han permitido un mayor acercamiento a este tipo de plantas (Lowman & Wittman 1996).

De los pocos estudios demográficos que sobre plantas epífitas existen, se pueden deducir varias de las características de historias de vida que pueden ser asociadas al ambiente epifito, como son bajas tasas de crecimiento (Benzing 1978, Zolt 1995), una elevada capacidad reproductiva expresada a través de la producción de semillas vágiles y la generación de nuevos individuos a través de la propagación vegetativa (Benzing 1981, Bennett 1988), bajas tasas de germinación en campo (Benzing 1978, Hernández-Apolinar 1992), carencia de banco de semillas (Bennet 1988, Benzing 2000), una alta mortalidad en los estadios infantiles y una tasa de mortalidad relativamente constante una vez superados dichos estadios (Benzing 1981, Tremblay 1997, Hiezt 1997, Zolt 1998), altas tasas de mortalidad relacionadas con la caída de individuos y poca mortalidad relacionada con daño foliar generado por herbivoría (Benzing 1981, Hiezt 1997, Zolt 1998).

Sin embargo, existen muy pocos trabajos publicados en los que se abarque el ciclo de vida completo de alguna especie epífita (Benzing 1981, Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992, Tremblay 1997, Hiezt 1997, Zolt 1998), de éstos únicamente Larson (1992) y Hernández-Apolinar (1992) utilizan análisis matriciales para modelar el comportamiento de las poblaciones. Los análisis matriciales han sido una herramienta muy importante en el modelaje de la dinámica poblacional de especies animales y vegetales, dado que con ellos es posible estimar tres componentes demográficos de una población: la tasa intrínseca de crecimiento de la población, la estructura estable y el valor reproductivo de sus miembros (Van Groenendael *et al.* 1988, Caswell 1989). Un complemento importante de los análisis matriciales son los análisis de sensibilidad y elasticidad, los cuales son utilizados para estimar el cambio en los valores de λ en función de cambios en alguno de los parámetros demográficos que comprenden el ciclo de vida de la especie (De Kroon *et al.* 1986, Caswell 1989).

Los análisis matriciales, junto con los análisis sensibilidad y elasticidad, forman parte de las herramientas básicas empleadas en el estudio de la dinámica poblacional de especies silvestres (Duran 1992, Horvitz & Schemske 1995) así como en el estudio de las características y evolución de historias de vida (Stern 1992, Byres & Meagher

1997, Barot *et al.* 2000, Benton & Grant 2000) y en el desarrollo de planes de manejo y conservación de especies (Peters 1991, Pinard & Putz 1992, Durán & Franco 1995, Martínez y Alvarez-Buylla 1995, Silvertown *et al.* 1996)

Durante las últimas décadas la pérdida acelerada del hábitat ha puesto en peligro de extinción a muchas especies animales y vegetales (Ehrlich 1988), especialmente a las especies epífitas, ya que éstas requieren de la presencia de hospederos para poder desarrollarse, por lo que cuando una zona es perturbada es necesario que primero se establezca el estrato arbóreo para que tiempo después se desarrolle la comunidad epífita. Además, debido a sus inusuales hábitos de crecimiento y su belleza, muchas especies epífitas han sido saqueadas extinguiendo muchas de sus poblaciones naturales; ejemplo de ello son las 12 especies epífitas de *Tillandsia* reportadas en el CITES (Rauh 1992).

Ante este panorama, resulta de vital importancia generar información que ayude a entender el comportamiento demográfico de este tipo de especies que han logrado conquistar el dosel de las selvas tropicales y quienes llegan a jugar un papel importante en el funcionamiento y riqueza de este tipo de comunidades.

A fin de incrementar el conocimiento sobre la dinámica poblacional de especies epífitas, así como el papel que está jugando la propagación vegetativa en el mantenimiento de este tipo de especies, se planteó desarrollar el estudio demográfico de *T. brachycaulos*, en una selva baja caducifolia, utilizando para ello matrices de transición del tipo Lefkovich.

METODOLOGÍA

Muestreo de la población

Con el fin de estudiar el comportamiento demográfico de *Tillandsia brachycaulos* dentro del parque de Dzibilchaltún, en octubre de 1996 se seleccionaron aleatoriamente tres sitios de estudio, separados entre sí aproximadamente de 100 a 200 m, ésto con la finalidad de abarcar la variabilidad espacial dentro del parque. En cada sitio se eligieron tres árboles de *Gymnopodium floribundum*, tratando de escoger aquellos árboles que presentaban un gran número de individuos epífitos. Se consideró como individuo cada una de las rosetas de *T. brachycaulos*. Las rosetas de *T. brachycaulos* localizados por debajo de los 3.8 m de altura fueron etiquetadas y numeradas, utilizando para ello una escalera. El marcaje se realizó colocando una etiqueta de dymo en una de las hojas más exteriores de la roseta, o en la rama en que se sostenían cuando los individuos eran muy pequeños.

Las tasas demográficas (natalidad, mortalidad y crecimiento) fueron calculadas a partir de censos bimensuales a fin de detectar los eventos estacionales en los individuos marcados. El periodo total de observación y seguimiento de los individuos fue de noviembre de 1996 a diciembre de 1999, abarcando tres ciclos anuales. Durante cada censo se midió la altura de las rosetas (desde su base hasta la punta de la hoja

más alta) y se contó el número de frutos e hijuelos de cada una de ellas. De igual modo se reportó en cada fecha de observación la muerte o caída de los individuos. Dada la naturaleza monocárpica de las rosetas de *T. brachycaulos* se les consideró demográficamente muertas una vez que habían florecido. Para estimar las tasas demográficas se realizaron análisis para cada uno de los años evaluados, juntando los datos de los individuos posados sobre los nueve árboles estudiados. Desafortunadamente no fue posible realizar un análisis para cada uno de los sitios de muestreo dado el bajo número de individuos que en cada uno de ellos existía, de tal modo que nos permitiera tener una idea precisa de la variabilidad espacial de la dinámica que se sabe se presenta en las poblaciones naturales (Moloney 1988, Durán 1992, Horvitz & Schemske 1995), no obstante, la distribución de los árboles muestreados a lo largo del parque permitió incorporar la variabilidad espacial existente dentro del parque.

La elección de *G. floribundum* como árbol hospedero se basó en que ésta es una especie típica de las selvas bajas caducifolias de la Península de Yucatán, cuya arquitectura y poca altura facilitan las mediciones. Además, se observó que en el parque ésta es una especie frecuentemente y ampliamente colonizada por los individuos de *T. brachycaulos*.

Análisis Matriciales

El modelo

Dentro de los estudios de dinámica poblacional, los análisis matriciales han sido una poderosa herramienta matemática para la determinación de las tasas de crecimiento de las poblaciones. Son dos los tipos de matrices más frecuentemente utilizados: las matrices tipo Leslie (1945) generalmente son utilizadas en organismos unitarios donde las tasas vitales están regidas principalmente por la edad de los individuos, dada la estrecha relación tamaño-edad que en ellos se presenta. En los organismos modulares, donde existe una gran plasticidad en el crecimiento y donde la relación tamaño-edad está pobremente expresada, las matrices tipo Lefkovitch (1965) son las más empleadas, ya que en ellas las tasas vitales están relacionadas con el tamaño de los individuos, más que con sus edades (De Kroon *et al.* 1986, Caswell 1989).

Las matrices de tipo Lefkovitch, al igual que las de Leslie, son matrices cuadradas, es decir, que poseen el mismo número de renglones que de columnas. Cada entrada de la matriz representa la contribución de un estadio dado hacia otro estadio, durante un lapso determinado (de t a $t+1$), que en general es un periodo de un año. En cada matriz, el primer renglón corresponde a la fecundidad de los individuos de cada estadio (F), mientras que en la diagonal principal se representan los valores de permanencia P (probabilidad de sobrevivir y permanecer en el mismo estadio) y por último en las subdiagonales se ubican las probabilidades de transición T (probabilidad de crecer o decrecer y pasar a otro estadio). La Tabla 3.1 muestra un esquema de una matriz hipotética, en donde la segunda letra subíndice de cada entrada indica el estadio de procedencia de los individuos, mientras que la primera letra subíndice indica el

estadio destino y la letra principal indica el proceso que está involucrado. Por ejemplo, la entrada F_{ij} indica que se trata de una fecundidad, en donde el estadio j está aportando nuevos individuos al estadio i (Caswell 1989).

Tabla 3.1 Ejemplo de matriz hipotética, en donde se ejemplifican los posibles procesos demográficos y los estadios involucrados en ellos.

	i	j	k
i	0	F_{ij}	F_{ik}
j	T_{ji}	P_{jj}	T_{jk}
k	T_{ki}	T_{kj}	P_{kk}

A diferencia de las matrices de Leslie, en donde sólo hay valores diferentes de cero para el primer renglón (fecundidad) y en la primera subdiagonal (crecimiento), las matrices de tipo Lefkovich son aplicables a organismos con ciclos de vida más complejos (Caswell 1986, van Groenendael *et al.* 1988), en los cuales pueden existir valores diferentes de cero en diversas entradas de la matriz. En muchas especies de plantas es posible incluir valores en más de una subdiagonal (Huenneke & Marks 1987, Moloney 1988, Damman & Cain 1998); dichos valores indicarían la capacidad de los individuos para decrecer, o crecer lo suficientemente rápido para transitar más de una categoría en el período de tiempo que incluye la proyección, o bien permanecer en la misma categoría. Del mismo modo, se pueden incorporar valores a ciertas entradas de la matriz que representen la propagación vegetativa de los individuos (McFadden 1986, Caswell 1989, Mendoza 1994, Mendoza & Franco 1998).

Matemáticamente, cuando una matriz es multiplicada por un vector, y esta multiplicación es repetida una y otra vez con los vectores que van resultando, se obtienen tres parámetros a los cuales es posible asociar un significado biológico:

a) Auto-valores: definidos como las raíces propias de la matriz. Existe uno por cada categoría empleada en la matriz y son denominados λ . El autovalor dominante (i.e., de mayor valor) denominado λ_1 , puede ser interpretado como la tasa intrínseca de crecimiento de la población representada por la matriz. Existe una relación directa entre el parámetro maltusiano y λ ($r = \ln \lambda$). Se dice que una población está creciendo cuando el valor de λ es mayor que uno, que está decreciendo si es menor a uno y que se encuentra estable cuando es igual a uno. El cociente entre el primer auto valor y el segundo nos proporciona la tasa de amortiguamiento (damping ratio), misma que puede ser interpretado como el período de oscilación de λ antes de que alcance la estabilidad. Entre mayor sea la diferencia entre los autovalores mencionados, mayor será el tiempo requerido para alcanzar dicha estabilidad (Caswell 1989).

b) Auto-vectores: existe el mismo número de auto-vectores que de auto-valores, sin embargo, es el auto-vector derecho que corresponde al autovalor dominante, al que se le puede atribuir un significado biológico. El denominado auto-vector derecho (w) representa la estructura poblacional al alcanzar el equilibrio, ya que sus valores pueden ser interpretados como la proporción de individuos de la población dentro de cada uno de los estadios que la componen.

Una de las características de las matrices cuadradas e irreducibles es la ergodicidad, es decir, que cuando una matriz es iterada en numerosas ocasiones al final del proceso la proporción de individuos que contiene cada uno de los elementos de este vector se mantiene constante. Cuando esto ocurre se dice que la población ha alcanzado su estructura estable (w) y es en este momento que el valor de λ adquiere sentido para explicar el comportamiento en crecimiento de la población.

c) Auto-vector izquierdo (v): al igual que en el caso del auto-vector derecho, el auto vector izquierdo perteneciente al auto-valor dominante es al que se le puede atribuir un significado biológico. Este vector representa el valor reproductivo de los individuos de los diferentes estadios (de Kroon *et al.* 1986, Caswel 1989). Dicho valor proporciona una evaluación del valor presente que tienen los individuos de cada estadio, en términos de su probable aportación a la población en las futuras generaciones, mediante la sumatoria de la multiplicación de las probabilidades de sobrevivencia y la fecundidad promedio de los estadios por los cuales va transitando.

Las matrices de transición nos permiten proyectar el tamaño de la población a corto, mediano y largo plazo, para lo cual, una vez creada la matriz, se multiplica por el vector conformado por el número de individuos que existen en cada estadio de la población. Dicha multiplicación puede ser representada por la ecuación:

$$n_{t+1} = An_t \quad (3.1)$$

Donde n_{t+1} es el vector que contiene el número de individuos de cada estadio al tiempo $t+1$, A es la matriz de transición y n_t es un vector que representa la estructura actual de la población.

Cabe mencionar que como todo modelo, los análisis matriciales trabajan bajo ciertos supuestos (Caswell 1989, Pinart & Putz 1992), los cuales son:

- ◆ Las categorías de tamaño y/o edad elegidas describen apropiadamente a la población.
- ◆ Los valores de las entradas de la matriz de transición no cambian en el tiempo.
- ◆ No se presentan fenómenos denso-dependientes.
- ◆ Todos los individuos dentro de una misma clase experimentan las mismas probabilidades de supervivencia, reproducción y crecimiento.
- ◆ El destino de los individuos es Markoviano, es decir, no se ve influenciado por su historia (Bierzychudek 1982).

Dada la falta de realidad de la mayoría de los supuestos, no se debe olvidar que estos modelos matriciales son una herramienta de proyección y no de predicción. Además, es importante considerar que bajo ciertas circunstancias, algunos de estos supuestos son violados (ver Caswell 1989).

En el presente estudio se decidió utilizar matrices tipo Lefkovitch, ya que permiten la incorporación de diferentes estrategias reproductivas (*T. brachycaulos* produce semillas e hijuelos vegetativos), la posibilidad de que los individuos permanezcan en el mismo estadio, así como el tránsito a más de una categoría durante el lapso de un año.

Clasificación de los individuos

Como lo mencionan los supuestos uno y cuatro, es muy importante tratar de elegir categorías o estadios que representen adecuadamente a los individuos que tienen diferentes destinos demográficos dentro de la población. Se reconoce que existen dos tipos de error al hacer las categorías que constituyen la población: un error asociado al tamaño de la muestra, es decir, que a menor tamaño muestral mayores posibilidades de error en las estimaciones; y un segundo error asociado con las probabilidades de tránsito de los individuos, lo cual puede estar relacionado con la amplitud del intervalo de tamaños considerado y puede provocar que dentro de un mismo estadio se incluyan individuos con características demográficas diferentes (Vandermeer 1978, Moloney 1986). Además, la permanencia de los individuos dentro de cada estadio se vería incrementada si el intervalo de tamaños es muy amplio, o por el contrario, el tránsito de individuos de un estadio hacia el siguiente se incrementaría si el intervalo fuera demasiado estrecho (Moloney 1986). Aún cuando Moloney (1986) y Vandermeer (1978) proponen métodos estadísticos para establecer categorías en las cuales se procura reducir ambos tipos de error, en general los investigadores prefieren categorizar a los individuos de acuerdo con el conocimiento de la especie en el campo, tratando de que dichas categorías reflejen de mejor forma la biología de la especie y asegurándose de tener tamaños de muestra que permitan estimaciones robustas de las probabilidades de transición (Durán 1985, Mendoza 1994, Valverde 1995).

