



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE LA PENÍNSULA DE  
YUCATÁN COMO INDICADORAS DE LOS  
POSIBLES EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO  
REGIONAL**

Tesis que presenta

**MANUEL JESÚS CACH PÉREZ**

En opción al título de

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)**

Mérida, Yucatán, México

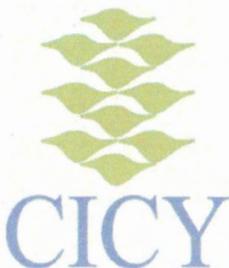
Julio de 2013





*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.*

*POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS*



### **RECONOCIMIENTO**

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado **BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN COMO INDICADORAS DE LOS POSIBLES EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO REGIONAL** fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Casandra Reyes García y el Dr. José Luis Andrade Torres, dentro de la opción Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias (Ciencias Biológicas) de este Centro.

Atentamente,

---

Dr. Felipe A. Vázquez Flota  
Coordinador de Docencia



Mérida, Yucatán, México, Julio de 2013

## DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

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

Firma: \_\_\_\_\_



Manuel Jesús Cach Pérez



## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer al CONACyT por la beca de doctorado otorgada (registro 204451). De igual forma, agradezco al fondo sectorial SEP-CONACyT 80181, SEMARNAT-CONACyT 107916 y a UC-MEXUS 2008-CL08-01 por el financiamiento parcial a este proyecto.

Un profundo y sincero agradecimiento a mis directores de Tesis, Dres. Casandra Reyes García y José Luis Andrade Torres, porque sin ellos, la realización de este trabajo hubiera sido imposible. Gracias por todo el conocimiento transmitido, su paciencia, su guía, su sincero apoyo, jalones de oreja cuando fue necesario, pero sobre todo, gracias por su amistad.

A mi comité tutorial conformado por los Dres. Roger Orellana y Eric Graham, por sus valiosas aportaciones, sugerencias, críticas, por haber enriquecido el proyecto con sus experimentados puntos de vista durante mis tutoriales y en la revisión del documento. De igual forma, agradezco al comité revisor de esta tesis integrado por los Dres. Fernanda Ricalde, Ivón Ramírez y Erick De la Barrera, por sus atinados comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, por todas las facilidades brindadas para la realización de esta tesis. En particular, gracias a la Unidad de Recursos Naturales y quienes ahí laboran (estudiantes, técnicos, investigadores), por su apoyo en todo momento, y por haber hecho de mi estancia en el CICY una experiencia muy agradable y divertida.

A las autoridades del Parque Nacional Dzibilchaltún, Reserva de la Biósfera Ría Celestún, Reserva de la Biósfera Calakmul, Reserva Biocultural Kaxil-Kiuic, así como al INAH Yucatán e INAH Campeche, por todas las facilidades brindadas para la realización del trabajo de campo de este proyecto.

Gracias a los técnicos: Luis Simá, Roberth Us, Filogonio May, Celene Espadas, Lilia Can, Silvia Hernández y José Luis Tapia por su invaluable apoyo en campo, laboratorio, identificación de plantas y trabajo en el microscopio electrónico.

Gracias a todos mis compañeros de la Unidad de Recursos Naturales, en particular a los del Laboratorio de Fisiología Ecológica de Plantas por todo su apoyo y amistad: Claudia González, Edilia de la Rosa, Eduardo Chávez, María Cabañas, Fernanda Ricalde, Olivia Hernández, Isaac Castillo, Agatha Rosado, Nahleli Chilpa, Lucia Sanaphre, Saúl Hernández, Evert Pat, Karen Solis, Kiyoko Moreno, Cinthia Cervera y Eduardo Pérez.

En particular, un sincero agradecimiento a Manuela Tamayo, por su apoyo en todo momento en cuestiones de campo, laboratorio, administrativas y análisis de datos.

Agradezco a los Dres. Eurídice Leyequién Abarca y José Luis Hernández Stefanoni, por siempre tener la puerta abierta para resolver mis dudas y apoyarme en cuestiones estadísticas.

Muchas gracias a Willy Cetzal por su ayuda en el aprendizaje de software diverso y por su amistad.

A toda mi familia (tíos, primos, abuelos) por su apoyo a lo largo de todo el doctorado.

Gracias a Manuel Carrillo Coronado, Eva Galván, Carmen y Manuel Carrillo Galván, por su valioso apoyo al final de este proceso.

Mi más sincera gratitud a Lupita Carrillo por su apoyo en campo, laboratorio, y sobre todo en cuestiones anímicas y emocionales. Gracias por tu apoyo y por haber estado a mi lado en todo momento.

A todos aquellos quienes, directa o indirectamente, participaron en diversas etapas de este proyecto.

## **DEDICATORIAS**

A mis papás, Manuel y Rocío, por todo su cariño, apoyo para alcanzar mis metas, aliento a siempre a seguir adelante, y sobre todo, por todo su amor.

A mis hermanos Marlon y Cesar.

A Lupita Carrillo, quién ha estado a mi lado incondicionalmente, apoyándome en todo momento. Gracias por hacerme soñar y ayudarme a alcanzar esos sueños, por tu amor y confianza.