En el presente trabajo se decidió clasificar a los individuos por estadios en función de su altura y algunas características fenológicas, para lo cual se realizó un muestreo preliminar con el fin de conocer los diferentes parámetros morfológicos y sus rangos de variación. Para ello, cincuenta individuos de diferentes tamaños y origen fueron colectados, a los cuales se les midió la altura y se estimó su cobertura, a la par que se observaron caracteres arquitectónicos y morfológicos que permitieran clasificar a los individuos.

Dado que se esperaban diferentes tasas de crecimiento, reproducción y sobrevivencia de los individuos provenientes de semillas en comparación con aquellos originados asexualmente, se procedió a hacer categorías paralelas para los individuos de diferente origen. Es decir, se utilizaron los mismos intervalos para crear los estadios con el fin de hacer comparaciones entre categorías similares, por ejemplo, entre infantiles e hijuelos.

A partir de los análisis anteriores 11 categorías fueron propuestas, seis para los individuos originados por semilla y cinco para los individuos originados por propagación vegetativa.

Individuos originados de semilla:

- ◆ **Plántulas (p):** individuos menores de 0.5 cm de altura, con hojas de apariencia aplanada generalmente dispuestas en forma de un abanico desplegado.
- ◆ **Infantiles (i):** individuos pequeños, entre 0.5 a 2.4 cm de altura, donde es posible distinguir la forma arrosetada. Es una roseta compacta formada por hojas generalmente carnosas y erguidas.
- ◆ **Juveniles (j):** individuos de 2.5 a 4.9 cm de altura, cuyas hojas empiezan a perder carnosidad, a tomar más la forma triangular y a curvarse un poco. Inicia la apertura de la roseta.
- ◆ **Adultos 1 (a1):** individuos de 5 a 7.9 cm de altura, con hojas curvas de forma triangular plana perfectamente distinguible, en los cuales existe la posibilidad de reproducirse.
- ◆ **Adultos 2 (a2):** plantas de 8 a 11.4 cm de altura.
- ◆ **Adultos 3 (a3):** plantas mayores de 11.5 cm de altura.

Individuos originados por propagación vegetativa

- ◆ **Hijuelos (h):** individuos entre 0.5-2.4 cm de altura, generalmente aplanados, con hojas totalmente compactadas, las cuales empiezan a sobresalir ligeramente de la base de la hoja.
- ◆ **Juveniles clonales (jc):** individuos de 2.5 a 4.9 cm, con hojas muy gruesas y carnosas.
- ◆ **Adultos clonales 1 (ac1):** plantas de 5 a 7.9 cm de altura, con hojas triangulares planas. La roseta es perfectamente distinguible y posee la posibilidad de reproducirse.
- ◆ **Adultos clonales 2 (ac2):** plantas de 8 a 11.4 cm de altura.
- ◆ **Adultos clonales 3 (ac3):** plantas con una altura mayor de 11.5 cm.

A partir de las categorías establecidas, las observaciones en campo sobre el comportamiento de los individuos y el conocimiento de la naturaleza monocárpica de las rosetas, se elaboró un esquema del ciclo de vida de *Tillandsia brachycaulos* (Figura 3.1) Las flechas representan los posibles destinos que pueden tener los individuos dentro de cada estadio entre un año y otro: crecer lo suficiente para cambiar de estadio (c), sobrevivir sin transitar al siguiente estadio (p), reproducirse a través de la producción de plántulas (F) o de hijuelos (f).

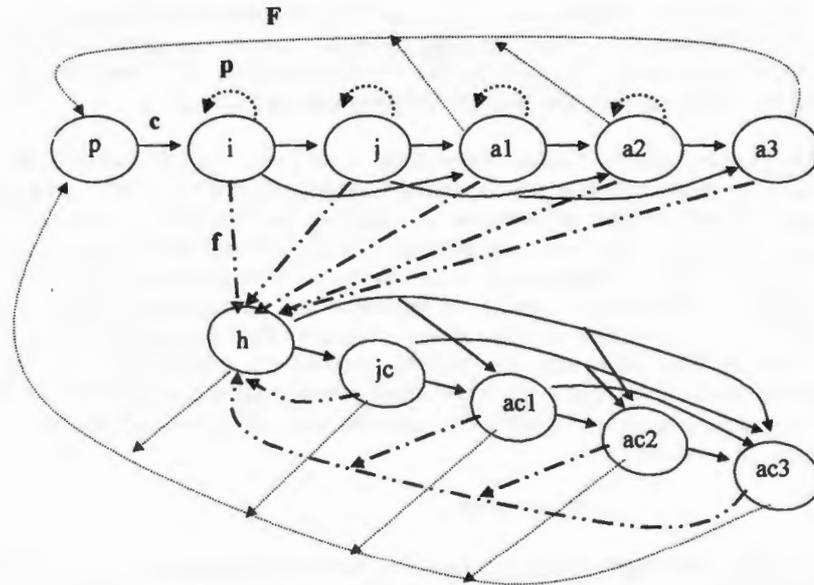


FIGURA 3.1. Esquema del ciclo de vida de *Tillandsia brachycaulos* dentro del PND. Las flechas indican la dirección de la aportación de un estadio a otro.

Cálculo de las tasas demográficas

Con los datos obtenidos a lo largo de los censos periódicos, se procedió a calcular los valores anuales de fecundidad, permanencia y transición de los diferentes estadios, para lo cual los datos fueron agrupados en tres periodos anuales: el primer periodo comprendió de diciembre de 1996 a diciembre de 1997, el segundo de diciembre de 1997 a diciembre de 1998, y el último de diciembre de 1998 a diciembre de 1999.

Los valores de transición de los distintos estadios se estimaron de acuerdo a la proporción de individuos de cada categoría que, a lo largo de un año, alcanzó la altura suficiente para pasar a otra categoría o que decreció lo suficiente para entrar dentro del intervalo de alturas de un estadio inferior. Las tasas de permanencia fueron calculadas en función de la proporción de individuos de cada categoría que sobrevivieron pero que no alcanzaron la altura suficiente para cambiar de estadio durante ese año.

Las proporciones tanto de tránsito como de permanencia se calcularon utilizando tablas de frecuencias, las cuales, a diferencia de las matrices de transición, cuentan con más renglones que columnas, ya que integran a la muerte como un posible destino (estadio) de los individuos. Para crear este tipo de tablas se coloca el número de individuos que empezaron en un estadio y terminaron en otro a lo largo de un año. Por ejemplo, utilizando la matriz hipotética de la Tabla 3.1, vemos que en el estadio i se reportaron catorce individuos durante el primer censo, de los cuales a lo largo de un

año cuatro pasaron al estadio de j y 10 murieron. Una vez llena la tabla de frecuencias, se procedió a dividir cada celda de cada columna, la cual representa un estadio, entre el número de individuos reportados para dicho estadio al inicio del año evaluado (n). Con los resultados se procedió a llenar las matrices de transición.

Las fecundidades fueron estimadas con base en el número de plántulas promedio que cada individuo de un estadio produce durante un año, ya que, como lo menciona Caswell (1989), el integrar la categoría de semillas en el ciclo de vida de especies que carecen de banco de semillas implica un error de un año de retraso en el ciclo de vida. Dado el bajo número de plántulas encontradas en el campo, ya sea porque había muy pocas o porque no pudieron ser detectadas (debido a su tamaño pequeño, a que se pierden entre el follaje y a que es fácil confundirlas con plántulas de otras especies de *Tillandsia*) se decidió montar un experimento de germinación (capítulo 2), para tener una estimación más precisa del reclutamiento. La fecundidad por estadio con base en el número de plántulas *per capita* por estadio (formula 3.2) se calculó con la fórmula:

$$F_{ij} = c * s * g * d \quad (3.2)$$

Es decir, se contó el número total de cápsulas producidas por los individuos del estadio analizado, dicho número fue multiplicado por el número promedio de semillas producidas por cápsula (150), por la probabilidad de germinación (2.4%, 3.1% y 4.2 % para 1997, 1998 y 1999) y por la probabilidad de dispersión exitosa (0.0045), estimados a partir de los promedios de experimentos de dispersión montados en el campo, (capítulo 2); por último el valor obtenido fue dividido entre el número total de individuos dentro de la categoría. Para saber cuántas semillas se producen en cada cápsula, se contó el número de semillas de 50 cápsulas, las cuales se colectaron al azar fuera de las parcelas experimentales.

Para estimar la propagación vegetativa *per capita* (fórmula 3.3) por estadio, se determinó el número total de hijuelos producidos por los individuos de cada categoría, para posteriormente dividir esta cantidad entre el número total de individuos pertenecientes a dicha categoría.

$$f_{ij} = h / \text{ind} \quad (3.3)$$

Matrices de transición

Las probabilidades de tránsito, de permanencia, los valores de fecundidad, y de propagación vegetativa se vaciaron en matrices de transición de tipo Lefkovich, las cuales fueron iteradas utilizando el programa desarrollado por Argaez¹, para estimar la tasa de crecimiento de la población (λ), así como la estructura estable y el valor reproductivo (Caswell 1989).

¹ Programa inedito desarrollado por el MC. Jorge Argaez en 1996.

Intervalos de confianza de lambda

Dado que el valor de lambda es calculado con base en las tasas demográficas de la población estudiada (supervivencia, fecundidad y crecimiento), es conveniente establecer intervalos de confianza para dicho valor (Caswell 1989, Alvarez-Buylla & Slatkin 1991).

Existen diferentes métodos para calcular los intervalos de confianza de lambda. Alvarez-Buylla y Slatkin (1991,1993, 1994) mencionan que la selección del método dependerá de la clase de datos disponible, de la magnitud y correlación de la estructura de los errores de estimación. Por ello, estos autores recomiendan utilizar simulaciones de Montecarlo cuando los coeficientes de variación de las entradas de la matriz ($CV = \sigma/a_{ij} * 100$) son mayores del cincuenta por ciento; sin embargo, sugieren utilizar el método analítico para tener una aproximación de los intervalos cuando no se cuenta con el equipo para realizar las simulaciones de Montecarlo. En el presente trabajo, en muchas de las entradas los coeficientes de variación fueron mayores del 50 %, por lo que los intervalos de confianza estimados son poco finos, no obstante nos sirven para tener una idea de la variación en las estimaciones.

Mediante el método analítico los límites de confianza se estiman a través de la suma de los productos de las varianzas y las sensibilidades de cada entrada, lo que permite estimar la varianza asociada a lambda asumiendo una distribución normal de los errores estándar (Caswell 1989). En algunas ocasiones la estimación del valor de una entrada afecta la estimación de otra (e.g. si se sobreestima la permanencia de un estadio, se estará subestimando la transición de éste a otro estadio), por lo que Alvarez-Buylla y Slatkin (1991) proponen incorporar a la ecuación la covarianza en un segundo término, lo cual se representa como sigue:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} V(a_{ij}) s(a_{ij})^2 + \sum_{i,j=k,l} Cov(a_{ij}, a_{kl}) * s(a_{ij}) * s(a_{kl}) \quad (3.4)$$

donde $V(\lambda)$ es la varianza de lambda, $V(a_{ij})$ es la varianza asociada a dicha entrada, s representa el valor de sensibilidad de la entrada y $Cov(a_{ij}, a_{kl})$ es la covarianza que existe entre cada par de entradas localizadas en una misma columna.

El valor de las varianzas asociadas a las entradas de fecundidad se obtiene directamente de la variación observada en los datos de campo, mientras que el cálculo de las varianzas asociadas a las entradas de permanencia y transición, al ser estas proporciones, se realiza asumiendo una distribución de tipo binomial en los valores de estas entradas, para lo cual se utiliza la siguiente fórmula:

$$V(a_{ij}) = a_{ij} * (1 - a_{ij}) / n \quad (3.5)$$

donde n es el número total de individuos dentro del estadio de la entrada analizada.

De la misma forma, el valor de las covarianza es estimado con la siguiente fórmula:

$$\text{Cov}(a_{ij}, a_{kj}) = -(a_{ij})(a_{kj})/n \quad (3.6)$$

Para obtener los límites de confianza de la lambda con un 95 % de confianza, es necesario estimar la desviación estándar de λ , para lo cual se calcula la raíz cuadrada de la varianza; una vez hecho lo anterior, los límites se establecerán sumando o restando dos veces el error estándar al valor de λ ($\lambda \pm 2 \sigma$) (Zar 1984)

Comparación de las estructuras poblacionales

Con el fin de determinar si existen diferencias estadísticamente significativas entre las estructuras poblacionales encontradas al inicio de cada período y las estructuras estables predichas por el modelo (Tabla 3.2), se procedió a realizar pruebas de X^2 (Zar 1984), utilizando el programa estadístico Statistica.

Tabla 3.2 Pruebas de X^2 aplicadas para comparar entre las estructuras poblacionales de *T. brachycaulos* encontradas en los diferentes periodo en el PND y las estructuras estables predichas por las matrices de transición de los diferentes periodos evaluados.

Estructura Observada	Estructura Estable (w)
1997	w 1997
1998	w 1998
1999	w 1999

Otra forma de calcular las diferencias entre estructuras poblacionales es utilizando el Índice de disimilitud de Keyfitz (fórmula 3.7)(Mendoza 1994), el cual indica qué tan diferentes son las estructuras evaluadas. Para dicho cálculo se resta el valor de la categoría de la estructura encontrada del valor de la misma categoría estimada en la estructura estable (w); la sumatoria de las diferencias que resulten positivas en cada categoría es el valor del índice.

$$\Delta = \sum (\text{est. obs} - w), \text{ sólo cuando dichas diferencias sean positivas.} \quad (3.7)$$

Análisis de sensibilidad y elasticidad

Los análisis de sensibilidad y de elasticidad son un complemento importante de los análisis matriciales. Por medio de ellos se evalúa cómo cambia el valor de λ cuando se cambia el valor de alguna de las entradas de la matriz y el resto de las entradas permanecen constantes (Caswell 1989, De Kroon *et al.* 1986). La diferencia matemática entre el análisis de sensibilidad (Formula 3.8) y el análisis de elasticidad (Formula 3.9) radica en que mientras en el primero se evalúa el cambio absoluto del valor de la entrada sobre el valor de λ , en el segundo se evalúa el cambio proporcional de dicha entrada sobre λ (Caswell 1989, De Kroon *et al.* 1986).

$$s_{ij} = (\delta\lambda / \delta a_{ij}) \quad (3.8)$$

$$e_{ij} = (\delta\lambda / \delta a_{ij}) * (a_{ij} / \lambda) \text{ ó } s_{ij} * (a_{ij} / \lambda) \text{ ó } <w, v> / <W, V> \quad (3.9)$$

Donde w, v son el valor de la estructura estable y del valor reproductivo de la entrada analizada y W, V son la sumatoria de las estructuras estables y los valores reproductivos de los diferentes estadios que conforman el ciclo de vida de la especie analizada.

La sensibilidad refleja el potencial demográfico para que la selección actúe sobre un carácter que afecta una transición particular (Horvitz & Schemske 1995) por lo que los valores de sensibilidad han sido utilizados como un vector de la presión selectiva en los estudios de evolución de historias de vida (Emlen 1970, Stern 1992). Asimismo, los valores de sensibilidad son utilizados en el cálculo de otros parámetros, como son los valores de elasticidad y los intervalos de confianza asociados al valor de λ (Horvitz & Schemske 1995).

Dado que la suma de las entradas de la matriz de elasticidad es uno, Silvertown *et al.* (1993) postulan que es posible sumar diferentes regiones de la matriz de elasticidades, las cuales representen diferentes procesos demográficos del ciclo de vida (crecimiento, supervivencia, reproducción y propagación), o estadios, con el fin de determinar la importancia de estos procesos y/o estadios sobre el comportamiento de la tasa finita de incremento. Para ello, se procedió a sumar el valor de elasticidad por estadio y por proceso a fin de determinar cuál es el estadio que mayor influencia tiene en el comportamiento de λ , así como cuál es el proceso que funge como el más importante.

Las matrices de elasticidad para los tres años del estudio de la dinámica poblacional de *T. brachycaulos*, fueron obtenidas directamente al correr las matrices de transición, mientras que las matrices de sensibilidad fueron obtenidas manualmente para lo cual se despejó el valor de s_{ij} de la fórmula 3.9.

Comparación de matrices

Con el fin de evaluar las diferencias observadas entre las matrices de transición calculadas para cada año, se utilizaron modelos log lineares. Este tipo de modelos ha sido sugerido por Caswell (1987) para comparar entre matrices de diferentes hábitats, diferentes años o sujetos a diferentes tratamientos experimentales.

Los modelos log lineares, están basados en modelos lineares, los cuales relacionan los logaritmos de las entradas de tablas de contingencia con las variables categóricas que definen dicha tabla. Con este tipo de análisis se prueba la bondad de ajuste de diferentes modelos, en los cuales se incorporan algunas de las variables y las interacciones entre ellas, para describir la tabla de contingencia. La bondad de ajuste de los diferentes modelos es comparada mediante pruebas de X^2 (Everitt 1992, Zar 1984).

Los modelos utilizados fueron: ED-A, EA-D, EA-DA, EA-DE-DA y EAD, con los cuales se evaluó el efecto del año (A) y del estadio inicial (E) en el destino final de los individuos (D). Para esto, se procedió a realizar tablas de contingencia de tres vías, las

cuales se construyeron utilizando las tablas de frecuencias previamente obtenidas. Los modelos log lineares fueron realizados utilizando el programa estadístico Statistica.

Variabilidad temporal

Uno de los supuestos bajo los que trabajan los análisis matriciales es que las condiciones no varían a través del tiempo, a pesar de que es bien sabido que las condiciones ambientales que afectan las tasas demográficas varían temporalmente (Bierzychudek 1982, Moloney 1988, Horvitz & Schemske 1995). A raíz de esto, se han desarrollado diferentes métodos tratando de incorporar eventos estocásticos dentro del modelaje de la dinámica de las poblaciones (Bierzychudek 1982, Foster & Marks 1987, Caswell 1989, Silva *et al.* 1991, Caswell & Trevisan 1994).

Dentro de este trabajo se utilizó el método aplicado por Caswell y Trevisan (1994), Silva *et al.* (1991) y Foster y Marks (1987), el cual consiste en multiplicar las matrices de cada año ($A^{(h)}$, $h=1,2\dots m$, donde A = matriz anual, h = año analizado, m = último año analizado) para crear una serie de matrices periódicas (A'). Las matrices periódicas asumen que las condiciones que imperaron durante el período evaluado se repiten cíclicamente y representan todas las posibles transiciones que ocurrirían con las condiciones evaluadas. Aunque no se puede asegurar que las condiciones se repitan cíclicamente, se decidió utilizar dicho procedimiento a fin de modelar el comportamiento de la dinámica de la población involucrando fluctuaciones en las condiciones del medio. El número de matrices A' va estar en función del número de combinaciones posibles según el orden en que sean multiplicadas las matrices anuales analizadas ($A^{(h)}$), las cuales a su vez son multiplicadas por un vector al tiempo t .

$$N_{(t+m)} = [A^{(1)}A^{(2)}\dots A^{(m)}] n(t) = A' n(t) \quad (3.10)$$

Dependiendo del orden en que se multipliquen las matrices se obtendrá una matriz A' diferente; sin embargo, los valores de λ obtenidos de todas las matrices A' serán iguales.

Al iterar la matriz A' hasta alcanzar la estructura estable, obtenemos la tasa de crecimiento de la población (λ), sólo que en este caso se ha incorporado ya la variabilidad temporal en el comportamiento demográfico de la especie.

RESULTADOS

Las matrices de transición obtenidas durante los tres períodos evaluados (Tabla 3.3) muestran una clara tendencia creciente en los valores de fecundidad, tanto por plántulas como por hijuelos, conforme aumenta el tamaño de los individuos. Asimismo, se observa que los individuos originados por propagación vegetativa presentan un mayor número de transiciones, es decir que pueden transitar más de una categoría en el lapso de un año, producto de un crecimiento más acelerado que el de plantas que provienen de semillas.

Desafortunadamente las matrices de los dos últimos periodos cuentan con muy pocos individuos en algunas de los estadios (a_2 y a_3 durante 1998 o p , i , j , a_1 , a_2 y a_3 durante 1999), lo cual determina que el cálculo de las transiciones correspondientes sea poco robusto, ya que como lo mencionan Vandermeer (1978) y Moloney (1986), un bajo número de individuos puede provocar errores de estimación debido a errores de muestreo. Sin embargo, a pesar de que los valores de transición obtenidos pueden ser el resultado de un comportamiento azaroso de los individuos o el comportamiento inusual de los mismos, nos permiten tener una idea del posible comportamiento de los individuos pertenecientes a dichos estadios.

Tabla 3.3 Matrices de transición de *T. brachycaulos* en el PND. En el primer renglón se muestran los valores de fecundidad vía plántula, en la diagonal principal los valores de permanencia y en las subdiagonales las probabilidades de transitar a otros estadios. El renglón correspondiente al estadio de hijuelos, muestra la fecundidad vía hijuelos. n es el número de individuos utilizados para el análisis. qx es la tasa de mortalidad (muertos/ind.)

1997												
	p	i	j	a_1	a_2	a_3	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃	
p	0	0	0	0.007	0.017	0.036	0	0.001	0.011	0.024	0.035	
i	0.286	0.167	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
j	0	0.330	0.189	0	0	0	0	0	0	0	0	
a_1	0	0.103	0.378	0.134	0	0	0	0	0	0	0	
a_2	0	0	0.081	0.179	0.066	0	0	0	0	0	0	
a_3	0	0	0.014	0	0.082	0	0	0	0	0	0	
h	0	0.039	0.108	0.448	0.754	0.940	0	0.300	0.507	0.985	1.243	
jc	0	0	0	0	0	0	0.033	0.57	0	0	0	
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.148	0.183	0.035	0	0	
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0.180	0.207	0.193	0.037	0	
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0.115	0.126	0.175	0.066	0	
n	14	78	74	67	61	18	61	87	171	213	76	
qx	0.714	0.397	0.338	0.687	0.852	1.000	0.525	0.425	0.596	0.897	1.000	
98												
	p	i	j	a_1	a_2	a_3	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃	
p	0	0	0	0	0.008	0.05	0.002	0.006	0.014	0.041	0.035	
i	0.222	0.31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
j	0.56	0.23	0.286	0.187	0	0	0	0	0	0	0	
a_1	0	0	0.286	0.343	0	0	0	0	0	0	0	
a_2	0	0	0	0.062	0.5	0	0	0	0	0	0	
a_3	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0	
h	0	0	0	0.244	0.5	1	0	0.245	0.573	0.586	0.793	
jc	0	0	0	0	0	0	0.22	0.161	0.063	0	0	
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.148	0.225	0.101	0.098	0	
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0.032	0	0.24	0.279	0	
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0	0.664	0.087	0.311	0	
n	18	26	14	32	10	2	27	31	79	61	74	
qx	0.722	0.462	0.429	0.406	0.500	1.000	0.593	0.548	0.506	0.311	1.000	

Tabla 3.3 Continuación

1999	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0.375	0.714	2	0	0.245	0.220	1.345	2.35
i	0.667	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0	0.375	0.273	0	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0.25	0.454	0.235	0	0.167	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0	0.294	0.428	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0	0	0.143	0	0	0	0	0	0
h	0	0.375	0.182	0.421	0.571	0.667	0	0.326	0.341	1	1.157
jc	0	0	0	0	0	0	0.333	0.041	0.015	0.011	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.111	0.204	0.118	0.034	0.025
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0	0.204	0.412	0.310	0.225
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0	0.143	0.176	0.322	0
n	3	8	11	17	7	6	9	49	68	87	40
qx	0.333	0.375	0.273	0.471	0.429	0.833	0.556	0.408	0.279	0.322	0.750

Al comparar los valores de lambda tomando en cuenta sus intervalos de confianza, se observa que no existen diferencias entre ellos, excepto al comparar el período 1997 con el del período 1999 (Tabla 3.4). Se observa que los valores de lambda para los períodos de 1997 y 1998 son inferiores a uno lo que indica que la población se encuentra decreciendo, pero es durante realmente durante 1997 que λ alcanza su valor más bajo, el cual aun con los límites de confianza no alcanza el valor de uno; mientras que al incluir los intervalos de confianza el valor de λ para el período 1998 se eleva hasta 1.09 indicando que la población estaría creciendo ligeramente, al igual que durante el período 1999.

Tabla 3.4 Valores de lambda obtenidos a partir de las matrices anuales de la población de *T. brachycaulos* en el PND. Se presenta, además, los intervalos de confianza, calculados a partir del método propuesto por Caswell (1989) en el primer renglón y por el método sugerido por Alvarez-Buylla y Slatkin (1991) en el segundo renglón.

1997	1998	1999
0.75 \pm 0.208	0.8 \pm 0.300	1.08 \pm 0.215
0.75 \pm 0.208	0.8 \pm 0.293	1.08 \pm 0.205

Las diferencias observadas en los valores de lambda durante los años evaluados pueden ser atribuidas principalmente a las diferencias en las tasas de mortalidad (Figura 3.2) y fecundidad vía plántulas (Tabla 3.3) que se presentaron a lo largo de los tres años. El alto valor de λ del período 1999 fue el resultado de bajas tasas de mortalidad, así como las tasas más altas de fecundidad vía semilla, mientras que el bajo valor de λ para el período 1997 podría ser explicado por los altos valores de mortalidad que se presentaron así como por los bajos valores de fecundidad reportados para ese año.

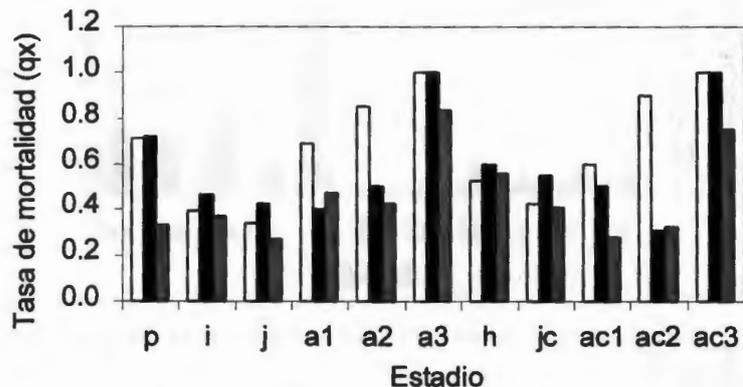


Figura 3.2. Tasas de mortalidad de los diferentes estadios del ciclo de vida de *T. brachycaulos* durante 1997(□), 1998(■) y 1999(▒) en el PND.

Las Figuras 3.3 muestra las estructuras reportadas al inicio de cada período y las estructuras estables predichas por el modelo. Estas últimas presentan, en general, un mayor número de individuos en la categoría de hijuelos; este resultado se repite cuando se aplica el índice de Keyfitz (Tabla 3.5), el cual indica que un mayor número de hijuelos debiera estar presente. La falta de hijuelos en las estructuras iniciales puede atribuirse a la fecha del primer censo de cada período, el cual se llevó a cabo en diciembre, es decir, entre cuatro y seis meses después de la época de producción de hijuelos (julio a septiembre), dando como resultado que al momento de censar muchos hijuelos se encontrasen ya en categorías superiores. No obstante, no se debe olvidar que la estructura estable es calculada bajo el supuesto de que las condiciones permanecen constantes, lo cual raramente ocurre en la naturaleza, por lo que las diferencias encontradas tal vez sean el resultado de un efecto combinado de lo mencionado con anterioridad y el cambio de las condiciones en las cuales se desarrolla la población.

Del mismo modo, el elevado número de individuos esperados dentro de las categorías de individuos originados por semilla para el período 1999, pudo ser el resultado de los altos valores de fecundidad vía semilla para ese año.

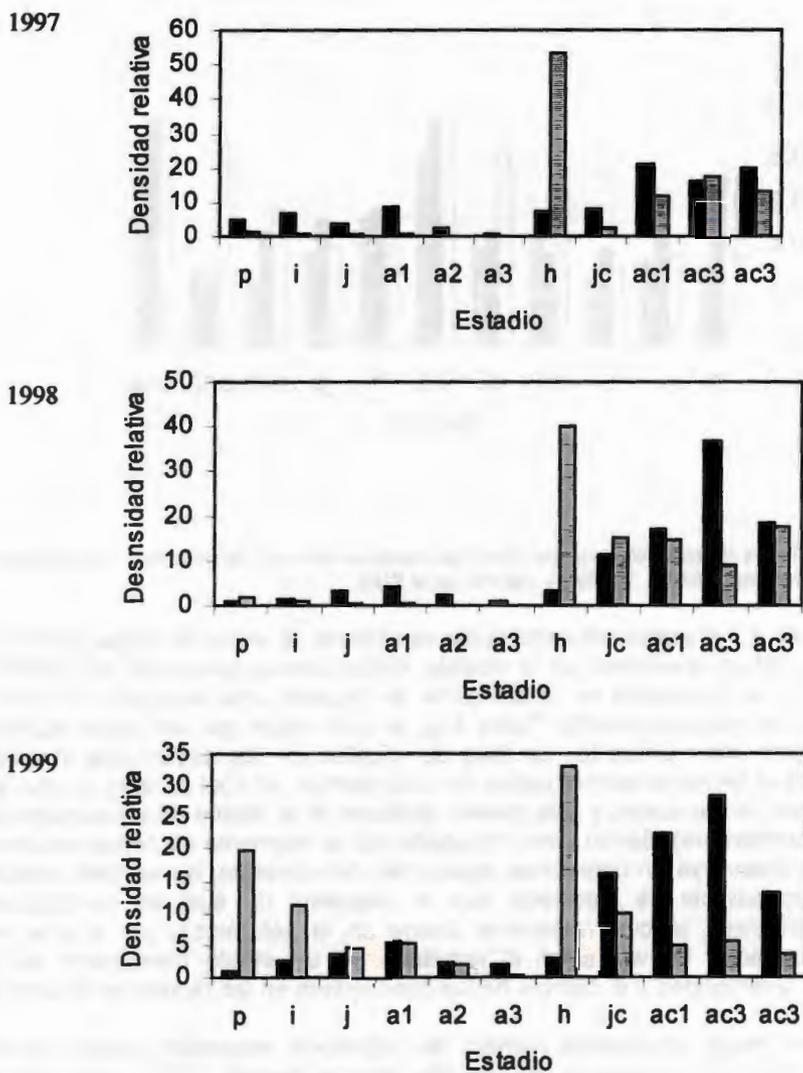


Figura 3.3. Estructuras poblacionales de *T. brachycaulos* encontradas en los diferentes períodos evaluados en el PND (■) y estructuras estables (w) predichas por las matrices de transición (□).

Tabla 3.5. Índice de disimilitud de Keyfitz, utilizado para comparar las estructuras poblacionales observadas de *T. brachycaulos* en el PND contra las estructuras estables predichas por las matrices

Estadio	w97 vs 97	w88 vs 98	w99 vs 99
p		0.86	21.82
i			11.48
j			2.89
a ₁			
a ₂			
a ₃			
h	45.80	36.24	20.65
jc		3.76	
ac ₁			
ac ₂			
ac ₃			
Total	45.8	40.85	56.84

Las pruebas de X^2 (Tabla 3.6) corroboran las diferencias observadas en las Figura 3.3, mostrando que existen diferencias significativas para la mayoría de las comparaciones, a excepción de las estructuras encontradas durante 1998 y 1999 las cuales no difieren estadísticamente.

Tabla 3.6. Prueba de X^2 para la comparación de estructuras poblacionales. *diferencias significativas $P \leq 0.05$.

	g.l.	X^2	P
1997 vs w 1997	10	188.2	<0.001*
1998 vs w 1998	10	136.4	<0.001*
1999 vs w 1999	10	196.5	<0.001*

Con respecto al auto-vector izquierdo resultante de la iteración de las matrices, se observa que en general los individuos originados por propagación vegetativa presentan valores reproductivos superiores a los individuos originados por semilla (Tabla 3.7).

Tabla 3.7 Valores reproductivos (v) predichos por las matrices de transición escalados a uno, de la población de *T. brachycaulos* en el PND durante los diferentes periodos evaluados.

Estadio	Matriz 1997	Matriz 1998	Matriz 1999
p	0.026	0.009	0.030
i	0.068	0.021	0.048
j	0.085	0.044	0.048
a ₁	0.082	0.078	0.068
a ₂	0.094	0.146	0.093
a ₃	0.094	0.095	0.094
h	0.074	0.075	0.045
jc	0.119	0.157	0.104
ac ₁	0.115	0.14	0.131
ac ₂	0.115	0.158	0.183
ac ₃	0.124	0.075	0.155

Dado que los coeficientes de sensibilidad se ven afectados por la escala de los valores demográficos, en general los valores las estradas de fecundidad poseen valores elevados de sensibilidad, sin embargo, en este estudio dado los bajos valores de las celdas de fecundidad, los valores de sensibilidad de dichas entradas fueron bajos (Tabla 3.8).

Tabla 3.8. Matrices de sensibilidad de *T. brachycaulos* en el PND. Solo se presentan valores positivos para las entradas de la matriz. Los números en negritas representan los tres valores más altos de sensibilidad dentro de cada una de las matrices.

	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0	0	0	0	0	0.034	0.047	0.034
i	0.010	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0	0.006	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0.006	0.003	0.003	0	0	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0.004	0.003	0.001	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0
h	0	0.006	0.003	0.003	0.001	0	0	0.020	0.093	0.138	0.102
jc	0	0	0	0	0	0	0.680	0.003	0	0	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.652	0.031	0.144	0	0
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0.655	0.031	0.143	0.215	0
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0.708	0.033	0.155	0.228	0
1998											
	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0	0	0	0.040	0.013	0.011	0.008	0.016
i	0.003	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0.007	0.003	0.003	0.002	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0	0.005	0.003	0	0	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0	0.006	0.001	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0	0	0.001	0	0	0	0	0	0
h	0	0	0	0.003	0.001	0	0	0.111	0.167	0.072	0.139
jc	0	0	0	0	0	0	0.598	0.231	0.222	0	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.539	0.206	0.198	0.125	0
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0.608	0	0.223	0.141	0
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0	0.111	0.107	0.067	0
1999											
	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0.035	0.016	0.002	0	0.035	0.020	0.025	0.015
i	0.167	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0	0.103	0.048	0	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0.145	0.067	0.080	0	0.005	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0	0.109	0.049	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0	0	0.050	0	0	0	0	0	0
h	0	0.097	0.045	0.053	0.024	0.003	0	0.053	0.032	0.038	0.023
jc	0	0	0	0	0	0	0.373	0.121	0.072	0.088	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.467	0.154	0.092	0.108	0.069
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0	0.213	0.128	0.153	0.095
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0	0.181	0.109	0.129	0

Los valores de sensibilidad más altos se concentraron en el crecimiento de los individuos originados por propagación vegetativa, sobre todo en el estadio de hijuelos.

Los valores de elasticidad mostraron un comportamiento más variable, aunque en general las categorías de individuos originados por semilla presentaron los valores más bajos, a excepción de la entrada de transición de plántulas a infantiles la cual alcanza el segundo valor más alto de toda la matriz de elasticidad para periodo 1999. Las categorías de individuos originados por propagación vegetativa presentan los mayores valores (Tabla 3.9).

Esta tendencia se observa más claramente en la Figura 3.4, que muestra la suma de elasticidades por estadio, donde se ve que el estadio de hijuelos es el que posee los valores más altos en los tres años evaluados. No obstante, durante el período 1999 la transición de plántula a infantil alcanza un alto valor como resultado del aumento en la fecundidad vía un aumento en el porcentaje de germinación durante dicho periodo, lo que generó que el valor de estructura estable del estadio de plántulas se incrementara, junto con un ligero incremento en su valor reproductivo.

Tabla 3.9. Matrices de elasticidad de *T. brachycaulos* dentro del PND. Los números en negritas representan los tres valores más altos de sensibilidad dentro de cada una de las matrices.

1997											
	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0.002	0.002
i	0.004	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0	0.003	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0.001	0.002	0.001	0	0	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
h	0	0	0	0.002	0.001	0	0	0.008	0.063	0.181	0.169
jc	0	0	0	0	0	0	0.030	0.002	0	0	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.129	0.008	0.007	0	0
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0.157	0.009	0.037	0.011	0
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0.109	0.006	0.036	0.020	0

	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001
i	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0	0.002	0.001	0	0	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
h	0	0	0	0.001	0	0	0	0.034	0.077	0.049	0.129
jc	0	0	0	0	0	0	0.166	0.047	0.018	0	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.100	0.058	0.025	0.015	0
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0.024	0	0.067	0.049	0
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0	0.092	0.012	0.026	0

Tabla 3.9. Continuación

1999											
	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0	0	0	0.012	0.010	0.004	0	0.008	0.004	0.031	0.034
i	0.103	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
j	0	0.036	0.012	0	0	0	0	0	0	0	0
a ₁	0	0.034	0.028	0.017	0	0.001	0	0	0	0	0
a ₂	0	0	0	0.030	0.019	0	0	0	0	0	0
a ₃	0	0	0	0	0.007	0	0	0	0	0	0
h	0	0.034	0.008	0.021	0.013	0.002	0	0.016	0.010	0.035	0.025
jc	0	0	0	0	0	0	0.115	0.005	0.001	0.001	0
ac ₁	0	0	0	0	0	0	0.048	0.029	0.010	0.003	0.002
ac ₂	0	0	0	0	0	0	0	0.040	0.049	0.044	0.020
ac ₃	0	0	0	0	0	0	0	0.024	0.018	0.039	0

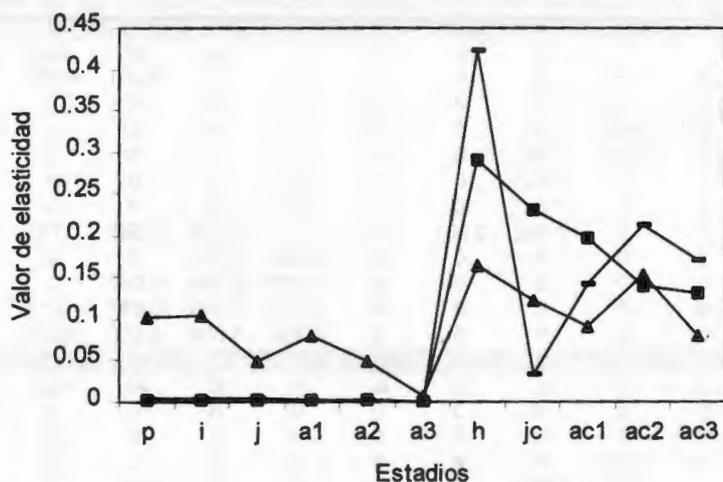


Figura 3.4 Suma de los valores de elasticidad de los diferentes estadios del ciclo de vida de *T. brachycaulos* en el PND. 1997 (○), 1998 (■), 1999 (▲)

La Figura 3.5 muestra la suma de elasticidades por proceso demográfico, la cual fue calculada sumando las elasticidades de cada uno de los procesos, pero separándolas por origen, de tal modo que se pudiese establecer la importancia de diferentes procesos en función del origen de los individuos. Se observa que a diferencia del comportamiento en los períodos 1997 y 1998, donde el valor de λ depende casi por completo de la producción de hijuelos a partir de los individuos originados por propagación vegetativa, en el periodo 1999 los valores de elasticidades de los individuos originados por semilla se ve incrementada en todos los procesos evaluados.

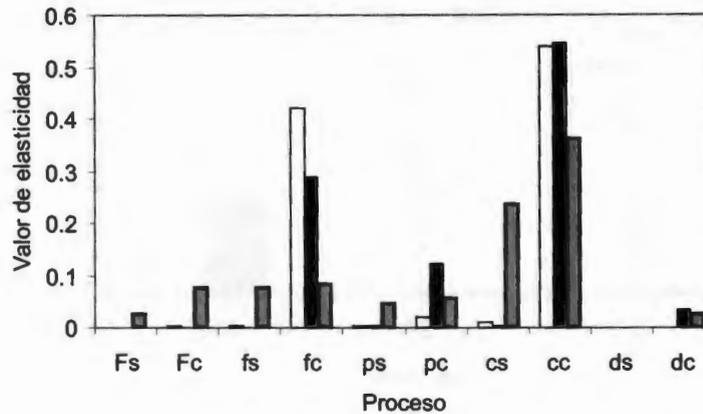


Figura 3.5 Suma de elasticidad por proceso de *T. brachycaulos* durante 1997(□), 1998(■) y 1999(▣) en el PND.

La figura 3.6 muestra la suma de elasticidades en función del origen de los individuos, pudiéndose observar claramente que λ está regida en su mayoría por el destino de los individuos originados a través de la propagación vegetativa. No obstante, el periodo 1999 presenta un patrón muy diferente, donde el valor de los individuos originados por semilla se incrementa considerablemente. Este cambio en el comportamiento de los valores de elasticidad podría ser atribuido a al aumento en los valores de fecundidad vía semilla aunado con una disminución en las tasas de mortalidad de los individuos originados por esta vía.

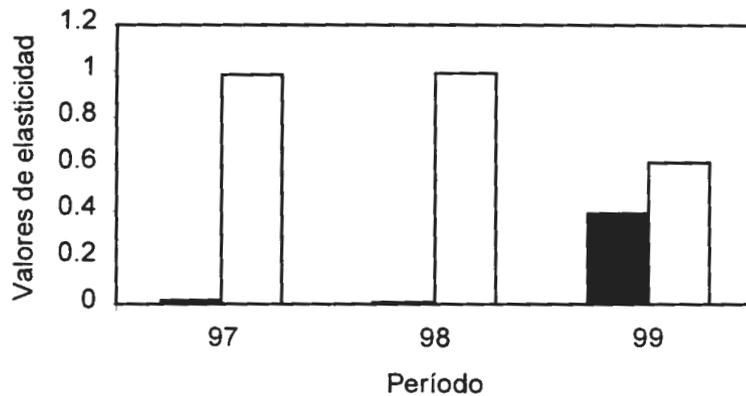


Figura 3.6 Suma de elasticidad por origen de *T. brachycaulos* dentro del PND durante los tres períodos evaluados. Individuos originados por semilla (■), individuos generados por propagación vegetativa (□).

Cuando se suman los valores de elasticidad por proceso (Figura 3.5) y por origen (Figura 3.6), se observa nuevamente que los valores de λ durante los tres años están fuertemente determinados por el comportamiento de los individuos originados por propagación vegetativa. Sin embargo, es importante destacar que durante el periodo 1999, los valores de elasticidad de los individuos producidos por semilla se incrementó considerablemente, como resultado del incremento de fecundidad y sobrevivencia que durante ese periodo presentaron los individuos generados por esta vía. No obstante dichos resultados deben ser tomados con cautela ya que los cálculos de las probabilidades de transición se calcularon con base en muy pocos individuos (menos de 15).

Los resultados del análisis de los modelos log-lineal sobre las matrices de transición (Tabla 3.10) muestran que el destino de los individuos es dependiente del estadio inicial así como del año y que la interacción año*estadio en el destino de los individuos no es estadísticamente significativa.

Tabla 3.10 Resultados de los análisis log-lineal para la comparación de las diferentes matrices de transición de la población de *T. brachycaulos* localizada en el PND, durante los periodos evaluados. E= estadio inicial, A= período, D= estadio final.

Modelo	Efecto	g.l	X ²	ΔX ²	p
EA,D		352	1236.52		<0.001
EA,DA		330	1074.00		<0.001
	año	22		162.52	<0.001
EA,DE		242	363.37		<0.001
	estadio	110		873.15	<0.001
EA,DE,DA		220	187.25		0.9462
	año	22		176.10	<0.001
	estadio	110		886.90	<0.001
EAD		0	0		1.0000
	año*estadio	220		187.25	0.9462

Al incorporar la variabilidad temporal dentro de la dinámica poblacional de *T. brachycaulos* se obtuvo un valor para λ de 0.85, el cual sugiere que bajo condiciones similares a las de estos tres años de estudio, la población de *T. brachycaulos* tendería a decrecer paulatinamente. Aunque en la matriz resultante (Tabla 3.11) aparecen transiciones que al parecer no tienen un significado biológico, esto es por efecto de la forma en que son multiplicadas las matrices, sin embargo, como lo mencionan los autores (Foster & Marks 1987, Silva *et al.* 1991, Caswell & Trevisan 1994) que proponen dicho método, el valor de λ refleja el comportamiento de la población bajo condiciones cambiantes.

Tabla 3.12. Matriz periódica de *T. brachycaulos* en el PND bajo el método sugerido por Caswell & Trevisan (1994)

	p	i	j	a ₁	a ₂	a ₃	h	jc	ac ₁	ac ₂	ac ₃
p	0.000	0.003	0.003	0.005	0.006	0.002	0.010	0.008	0.010	0.009	0.007
i	0.035	0.000	0.000	0.015	0.030	0.075	0.001	0.014	0.015	0.057	0.091
j	0.097	0.029	0.031	0.075	0.128	0.364	0.000	0.044	0.039	0.241	0.421
a ₁	0.079	0.084	0.093	0.115	0.167	0.489	0.000	0.057	0.052	0.315	0.551
a ₂	0.012	0.048	0.057	0.046	0.047	0.104	0.000	0.011	0.010	0.061	0.107
a ₃	0.002	0.003	0.005	0.017	0.023	0.017	0.000	0.002	0.002	0.011	0.018
h	0.025	0.179	0.175	0.278	0.333	0.290	0.375	0.343	0.431	0.511	0.532
jc	0.000	0.049	0.026	0.060	0.083	0.085	0.039	0.064	0.063	0.143	0.151
ac ₁	0.000	0.026	0.025	0.049	0.079	0.036	0.036	0.073	0.086	0.115	0.075
ac ₂	0.000	0.039	0.034	0.068	0.107	0.058	0.056	0.107	0.125	0.169	0.121
ac ₃	0.000	0.028	0.023	0.047	0.073	0.042	0.041	0.078	0.091	0.122	0.090

DISCUSIÓN

La población de *Tillandsia brachycaulos* en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, está constituida en su gran mayoría por individuos originados a través de la propagación vegetativa de las rosetas. No obstante, a diferencia de otras especies capaces de multiplicarse clonalmente, en las que el reclutamiento de individuos vía

semillas es relativamente escaso (MacFeadan 1985; García-Franco 1990; Mendoza 1994), en *T. brachycaulos* la presencia de numerosos genets de diferentes tamaños, los valores de fecundidad vía plántula registrados durante el estudio y el número de plántulas encontradas en el campo, sugieren que el reclutamiento de plántulas es un evento continuo en esta población. Estos eventos frecuentes pero de bajo reclutamiento han sido reportados para otras especies de epífitas (Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992, Tremblay 1997, Zotz 1998). El aumento en la fecundidad durante el período 1999, sugiere la ocurrencia de años con un elevado reclutamiento de individuos vía plántula, como ocurre en especie con otra formas de vida en donde el reclutamiento de individuos se da por pulsos (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995).

Tillandsia brachycaulos presentó tasas elevadas de mortalidad en los primeros estadios provenientes por semilla; este comportamiento parece ser un evento común dentro de las especies de epífitas, al igual que en especies con otras formas de vida. Zotz (1998) reporta una mortalidad del 50% de los individuos infantiles de la orquídea *Dimerandra emerginata*, en tanto que Tremblay (1997) estudiando otra orquídea (*Lepanthes caritensis*), reporta mortalidades del 28.9% en individuos juveniles. Por su parte, Hietz (1997) registró el 33 % de mortalidad en individuos menores de 2 cm en diferentes especies del género *Tillandsia*. *Tillandsia circinnata*, *Laelia speciosa* y *Encyclia tampensis* presentan igualmente altas tasas de mortalidad en estadios infantiles (Benzing 1981, Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992).

Estos autores mencionan que la muerte por sequía es la principal causa de pérdida de individuos en los estadios infantiles, sin embargo, en *T. brachycaulos* la principal causa de muerte fue la caída de plantas por ruptura de las ramas, seguida de la muerte por sequía. Este hecho podría ser atribuido a que la mayoría de los individuos infantiles provenientes de semilla se posan en las ramas más externas y delgadas de los árboles, las cuales son más susceptibles de romperse. Hietz (1997) señala que las probabilidades de muerte por caída disminuyen conforme aumenta el diámetro de la rama soporte.

Una vez que se ha superado la fase crítica de plántula, la tasa de mortalidad es relativamente constante para el resto de los estadios, hasta la muerte al momento de reproducirse. Benzing (bromelias) (1981), Hietz (bromelias) (1997) y Zotz (orquídeas) (1998) también han señalado a la caída del hospedero como uno de las causas más frecuentes de la pérdida de individuos de estadios superiores. Además de la pérdida de individuos por ruptura o el desprendimiento de la corteza del árbol hospedero, en *T. brachycaulos* se presenta una elevada tasa de mortalidad debida a la pudrición del meristemo apical de las rosetas, ocasionado posiblemente por la larva de un curculiónido (observación personal).

La disminución en el número de individuos de *T. brachycaulos* a lo largo del estudio, así como los bajos valores de λ encontrados durante los dos primeros períodos sugieren que la población se encuentra decreciendo. Dicho supuesto es corroborado cuando se simula el comportamiento de la población incorporando la variabilidad temporal asumiendo un comportamiento cíclico de los tres periodos evaluados.

Los valores de λ encontrados para *T. brachycaulos* son ligeramente inferiores a los valores reportados para otras especies de epífitas (a excepción del tercer período). Tremblay (1997) reporta para dos poblaciones de *Lepanthes caritensis* valores de 0.995 y 0.99, mientras que Hernández-Apolinar (1992) reporta una λ de 1.17 para *Laelia speciosa*. Estos valores de λ son semejantes a los reportados para especies longevas donde, en términos generales, el valor de λ es cercano a la unidad, contrario a lo reportado para las especies herbáceas, las cuales generalmente muestran valores de λ superiores a uno (Silvertown *et al.* 1993).

Los análisis de sensibilidad y elasticidad muestran que el comportamiento de la población está regido principalmente por el destino de los individuos originados a través de la propagación vegetativa. Este dominio por parte de los individuos clonales podría estar relacionado con el hecho de que los hijuelos permanecen unidos a la roseta madre por largos períodos, lo que podría estar favoreciendo la translocación acropétala de nutrimentos (de la roseta madre hacia los hijuelos). Existen numerosos estudios sobre la translocación de nutrimentos entre rametos que se mantienen interconectados (Callaghan 1984, Hartnett & Bazzaz 1985, Mendoza & Franco 1998, Price & Hutchings 1996). Este suplemento alimenticio por parte de la madre, dadas las condiciones oligotróficas del ambiente epífito, podría ser la clave para el predominio de los individuos originados vegetativamente, ya que con ello se evita el riesgo de la dispersión, así como las altas mortalidades durante el establecimiento en individuos originados vía semilla. La presencia del cuidado materno se manifiesta a lo largo de toda la vida de los rametos, ya que a diferencia de los individuos originados vía semilla, quienes tardan aproximadamente cinco años en llegar a la madurez, la mayoría de los rametos la alcanza en el lapso de un año. No obstante este predominio por parte de los individuos originados por propagación vegetativa, no se debe olvidar que su generación es la perpetuación de los genets que lograron superar las primeras fases críticas del establecimiento, los cuales a través de la generación de ramets con altas probabilidades de sobrevivencia y reproducción continúan aportando nuevos individuos a la población.

A pesar de los bajos valores de elasticidad que en general se presentan para la fecundidad vía semillas, se observa que un aumento en la fecundidad a través de un aumento en el porcentaje en el porcentaje de germinación (4.8% en germinación para 1999) puede afectar significativamente el comportamiento de la población. Pero más que el efecto que podrían tener en el mantenimiento de la población, la producción de semillas vágiles en esta especie parece estar destinada a la constante colonización de nuevos hospederos, tanto a corto como a largo alcance.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez-Buylla, E. R. & M. Slatkin.** 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *TREE* 6: 221-224.
- Alvarez-Buylla, E. R. & M. Slatkin.** 1993. Finding confidence limits on population growth rates: monte carlo test of a simple analytical method. *Oikos* 68: 273-282.
- Alvarez-Buylla, E. R. & M. Slatkin.** 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 72: 852-863.
- Barot, S., J. Gignoux, R. Vuattoux & S. Legendre.** 2000. Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence and life history. *J. Trop. Ecol.* 16: 637-655.
- Bennett, B. C.** 1988. A comparison of life history traits in selected epiphytic and saxicolous of *Tillandsia* (Bromeliaceae) from Florida and Peru. Ph. D. Dissertation. University of North Carolina at Chapel Hill. U.S.A.
- Benton G. & A. Grant.** 2000. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *TREE* 15: 244-248.
- Benzing, D. H.** 1978. The life history profile on *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana* 2: 325-337.
- Benzing, D. H.** 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Benzing, D. H.** 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press. Cambridge. 665 pp.
- Bierzuchudek, P.** 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol. Monog.* 52: 331-351.
- Byers, D. & T. Meagher.** 197. A comparison of demographic characteristics in a rare and common species of *Eupatorium*. *Ecol. Appl.* 7: 519-530.
- Callaghan, T. V.** 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge- *Uncida meridensis*. *J. Ecol.* 72: 529-546.
- Caswell, H.** 1989. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer. Sunderland. 327 pp.
- Caswell, H. & M. C. Trevisan.** 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix model. *Ecology* 75: 1299-1303.
- Damman, H. & M. L. Cain.** 1998. Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *J. Ecol.* 86: 13-26.
- De Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael & H. Caswell.** 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- De Kroon, H., J. van Groenendael & J. Ehrlén.** 2000. Elasticities: a review of methods and model limitation. *Ecology* 81: 607-618.
- Durán, R.** 1992. Variabilidad intraespecífica y dinámica poblacional de *Pseudo-phoenix sargentii*. Tesis de Doctorado, Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades/ Centro de Ecología. UNAM. México. 168 pp.
- Durán, R. & Franco M.** 1995. La contribución de la ecología de poblaciones: el caso de *Pseudophoenix sargentii* Wendl. ex Sarg. en la Península de Yucatán. Pp. 77-86. En: Ed. UNAM. Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. México.

- Ehrlich, P.R.** 1988. The loss of diversity: Causes and consequences. Pp. 21-27. In Wilson E. O., ed. Biodiversity. National Academy Press. Washington.
- Emlen, J. M.** 1970. Age specificity and ecological theory. *Ecology* 51: 588-601.
- Everitt, B. S.** 1992. The analysis of Contingency tables. Chapman & Hall. London. 161pp.
- Foster, L. P. & L. Marks.** 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incata* spp. *rugosa*: Transition matrix model. *Ecology* 68: 1234-1242.
- García-Franco, J.** 1990. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 80 pp.
- Hartnett, D. C. & F. A. Bazzaz.** 1983. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779-788.
- Hernández-Apolinar, M.** 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 86 pp.
- Hietz, P.** 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85:767-775.
- Horvitz, C. C. & D. W. Schemske.** 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monog.* 65: 155-192.
- Hueneke, L. F. & P. L. Marks.** 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* spp. *rugosa*: transition matrix model. *Ecol.* 68: 1234-1242.
- Larson, R. J.** 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50-56.
- Lefkovich, L. P.** 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Leslie, P. H.** 1965. On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- Lowman, M. & P. K. Wittman.** 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 55-81.
- Martínez-Ramos, M. & R.E. Alvarez-Buylla.** 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. México.* 56: 121-153.
- Martin, C. E.** 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Bot. Rev.* 60: 1-82.
- McFadden, C. S.** 1991. A comparative demographic analysis of clonal reproduction in a temperature soft coral. *Ecology* 72: 1849-1866.
- Mendoza, A. E.** 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis* una palma tropical. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Mendoza, A. E. & M. Franco.** 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *Am. J. Bot.* 85: 521-527.
- Moloney, K. A.** 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.
- Moloney, K. A.** 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecol.* 69: 1588-1598.
- Peters, C. M.** 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in Mexico. Pp 265-272. In: Gómez-Pompa, A., T.C. Whitmore & M. Hadley ed. Rain forest regeneration and management. Paris.

- Pinard, M. A. & F. E. Putz.** 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bull. Inst. Fr. études andines* 21: 637-649.
- Price, E. A. & M. J. Hutchings.** 1996. The effects of competition on growth and form in *Glechoma hederata*. *Oikos* 75: 279-290.
- Rauh, W.** 1992. Are *Tillandsia* endangered plant?. *Selbyana* 13: 138-139.
- Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Gooswillie, I. M. Parker & J. G. Bishop.** 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Silva, J. F., J. Raventos, H. Caswell & M. C. Trevisan.** 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *J. Ecol.* 79: 345-356.
- Silvertown, J., M. Franco & E. Menges.** 1996. Interpretation of elasticity matrixes as an aid to the management of plant population for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty & A. Mendoza.** 1993. Comparative plant demography-relative importance life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennial. *J. Ecol.* 81: 465-467.
- Stearns, S. C.** 1992. *The evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford. 246 pp.
- Tremblay, R. L.** 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: No sex, no future? *Selbyana* 18: 160-166.
- Vandermeer, J.** 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia* 32: 79-84.
- Valverde, T.** 1995. *Metapopulation dynamics of Primula vulgaris*. Ph.D. thesis. The open University, Milton Keynes. 197pp.
- Van Groenendael, J., H. de Kroon & H. Caswell.** 1988. Projection matrices in population biology. *TREE* 3: 264-269.
- Zar, J. H.** 1984. *Biostatistical Analysis*. Princetice Hall. Englewood Cliffs. 697 pp.
- Zotz, G.** 1995. How fast does an epiphyte grow?. *Selbyana* 16: 150-154.
- Zotz, G.** 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J. Trop. Ecol.* 14: 725-741.

CAPITULO 4

DINÁMICA DE CAÍDA DE INDIVIDUOS DE *Tillandsia brachycaulos* Y SU POSTERIOR SOBREVIVENCIA EN EL SUELO.

El hábitat epífita, que se caracteriza por una limitada disponibilidad de agua y nutrimentos, cambios bruscos de temperatura, altas velocidades de viento, hábitat discontinuo e inestabilidad del substrato (Benzing 1981a, 1981b, 1990, Nadkarni 1984, Bennett 1991), ha impuesto numerosas presiones selectivas sobre sus miembros. Dichas presiones han ocasionado la evolución de numerosas adaptaciones que les permiten sobrevivir a tan rigurosas condiciones (Benzing 1981a, 1981b, 1990, Dressler 1990, Richards 1996). Sin embargo, dichas adaptaciones son un obstáculo para las especies que las presentan para sobrevivir en otro tipo de hábitats ya que, como señala Kress (1986), el 84 % de las epifitas sólo pueden completar su ciclo de vida en el dosel.

A pesar de la poca distancia que separa el ámbito epífita del terrestre (de una decena de metros a unos cuantos centímetros), la diferencia entre estos hábitats puede ser enorme (Matelson *et al.* 1993). El ámbito terrestre, en general cuenta con una mayor capacidad almacenadora de agua y nutrimentos, con menores fluctuaciones tanto de humedad como de temperatura y menores intensidades lumínicas a nivel del sotobosque (Chazdon & Fetcher 1984). Además, cuenta con fuentes de nutrimentos y microfauna diferentes a las del ambiente epífita (Nadkarni 1986, Nadkarni & Longino 1990, Vance & Nadkarni 1990).

La caída de individuos epífitos al suelo es un evento comun en las comunidades epífitas, debido a varios factores como: la ruptura de las ramas que los sostienen, la caída de los árboles hospederos, la acción del viento o la acción de animales (Strong 1977, Benzing 1981b, Nadkarni & Matelson 1992, Matelson *et al.* 1993). Por lo general, se asume que los individuos que caen al suelo mueren rápidamente (Benzing 1981a, 1981b, Matelson *et al.* 1993). Sin embargo, en ambientes rocosos algunas especies epífitas crecen como saxícolas (Johansson 1974, Bennett 1988, Utley 1994), sobre todo en ambientes secos o con una estación seca muy marcada. Johansson (1974) señala que existe una relación positiva entre el grado de aridez y la posibilidad de encontrar especies epífitas creciendo como saxícolas. Bennet (1991) por su parte, señala que existen numerosas similitudes entre el ámbito litófilo y el epífita, como son la poca capacidad de retención de agua y nutrientes y la falta de competidores, aunque se presentan diferencias sobre todo en la estabilidad y continuidad del ambiente mismo.

Durante la realización del estudio de dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos*, se observó que numerosos individuos caídos de dicha especie se

encontraban posados en el suelo, los cuales presentaban una apariencia saludable y al parecer sobrevivían por largos períodos de tiempos. Ante este hecho surgieron varias preguntas: ¿Cuál es el porcentaje anual de caída de los individuos de *T. brachycaulos*?, ¿poseen todos los individuos iguales probabilidades de caer al suelo?, ¿qué pasa con estos individuos una vez que han caído?, ¿son las causas de muerte las mismas para los individuos epífitas?, ¿contribuyen de alguna manera al mantenimiento de las poblaciones epífitas?

METODOLOGÍA

El porcentaje anual de caída de individuos de *T. brachycaulos* en cada uno de los sitios de muestreo se calculó con base en los datos generados durante los censos bimensuales de las poblaciones epífitas, de noviembre de 1996 a diciembre de 1997, de acuerdo con la fórmula siguiente:

$$\% \text{ Caída} = (\text{ind caídos} / \text{ind}) * 100 \quad (4.1)$$

A fin de evaluar si todos los individuos tienen la misma probabilidad de caer, se partió de los siguientes supuestos: primero, dado que la probabilidad de caída está íntimamente ligada a la estabilidad del sustrato, es factible esperar que los individuos posados sobre las ramas más delgadas presenten las tasas de caídas más elevadas. Por ello, se procedió a registrar la posición de cada una de las rosetas dentro del forofito, el cual se dividió en cinco zonas: la zona del tronco (Tr), la de las ramas primarias (R1), secundarias (R2), terciarias (R3) y cuaternarias (R4). Esta división se realizó según el patrón natural de bifurcación de las ramas de *Gymnopodium floribundum* (Figura 4.1). Para comprobar dicho supuesto se estimó el porcentaje de caída por zona en cada uno de los sitios.

Segundo, dado que la estabilidad del sustrato se ve afectada por el peso de los individuos, es de esperar que los individuos (genets o ramets) más grandes y pesados presenten tasas de caída mayores. Por esta razón se procedió a calcular el porcentaje de caída para cada estadio en cada uno de los sitios.

Los porcentajes de caída tanto por estadio como por posición fueron comparados utilizando pruebas de comparación de proporciones utilizando el estadístico de la prueba de X^2 (Zar 1984), a fin de determinar si existían diferencias significativas.

El destino de las rosetas caídas de *T. brachycaulos* se determinó mediante el seguimiento del comportamiento de trescientas rosetas previamente posadas sobre el suelo, 100 en cada una de los sitios de estudio. Para ello, en abril de 1997 se seleccionaron aleatoriamente trescientas rosetas caídas de *T. brachycaulos*. Se tuvo cuidado de seleccionar solamente aquellas que presentaran una apariencia saludable,

sin embargo, no fue posible determinar el tiempo que llevaban en el suelo. Las rosetas fueron etiquetadas y numeradas, su localización fue marcada en un mapa de coordenadas con el fin de hacer más fácil su posterior localización. Cada dos meses se registraron las mismas mediciones que las realizadas a la población epífita, es decir, se midió la altura de los individuos, se documentó si los individuos presentaron frutos o hijuelos y si seguían vivos. Dichos censos fueron realizados por un periodo de 18 meses que fue cuando todas las rosetas marcadas ya habían muerto. Con la información generada a través de los censos se estimaron las tasas de crecimiento, fecundidad y supervivencia de las rosetas caídas.

Benzing (1981a) reporta que las epífitas caídas mueren rápidamente dada su intolerancia a las condiciones más húmedas que prevalecen en el suelo. Basándose en esto, se planteó la hipótesis de que la mortalidad de las rosetas caídas se vería incrementada durante la época de lluvias, por lo que se obtuvieron algunos valores climatológicos. Los valores de precipitación y temperatura durante el tiempo del experimento se obtuvieron de la estación meteorológica del Centro de Investigación Científica de Yucatán, por ser el más cercano al área de estudio. Para obtener la temperatura por período, se promedió la temperatura entre el mes en que se realizaba el censo y el mes que lo precedía, mientras que la precipitación se obtuvo sumando los datos de precipitación acumulada de dichos meses. La relación entre el valor promedio de los factores abióticos por período y las tasas de mortalidad encontradas se analizó mediante un análisis de regresión (Zar 1984).

RESULTADOS

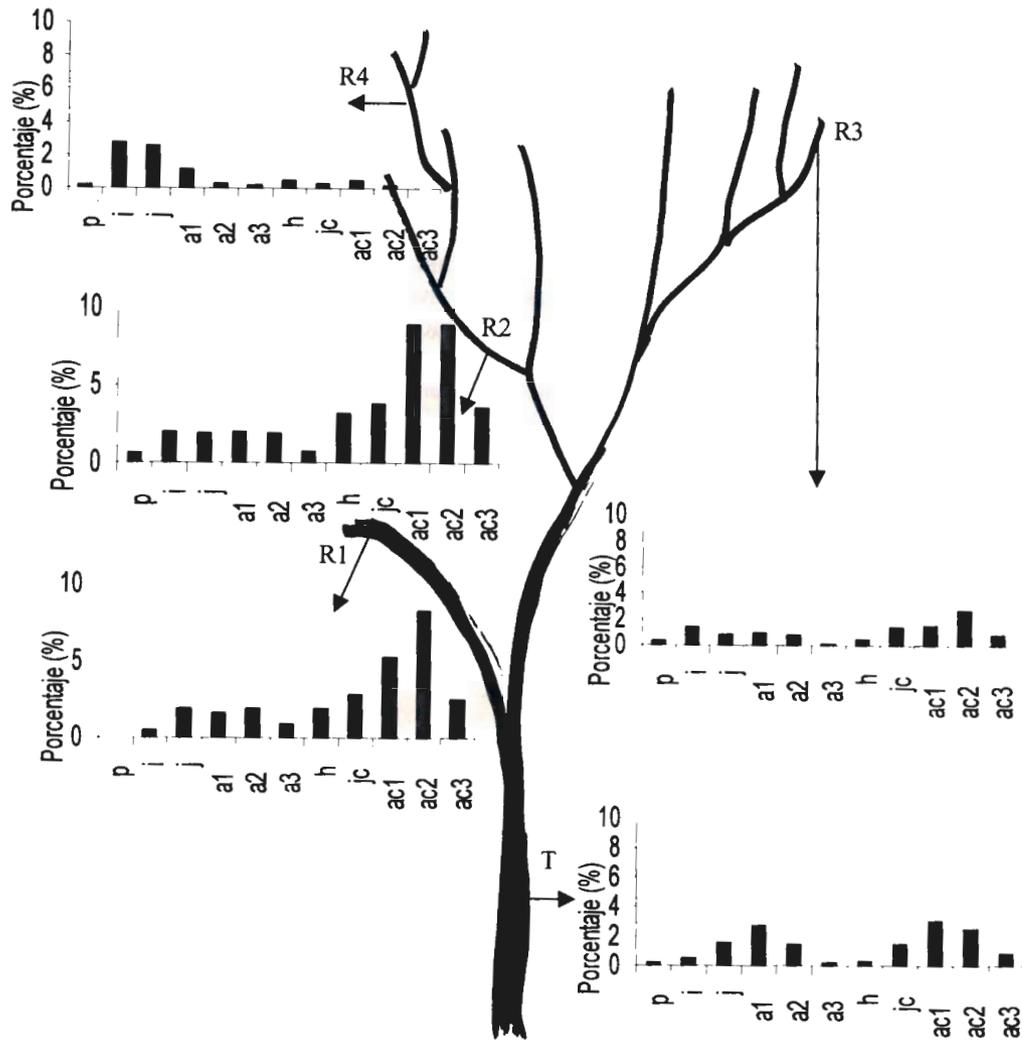


Figura 4.1 Porcentaje de individuos marcados de *T. brachycaulos* pertenecientes a los diferentes estadios del ciclo de vida de esta especie, posados sobre nueve árboles de *G. floribundum* en el PND.

La distribución de las rosetas de *T. brachycaulos* sobre *G. floribundum* no es uniforme, tanto en número como en representantes de cada estadio (Figura 4.1).

Claramente se observa que el mayor número de individuos se concentra en las ramas primarias y secundarias del árbol, y es en esta misma zona donde se concentran un mayor número de rosetas originadas a través de la propagación vegetativa. En las ramas superiores se incrementa ligeramente el número de individuos originados por semillas, sobre todo aquellos pertenecientes a los estadios iniciales.

El porcentaje de individuos caídos anualmente fue de 9.37, 8.43 y 0.39% para la parcela uno, 14.9, 7.96, 1.05% para la parcela dos y de 10.32, 10.49 y 7.95% para la parcela tres, para los años 1997, 1998 y 1999 respectivamente. Al realizar el análisis estadístico para 1997, que fue el año en que se evaluó el destino de los individuos caídos, no se encontraron diferencias significativas entre parcelas ($X^2_{2, 0.05} = 4.56$), por lo que se procedió a promediar los tres porcentajes, dando como resultado una tasa anual de caída de individuos de *T. brachycaulos* de 11.53 % \pm 2.95,.

El porcentaje de caída varió en función de la posición de los individuos sobre el hospedero ($X^2_{4, 0.05} = 35.95$). Como era de esperarse, los mayores porcentajes de caída se presentaron en las ramas más delgadas (R3 y R4), las cuales son más susceptibles de romperse (Tabla 4.1). En la zona del tronco se presentó una elevada probabilidad de caída, lo cual podría ser el resultado de la pérdida de corteza por parte del hospedero, ya que el forofito es una especie con corteza exfoliante, lo cual se manifiesta principalmente en la corteza de la zona del tronco.

TABLA 4.1. Porcentaje de caída de individuos epífitos de *T. brachycaulos* en función de su posición dentro del árbol hospedero (*G. floribundum*) en los tres sitios evaluados dentro del PND. El cálculo fue hecho con base en el número de individuos localizados en cada una de las posiciones.

Posición	n	Parcela 1	n	Parcela 2	n	Parcela 3
		Tasa de caída (%)		Tasa de caída (%)		Tasa de caída (%)
Tr	79	13.00	22	0.00	21	5.88
R1	122	0.93	65	0.00	56	2.17
R2	104	10.99	210	13.46	70	3.51
R3	58	1.09	20	20.00	17	28.57
R4	30	23.08	26	30.77	20	43.75

Las tasas de caída en función del estadio (Tabla 4.2), también presentaron diferencias estadísticamente significativas entre estadios ($X^2_{9|10} = 84.8$ $p=0.05$). Se observa, en general, que los estadios provenientes de semilla presentan mayores tasas de caída que los individuos originados por propagación vegetativa. Dos factores, uno dependiente del otro, podrían ser los responsables de este hecho: a) en general es sólo hasta que florecen cuando los individuos que se originan por semilla producen su primer hijuelo, por lo que durante el tiempo de su desarrollo las ramas sobre las que se encontraban posados al mismo tiempo han ido creciendo y engrosando, disminuyendo

así sus posibilidades de romperse; b) la mayoría de los individuos clonales se encuentran localizados en las ramas primarias y secundarias las cuales son más fuertes que las ramas terciarias y cuaternarias (Gráfica 4.1). Contrario a lo esperado, el estadio de plántulas, es decir, el de menor peso, fue el que presentó las probabilidades de caída más alta. Al parecer son dos los factores que están determinando este hecho: a) la falta de raíces durante los estadios tempranos de desarrollo, en donde las plántulas quedan sujetas al forofito mediante el apéndice plumoso de la semilla hasta que su sistema radicular se desarrolla, lo que facilita que se desprendan del hospedero; b) el alto porcentaje de plántulas que se localizan sobre ramas terciarias y cuaternarias las cuales son más susceptibles de romperse (Figura 4.1).

TABLA 4.2. Porcentaje anual de caída por sitio con base al estadio. n es el número de individuos utilizados para hacer el cálculo.

Estadio	Parcela 1		Parcela 2		Parcela 3	
	n	Tasa de caída (%)	n	Tasa de caída (%)	n	Tasa de caída (%)
p	5	60.80	4	68.90	5	70.00
i	23	27.27	34	25.71	20	53.13
j	38	15.00	22	29.17	13	21.43
a ₁	32	13.88	17	13.64	18	5.56
a ₂	28	3.45	19	2.86	14	0.00
a ₃	7	0.00	3	0.00	8	0.00
h	20	8.33	31	26.09	10	14.28
jc	36	4.44	30	29.17	21	7.69
ac ₁	33	12.96	130	13.04	8	0.00
ac ₂	130	5.88	50	0.00	33	0.00
ac ₃	40	5.77	6	0.00	30	0.00

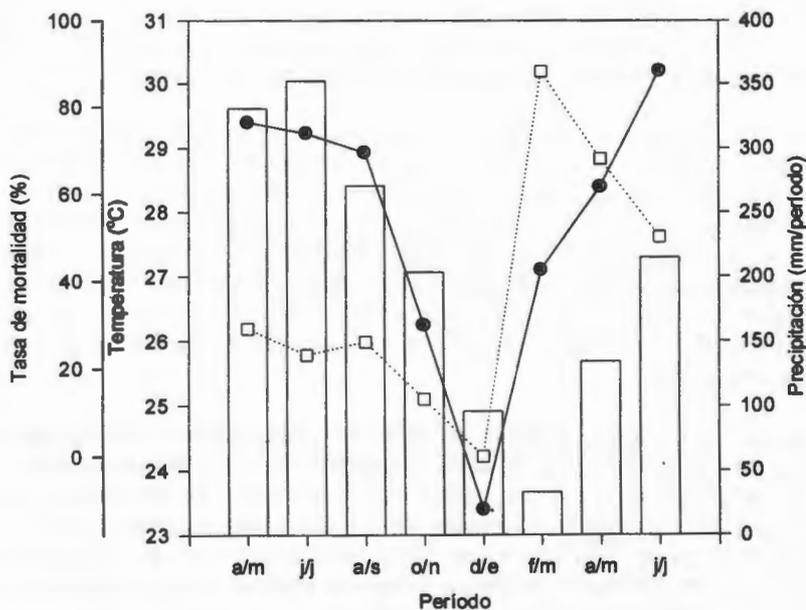
De los 300 individuos caídos que se siguieron evaluados en el suelo, sólo seis sobrevivieron más de 16 meses, obteniéndose una tasa anual de mortalidad del 98%. Las causas de muerte reportadas fueron pudrición del meristemo (9%) y muerte por causas desconocidas (91%) en las que los individuos presentaban una apariencia completamente seca. No se reportaron muertes provocadas por herbivoría (en el sentido de pérdida de área foliar) para ninguno de los dos ambientes (epífita y terrestre). Para el ámbito epífita tres causas de pérdida de rosetas fueron reportadas: pudrición de meristemo (50%), caída del hospedero (19%) y muerte por causas desconocidas (31%).

Al relacionar los factores ambientales con las tasas de mortalidad de los individuos caídos, se observa una fuerte relación entre la mortalidad y el comportamiento de la temperatura y la precipitación (Gráfica 4.2). El valor de r^2 al realizar una regresión múltiple (transformando la tasa de mortalidad con la fusión del arcoseno de la raíz cuadrada) considerando estas dos variables fue altamente

significativo ($r^2 = 0.890$, $n=6$). No obstante, al hacer una regresión simple utilizando a estas variables por separado se obtienen bajos valores de ajuste ($r^2 = 0.360$ para la temperatura (T), $n=6$ y $r^2=0.042$ para la precipitación (pp) $n=6$). La ecuación resultante de la regresión múltiple para el cálculo de la tasa de mortalidad fue:

$$\text{Arcoseno } \sqrt{qx} = -5.70 + (0.261 * T.) - (0.00406 * pp) \quad (4.2)$$

En ninguna de las rosetas caídas en las que se siguió su destino demográfico, se encontraron cápsulas durante el periodo de evaluación, sin embargo durante el censo de agosto del 98 se encontraron dos rosetas con inflorescencias incipientes. La fecundidades por hijuelos de las rosetas caídas fue de 0.018 hijuelos/roseta. No fue posible determinar las tasas anuales de crecimiento por estadio de las rosetas, ya que sólo seis individuos pertenecientes a diferentes estadios sobrevivieron por más de 12



Gráfica 4.2. Condiciones ambientales prevalecientes en los periodos evaluados junto con las tasas de mortalidad. pp (columnas), Tem. (●) y qx (□). Las letras utilizadas en el eje de las abscisas indican las iniciales de los meses evaluados durante cada período.

DISCUSIÓN

La caída de individuos de las poblaciones epífitas es un evento cotidiano (Benzing 1981a, Matelson *et al.* 1993, Hietz 1997). En el parque de Dzibilchaltun poco más del 11 % de la población muestral epífita de *T. brachycaulos* se perdió por este medio en el transcurso de un año (noviembre 96- diciembre97). Hietz (1997), en su estudio de la dinámica poblacional de diferentes especies de epífitas, reporta que las probabilidades de caída de individuos epífitos disminuyen conforme se aumenta el grosor de la rama sobre la cual se encuentran posadas, las tasas de caída de individuos en Dzibilchaltún apoyan esta idea. Este fenómeno sin duda afecta la contribución reproductiva de los individuos localizados en diferentes zonas del forofito, ya que por un lado los individuos localizados en las ramas primarias y secundarias tienen mayores probabilidades de permanecer en el árbol y por tanto tienen la oportunidad de contribuir por más tiempo a la población, tanto en la producción de semillas como en la generación de hijuelos. Asimismo, es sabido que el tamaño de los genets está directamente relacionado con la fecundidad de los mismos (Oyama 1990, Mendoza & Franco 1998), y dado que son los genets de las ramas primarias y secundarias, quienes en general presentan los tamaños más grandes (número de ramets), estarían contribuyendo con una mayor producción de nuevos individuos.

En general, se asume que cuando un individuo cae al suelo muere rápidamente (Benzing 1981a). Matelson *et al.* (1993) sugieren tres causas principales de muerte en este tipo de individuos en un bosque de niebla: una relacionada con la diferencia en cuanto a patógenos, herbívoros y simbioses que entre ambientes pudiera existir; otra se refiere a la disminución de la tasa fotosintética, dadas las diferencias microambientales entre el suelo y el dosel; y por último, mencionan la acumulación de hojarasca sobre los individuos como una posible causa de muerte, ya que esto obstruiría el paso de la luz aumentando así la humedad relativa la cual favorece la incidencia de patógenos.

Al parecer, en nuestro estudio los factores mencionados por Matelson *et al.* (1993) no son los causantes de la elevada mortalidad de los individuos caídos. Por una parte, no se reportaron muertes por herbívoros, y por otra, se observaron individuos epífitos creciendo sin problema a alturas de 15 cm sobre el suelo, por lo que se esperaría que el ambiente lumínico a esa altura fuera similar que al ras del suelo. Esto parece indicar que el gradiente de luz en la escala vertical que se presenta en estas selvas no es tan contrastante como el reportado para otros tipos de selvas (Chazon & Fetcher 1984), o bien que *T. brachycaulos* es una especie con tolerancia a la sombra.

Benzing (1981a) reporta que las epífitas que caen al suelo mueren rápidamente por su intolerancia al aumento de la humedad en el medio, lo cual provoca que las alas de los tricomas, en las bromelias, se flexionen formando una ligera película de agua sobre los estomas, dificultando el intercambio gaseoso originando así la muerte de los

individuos (Benzing & Renfrow 1971, Benzing 1976). Dos factores relacionados con la posición de los tricomas son los que al parecer determinan el grado en el cual se abate el intercambio gaseoso. Uno de ellos tiene que ver con las características anatómicas de las paredes de algunas de las células del tricoma, las cuales determinan el grado de movilidad de las alas y el otro con la variación de la superposición de los tricomas sobre los estomas (Benzing *et al.* 1978). En el caso de *T. brachycaulos*, nuestros resultados muestran que contrario a lo esperado tasa de mortalidad disminuyó conforme la precipitación se incrementó. Sin embargo, es necesario evaluar la humedad relativa a nivel del suelo para poder asegurar este hecho, ya que a pesar de que no existen reportes acerca de la movilidad de las alas de los tricomas de esta especie, su gran número y la complejidad que presentan (Mondragón & Barredo 1997) permite suponer que si permaneciesen húmedos por largos períodos, podrían disminuir sensiblemente el intercambio gaseoso, causando la muerte de los individuos.

Otra causa de muerte de los individuos caídos pudiera ser un desbalance energético ocasionado por un aumento de temperatura de las hojas durante el día. Varios factores podrían estar participando en el aumento de temperatura de las rosetas caídas, como son las bajas velocidades del viento que en general se reportan a nivel del suelo, la superficie calcárea del suelo, lo cual aumentaría la energía reflejada por el mismo (Nobel 1991, Nilsen & Orcutt 1996), la forma arrosada de las plantas, lo que las hace particularmente susceptibles al calor radiado por el suelo (Nilsen & Orcutt 1996) y la posible disminución en el intercambio gaseoso ocasionado por los tricomas. Sin embargo, es necesario hacer mediciones de la temperatura de las hojas y del medio ambiente, pérdida de agua, radiación total, humedad relativa del aire, entre otros factores, para calcular el balance energético de las plantas a fin de sustentar esta hipótesis.

A pesar de que algunas especies epífitas del género *Tillandsia* han sido reportadas creciendo como saxícolas (Johansson 1974, Bennett 1990, Utey 1994), el resultado de nuestro estudio muestra que a pesar de los numerosos afloramientos rocosos con que cuenta el parque, el destino de las rosetas de *T. brachycaulos* una vez que caen al suelo es la muerte. Podemos entonces sostener que la contribución de las rosetas caídas de *T. brachycaulos* en el mantenimiento de las poblaciones de esta especie es despreciable, ya que su aportación de nuevos individuos a la población, ya sea por semillas o por propagación vegetativa, es prácticamente nula.

BIBLIOGRAFÍA:

- Bennett, B. C.** 1988. A comparison of life history traits in selected epiphytic and saxicolous of *Tillandsia* (romeliaceae) from Florida and Peru. Ph. D. Dissertation. University of North Carolina at Chapel Hill. U.S.A.
- Bennett, B. C.** 1991. Comparative biology of Neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *J. Trop. Biol.* 7: 361-371.
- Benzing, D. H.** 1976. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1: 330-348.
- Benzing, D. H.** 1981a. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5 (3-4): 256-263.
- Benzing, D. H.** 1981b. Mineral nutrition of epiphytes: an appraisal of adaptive features. *Selbyana* 5 (3-4): 219-223.
- Benzing, D. H.** 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. Cambridge. 354pp.
- Benzing, D. H. & A. Renfrow.** 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid Bromeliads. *Bot. Gaz.* 132(1): 19-30.
- Benzing, D. H. J. Seemann, & A. Renfrow.** 1978. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *Amer. J. Bot.* 65: 359-365.
- Bennett, B. C.** 1991. Comparative biology of Neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *J. Trop. Biol.* 7: 361-371.
- Chazdon, R. L. & N. Fetcher.** 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553-564.
- Dressler, R. L.** 1981. The orchids: natural history and classification. Cambridge, Mass. Harvard University Press. 80-87.
- Johansson, D.** 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta phytogeographica Suecica.* 59: 1-129.
- Kress, W.J.** 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9:2-22.
- Matelson, T. J., N. M. Nadkarni, & J. T. Longino.** 1993. Longevity of fallen epiphytes in a neotropical montane forest. *Ecology* 74: 265-269.
- Mendoza, A. & M. Franco.** 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *Am. J. Bot.* 85: 521-527.
- Mondragón, D. & F. Barredo.** 1997. Trichomes- an under- utilized taxonomic tool *J. Brom. Soc.* 25:50-52.
- Nadkarni, N. M.** 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16: 249-256.
- Nadkarni, N. M.** 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana* 9: 44-51.
- Nadkarni, N. M. & T. Longino.** 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22: 266-289.

- Nadkarni, N. M. & Matelson.** 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24: 24-30.
- Nilsen, E. T. & D. M. Orcutt.** 1996. Physiology of plant under stress. John Wiley & Sons, Inc. New York. 689 pp.
- Nobel, P. S.** 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press, Inc. 617 pp.
- Oyama, K.** 1990. Variation in growth and reproduction in a dioecious palm *Chameadoreia tepejilote*. *J. Ecol.* 78: 648-663.
- Richards, P.W.** 1996. The tropical rain forest. 2nd edition. Cambridge University Press. Cambridge. N. Y. Pp. 135-136
- Strong, D. R. Jr.** 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *J. Biogeography* 4: 215-218.
- Utley, J.F.** 1994. Bromeliaceae. Pp. 89-156. En: Davidse G, M. Sousa & A. Chater Eds. Flora Mesoamericana vol. 6. Univ. Aut. Mex. Inst. Biol., Missouri Bot. Gard., & Nat. Hist. Mus (London). UNAM. México
- Vance, E. D. & N. M. Nadkarni.** 1990. Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of a tropical cloud forest. *Soil Biol. Biochem.* 22(5): 677-684.
- Zar, J. H.** 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs. 718pp.

DISCUSIÓN GENERAL

El presente trabajo es uno de los estudios de la dinámica poblacional más completos que se hayan realizado para una especie de planta epífita, ya que a diferencia de otros estudios, en este se evaluaron por un período de tres años diversos aspectos relacionados con el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción de los individuos, además de la germinación y dispersión de las semillas. A partir de la utilización de técnicas matriciales fue posible estimar la tasa intrínseca de crecimiento de la población (λ) durante los tres años de estudio. La variabilidad temporal en el comportamiento global de la población fue explorada por medio de una matriz periódica. Mediante análisis de sensibilidad y elasticidad se estimó la importancia de las tasas vitales (fecundidad, propagación, crecimiento y sobrevivencia) de los diferentes estadios en el mantenimiento de la población. Con estos mismos análisis y considerando el número de genets que conforman la población, se evaluó la importancia relativa de la reproducción sexual *versus* la propagación vegetativa en la dinámica de esta población. Asimismo, se abordó en detalle el proceso de dispersión de semillas, un proceso que por su difícil evaluación ha sido poco estudiado en la mayoría de los trabajos con un enfoque poblacional. Finalmente, se exploró el destino de individuos caídos de *Tillandsia brachycaulos* y su posible contribución dentro de la dinámica de la población epífita.

En el presente capítulo se pretende integrar y discutir todos estos resultados y poner en perspectiva el comportamiento demográfico de *T. brachycaulos* con respecto al de otras especies epífitas y de otras especies que poseen la capacidad de propagarse vegetativamente.

Tillandsia brachycaulos presenta dos estrategias "reproductivas" que pueden ser conceptualizadas como alternativas en la colonización y aprovechamiento de espacios y recursos disponibles en el hábitat. La generación de semillas vágiles permite la colonización de nuevos ambientes, en tanto que la generación de hijuelos favorece el mantenimiento y explotación de los micrositios. Los individuos originados por cada una de estas vías manifiestan distintos comportamientos según su origen, ya que presentan tasas de sobrevivencia, crecimiento y reproducción diferentes entre plántulas e hijuelos. Por lo que el destino y la contribución demográfica de éstos es diferente y con ello, su importancia en el comportamiento de la población.

Al parecer, la dinámica poblacional de *T. brachycaulos* está modelada fuertemente por la producción de hijuelos, así como por los procesos que sobre ellos están operando, tanto en su crecimiento y su fecundidad, como en las causas de mortalidad. Este comportamiento acerca del predominio de los ramets en el mantenimiento de la población ya ha sido documentado en numerosas especies clonales (Lovett-Doustt 1981, Cook 1983).

Diferentes ventajas adaptativas han sido relacionadas con la generación de nuevos individuos a través de la propagación vegetativa. Una de ellas es la repartición de los riesgos de muerte entre los diferentes ramets que conforman un genet (Cook 1983, Mendoza 1994). En el caso de *T. brachycaulos* esta ventaja podría no ser tan importante como en otras especies con propagación vegetativa, ya que uno de los principales factores de muerte es la caída de genets, de tal modo que el destino de todos los rametos que conforman a dichos genets es la muerte. Sin embargo, cuando la causa de muerte del ramet es otra, como la pudrición del meristemo, la presencia de ramets es una forma de perennación del genet, que permite al mismo participar durante varios eventos reproductivos a lo largo de la vida.

La translocación de agua y/o nutrientes entre ramets que están físicamente interconectados, ha sido tomada como otra de las ventajas relacionadas con la propagación vegetativa. Dicha translocación permite reciclar y conservar los nutrientes adquiridos previamente, aumentando así la disponibilidad de recursos para los hijuelos (Callahan 1988); esta disponibilidad de recursos puede ser particularmente benéfica en ambientes oligotróficos (Harnet y Bazzaz 1983, Callahan 1988, Lau & Young 1988). El ambiente epífita en que se desarrolla *T. brachycaulos*, se caracteriza, en general, por una baja disponibilidad de agua y nutrientes (Benzing 1981, 1990, Nadkarni & Matelson 1992), por lo que la presencia de ramets físicamente interconectados puede ser de gran beneficio para la subsistencia de los individuos. El grado de integración física entre la roseta madre y los hijuelos en *T. brachycaulos*, así como la superioridad en las tasas de crecimiento y sobrevivencia de estos últimos con respecto a la de individuos generados a partir de semilla, sugieren la existencia de procesos de translocación de nutrientes entre la planta madre y los ramets, los cuales se prolongan al parecer de un año a año y medio, que es aproximadamente el tiempo requerido para que la roseta madre muera fisiológicamente, sin embargo, es necesario realizar estudios específicos tanto en campo como en laboratorio para confirmar esta hipótesis.

La germinación y establecimiento de semillas, reportados como fases críticas dentro del ciclo de vida de muchas especies de plantas, son superados en parte mediante la propagación vegetativa ya que los individuos originados por este medio cuentan con el suplemento de nutrientes provenientes de los otros ramets que conforman el genet (Cook 1983, Callaghan 1988, Mandujano *et al.* 1998). *T. brachycaulos*, al igual que muchas especies epífitas, presenta bajas tasas de germinación y establecimiento de plántulas en el campo (Benzing 1978, Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992, Tremblay 1997, Hietz 1997, Zotz 1998), por lo que la producción de hijuelos que presentan altas probabilidades de sobrevivencia juega un papel muy importante en el tamaño y mantenimiento de las poblaciones, como lo demuestran los elevados valores de elasticidad para la propagación vegetativa.

La propagación vegetativa y los beneficios que ésta representa, parecen haber sido la respuesta de *T. brachycaulos*, y el de muchas otras especies

epífitas, ante dos de los compromisos más reconocidos en la evolución de historias de vida, como son el de sobrevivir (y/o crecer) y reproducirse, así como el número de eventos reproductivos se presentan a lo largo del ciclo de vida de la especie (Stearns 1992, Crawley 1997). Es decir, se reconoce en general que ambientes impredecibles y con baja supervivencia de infantiles favorecen que las especies sean perennes y policárpicas (Stern 1992, Morris & Doak 1998), por lo que se esperaría que la especies epífitas presentasen estos síndromes. No obstante, dos características del ámbito epífita, la oligotrofia (poca disponibilidad de nutrimentos y agua para crecer y reproducirse) y las perturbaciones frecuentes (lo que provoca la caída de individuos), parecen limitar esto.

Numerosas especies epífitas parecen haber resuelto este conflicto mediante la generación de ramets monocárpicas que por un lado eviten los gastos energéticos de la supervivencia post-reproductiva, asegurando de este modo más recursos a la reproducción (tanto sexual como asexual) y por otro lado constituyan una forma de perennación del genotipo (genet), confiriéndole así la probabilidad de varios eventos reproductivos (policarpía).

Sin embargo, a pesar de los bajos porcentajes de germinación, establecimiento y supervivencia de los individuos originados vía semilla, el reclutamiento de nuevos individuos por la propagación vegetativa parece ser de gran importancia para la población de *T. brachycaulos*. Aproximadamente el 26% de los individuos que conformaban la población muestral durante los tres años de estudio, corresponden a individuos originados por semilla, y del 74% restante, la mayoría (46 %) estaba conformada por genets no mayores de tres ramets. Esto nos da una medida de la frecuencia de establecimiento de nuevos genets. Además, aunque los valores de elasticidad de los individuos originados por semilla fueron bajos (menos del 2%), durante el período 99-00, estos se incrementaron considerablemente (38%), mostrando que existe una fuerte variación temporal en el proceso de germinación y establecimiento de nuevos individuos y en los procesos que sobre estos genets operan, lo cual puede llegar a tener relevancia en el comportamiento de la población.

Finalmente, como ya se mencionó, una de las principales causas de muerte es la caída de los genets, por lo que la generación de semillas vágiles que constantemente estén colonizando nuevos substratos es clave en el mantenimiento de la población a largo plazo.

A pesar de que la población de *T. brachycaulos* dentro del parque nacional de Dzibilchaltún es sumamente abundante comparada con las poblaciones de las otras especies de epífitas que habitan el parque, lo que sugeriría que es una población que se encuentra creciendo o al menos en equilibrio, los resultados del presente trabajo sugieren lo contrario. La considerable disminución en el número de individuos que conformaban la población muestral, junto con los valores de λ calculados con las tasas vitales presentes durante los años evaluados, sugieren que la población se encuentra decreciendo.

Este proceso de decrecimiento poblacional podría verse atenuado por las fluctuaciones temporales, como se detectó en nuestro estudio, en el cual se presentaron años con tasas decrecientes y un año con valor de λ superior a uno. Es claro que la caída de genets y el éxito en el establecimiento de nuevos individuos a la población determinan en qué medida la población disminuye o incrementa sus números. El bajo valor de la lambda reportada durante el primer año de estudio es producto de la elevada mortalidad de individuos, así como de los bajos valores de fecundidad que durante ese año se presentaron. Dicho comportamiento se puede atribuir a la pronunciada sequía que se presentó en ese año. Contrario a esto, el valor de λ superior a uno reportado para el último año de estudio es producto del incremento en la fecundidad, la propagación vegetativa y la sobrevivencia de los individuos, lo cual podría estar asociado al incremento en precipitación que se reportó durante ese año.

Esta aparente discrepancia entre las bajas tasas de crecimiento poblacional con la abundancia de esta especie dentro del parque, podría ser interpretado como un problema de escala. *T. brachycaulos*, al igual que muchas especies epífitas, presenta una distribución espacial en parches (Hietz & Wolf 1996), es decir, se observa un conjunto de forofitos abundantemente colonizados, rodeados por árboles con pocos individuos epífitos, para posteriormente encontrar otro manchón de forofitos muy colonizados. Al inicio del presente trabajo, se eligieron los parches más colonizados a fin de contar con un número importante de individuos y evitar de este modo los posibles errores de muestreo; dado que el destino de los individuos localizados en los distintos parches muestreados fue analizado en conjunto, se podría decir que el comportamiento demográfico observado en este estudio es el de los parches más colonizados. Sin embargo, es factible pensar que la población de *T. brachycaulos* dentro del parque esté funcionando como un sistema de subpoblaciones (metapoblación) unidas entre sí por el flujo de semillas. Bajo este enfoque es razonable suponer que las subpoblaciones más viejas y abundantemente pobladas puedan llegar a tal nivel de saturación del habitat que entren en un proceso de disminución poblacional (como ocurrió en este estudio) o incluso de extinción local, mientras que otras subpoblaciones están apenas en proceso de colonización de nuevos forofitos, manteniendo así la abundancia global de la población dentro del parque en un estado de equilibrio o de crecimiento. No obstante, es necesario llevar a cabo un estudio desde el punto de vista metapoblacional para sustentar dicha suposición.

Como mencionan diversos autores (e.g. Benzing 1981, Piquot *et al.* 1998) la propagación vegetativa es de vital importancia para el mantenimiento de las poblaciones una vez que un propágulo ha conquistado un nuevo habitat. Sin embargo, dado que la dispersión de semillas es el único medio natural de dispersión a larga distancia, la selección podría estar operando a dos niveles, seleccionando la propagación vegetativa a nivel de población, mientras que a nivel metapoblacional estaría favoreciendo la producción de semillas (Piquot *et al.* 1998). Esta discrepancia entre presiones selectivas en diferentes escalas podría favorecer el mantenimiento de un sistema mixto de producción de semillas vágiles

y la generación de nuevos individuos a través de la propagación vegetativa (Piquot *et al.* 1998), como sucede con *T. brachycaulos*.

El presente trabajo aportó valiosa información en el incipiente campo de la demografía de plantas epífitas, así como al campo de la demografía de plantas clonales. Se mostró, en contraste con otros estudio demográficos de plantas clonales, que el comportamiento demográfico de los individuos originados por propagación vegetativa es distinto al de los individuos originados por semilla a lo largo de los distintos estadios del ciclo de vida (Foster & Marks 1987, Mendoza 1994, Damman & Cain 1998). Se corroboró lo expuesto por Benzing (1981) en cuanto a que la producción de hijuelos está jugando un papel clave en el mantenimiento de los micrositios colonizados, manteniendo la población a corto y mediano plazo, mientras que la producción de semillas vágiles (a pesar de que la gran mayoría de ellas se queda dentro del mismo forofito) es primordial para la colonización a larga distancia y en el mantenimiento a largo plazo de la población (o metapoblación), ya que de otro modo la expectativa de vida máxima de la población sería el tiempo de permanencia del forofito. Asimismo, se mostró que existe una marcada variabilidad temporal en los valores de la tasa intrínseca de crecimiento de la población, similar a los reportado en otras especies no epífitas (Bierzychudek 1982, Moloney 1988, Horvitz & Schemske 1995).

BIBLIOGRAFÍA

- Benzing, D. H.** 1978. The life history profile on *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana* 2: 325-337.
- Benzing, D. H.** 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Benzing, D. H.** 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. Cambridge. 353 pp.
- Bierzychudek, P.** 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol. Monog.* 52: 331-351.
- Callahan, T. V.** 1988. Physiological and demographic implications of modular construction in cold environment. In: Davy, A. J., Hutchings, M. J. & Watkinson, A. R. (eds). *Plant population ecology*, 28 th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell, Oxford, pp 111-136.
- Cook, R.E.** 1983. Clonal plant populations. *Am. Scientist* 71:244-253.
- Damman, H. & M. L. Cain.** 1998. Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *J. Ecol.* 86: 13-26.
- Foster, L. P. & L. Marks.** 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incata* spp. *rugosa*: Transition matrix model. *Ecology* 68: 1234-1242.
- Hartnett, D. C. & F. A. Bazzaz.** 1983. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779-788.
- Hernández Apolinar, M.** 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Hietz, P.** 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85:767-775.
- Hietz, P & J. H. D. Wolf.** 1996. In How to sample the epiphyte diversity of tropical rain forest: Vascular epiphytes. *Ecotropica* 2: 59-72
- Horvitz, C. C. & D. W. Schemske.** 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monog.* 65: 155-192.
- Lau, R. R. & D. R. Young.** 1988. Influence of physiological integration on survivorship and water relation in a clonal herb. *Ecol.* 69: 215-219.
- Larson, R. J.** 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50-56.
- Lovett L.D.** 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). *J. Ecol.* 69: 743-755.
- Mandujano, M. C. Montaña, I. Mendez & J. Golubov.** 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *J. Ecol.* 86: 911-921.
- Mendoza A.E.** 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis* una palma tropical. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Moloney, K. A.** 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecol.* 69: 1588-1598.
- Morris, W. F. & D. F. Doak.** 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) inferred from size-based population projection matrices. *Am. J. Bot.* 85: 784-793.

- Nadkarni, N. M. & T. J. Matelson.** 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24: 24-30.
- Tremblay, R. L.** 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: No sex, no future? *Selbyana* 18: 160-166.
- Stearns, S. C.** 1992. The evolution of Life Histories. Oxford University Press. Oxford. 246 pp.
- Zotz, G.** 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J. Trop. Ecol.* 14: 725-741.

CONCLUSIONES

- ◆ La población de *T. brachycaulos* está constituida en gran parte por individuos originados por propagación vegetativa, los cuales presentan tasas de crecimiento, fecundidad y sobrevivencia superiores a las de los individuos generados vía semillas. Asimismo, dichos individuos presentan un patrón de distribución dentro del forofito ligeramente diferente al de los individuos originados por semilla, concentrándose principalmente sobre las ramas primarias y secundarias del árbol.
- ◆ La dispersión y germinación de las semillas de *T. brachycaulos* parecen ser procesos que limitan fuertemente el ingreso de nuevos individuos a la población. La dispersión parece estar dominada por eventos de dispersión a corta distancia con presencia esporádica de eventos de dispersión a larga distancia. Los experimentos revelaron que la dispersión se ve afectada por la interacción de numerosos factores, entre los cuales la altura a la cual son liberadas las semillas juega un papel clave en el destino final de las mismas. Por otro lado aunque las semillas poseen una elevada capacidad de germinación en el laboratorio, en campo dicha capacidad se ve fuertemente disminuida. El porcentaje de germinación varió considerablemente entre años.
- ◆ Las matrices de transición mostraron que existe variabilidad temporal en la tasa finita de crecimiento de la población. Dos de los años evaluados presentaron valores de λ inferiores a uno indicando que la población se encontraba ligeramente decreciendo, mientras que el último período evaluado presentó un valor de λ mayor a uno.
- ◆ Los análisis de sensibilidad y elasticidad muestran que el destino de la población está fuertemente determinado por el comportamiento de los individuos originados a través de la propagación vegetativa, siendo principalmente el destino de los hijuelos como estadio y el crecimiento de los individuos clonales como proceso, los que están moldeando la dinámica de la población.
- ◆ Los análisis de elasticidad revelaron que existe variabilidad temporal en cuanto al efecto de las diferentes entradas de la matriz sobre λ . Existen años en donde el efecto del comportamiento de los individuos originados por semilla se incrementa fuertemente sobre el valor de λ .
- ◆ La contribución demográfica de los individuos epífitos que caen del forofito al suelo es nula.

PERSPECTIVAS

La translocación de nutrientes entre ramets ha sido considerada como un tipo de cuidado materno. En *T. brachycaulos*, las tasas superiores de fecundidad, crecimiento y sobrevivencia por parte de los individuos originados por propagación vegetativa, sugieren la presencia de dicho proceso. El desarrollo de estudios para entender la translocación de nutrientes entre ramets de *T. brachycaulos*, permitirían establecer los mecanismos a través de los cuales estas especies dan respuesta ante las condiciones oligotróficas del ámbito epífita, así como establecer un posible vínculo entre las respuestas ecofisiológicas a las presiones demográficas que sufren los individuos originados por semilla.

Existe una gran diversidad en las condiciones del ambiente epífita, sin embargo, la mayoría de las especies epífitas sólo pueden crecer en dicho ambiente. *T. brachycaulos* demostró ser una epífita obligada dentro del parque. El desarrollo de estudios ecofisiológicos para establecer las causas de muerte de los individuos que caen del forofito, sería de gran utilidad para elucidar los posibles factores que limitan la sobrevivencia de especies epífitas en otros ambientes, así como en el entendimiento de los posibles orígenes del epifitismo.

La especie epífitas presentan condiciones ideales para desarrollar estudios de metapoblacionales. La distribución aparchonada y la presencia de los forofitos en los que se posan, permiten delimitar naturalmente a las poblaciones. El flujo de individuos mediante semillas vágiles en *T. brachycaulos*, representa el proceso de migración de individuos entre poblaciones, requisito necesario para la existencia de un sistema metapoblacional. Los estudios metapoblacionales permiten abordar la dinámica de las poblaciones a una escala espacial y temporal superior a la que se desarrolla cuando sólo se estudia una población. Las tasas de colonización y extinción locales analizadas en este tipo de estudios, podría ser fundamental para el entendimiento de las poblaciones epífitas, que dado la naturaleza efímera de los forofitos sobre los que se desarrollan, hace necesaria la constante colonización de nuevos forofitos para la subsistencia a largo plazo.