---

	Página
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b>	vii
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b>	xi
<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	3
<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b>	5
<b>ANTECEDENTES: LA SUCEPTIBILIDAD DE LAS BROMELIÁCEAS     EPÍFITAS AL CAMBIO CLIMÁTICO</b>	8
Resumen	8
Abstract	9
¿Por qué son tan sensibles las bromeliáceas epífitas a los cambios en el ambiente?	11
El metabolismo ácido de las crasuláceas en las bromeliáceas epífitas	12
Efectos del ambiente sobre la fisiología de las bromeliáceas epífitas	14
Respuestas ante la baja disponibilidad de agua	14
Respuesta ante la variación en temperatura	18
Estratificación vertical de la luz	19
Efectos del ambiente sobre la anatomía y morfología	21
Consecuencias en los ecosistemas del impacto del cambio climático sobre las bromeliáceas epífitas	24
Perspectivas	27
Agradecimientos	28
Literatura citada	28
<b>OBJETIVOS</b>	36

---

Objetivo general	36
Objetivos particulares	36
<b>HIPÓTESIS</b>	36
<b>ESTRATEGIA EXPERIMENTAL</b>	38
Ecología	39
Fisiología	39
Morfología	40
<b>SITIOS DE ESTUDIO</b>	43
<b>ESPECIES DE ESTUDIO</b>	46
<b>REFERENCIAS</b>	47
<b>CAPÍTULO II. CLIMATIC AND STRUCTURAL FACTORS INFLUENCING EPIPHYTIC BROMELIAD COMMUNITY ASSEMBLAGE ALONG A GRADIENT OF WATER-LIMITED ENVIRONMENTS IN THE YUCATAN PENINSULA, MEXICO.</b>	51
Abstract	51
Resumen	52
INTRODUCTION	52
METHODS	54
Field sites	54
Field measurements	56
Microclimate	58
Models and statistical analyses	58
RESULTS	60
DISCUSSION	68

---

Implications for conservation	72
AKNOWLEDGEMENTS	72
REFERENCES	73
<b>CAPÍTULO III. CARACTERIZACIÓN DE LA RESPUESTA FISIOLÓGICA (PLASTICIDAD) DE SIETE ESPECIES DE BROMELIÁCEAS EPÍFITAS ANTE LA VARIACIÓN AMBIENTAL EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b>	79
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	82
Sitios de estudio	82
Especies de estudio	82
Condiciones microambientales	85
Acidez titulable	86
Contenido relativo de agua	87
Suculencia	87
Potencial osmótico	88
Índice de plasticidad	88
Análisis estadístico	88
Microambiente	88
Variables fisiológicas	89
Análisis Canónico de Correspondencia (CCA)	89
<b>RESULTADOS</b>	90
Condiciones microclimáticas	90
Acidez titulable	93
Contenido relativo de agua (CRA)	95

Potencial osmótico	97
Suculencia	99
Análisis Canónico de Correspondencia (CCA)	101
Índice de plasticidad	105
<b>DISCUSIÓN</b>	107
Efecto de la variabilidad ambiental sobre la fisiología de las bromeliáceas epífitas	107
Diferencias en la estrategia fisiológica ante la variación ambiental	113
Consideraciones finales del capítulo	117
<b>REFERENCIAS</b>	117
 <b>CAPÍTULO IV. DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO ISOTÓPICO DE <math>^{18}\text{O}</math> Y <math>^{13}\text{C}</math> EN BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN EN MICROAMBIENTES CONTRASTANTES</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b>	123
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	126
Sitios de estudio y especies de bromeliáceas	126
Colecta de muestras, procesamiento y determinación del contenido isotópico	127
Cálculo del porcentaje de fijación nocturna de $\text{CO}_2$ mediante $\delta^{13}\text{C}$	128
Análisis estadístico	128
<b>RESULTADOS</b>	129
Cuantificación del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$	129
Porcentaje de fijación nocturna de $\text{CO}_2$	138
<b>DISCUSIÓN</b>	139

---

Consideraciones finales del capítulo	143
<b>REFERENCIAS</b>	143
<b>CAPÍTULO V. DENSIDAD Y MORFOLOGÍA DE ESTOMAS Y TRICOMAS FOLIARES EN BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE SEIS TIPOS DE VEGETACIÓN</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b>	147
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	149
Colecta	149
Impresiones foliares y determinación de la densidad de estomas y tricomas	150
Morfología de estomas y tricomas foliares	150
Formas de vida y precipitación	151
Índice de plasticidad	151
Análisis estadístico	151
<b>RESULTADOS</b>	152
Densidad de estomas y tricomas	152
Descripción y caracterización morfológica	157
Formas de vida y precipitación	164
Índice de plasticidad	165
<b>DISCUSIÓN</b>	166
Consideraciones finales del capítulo	170
<b>REFERENCIAS</b>	171
<b>CAPÍTULO VI</b>	
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES</b>	175

---

<b>PERSPECTIVAS</b>	181
<b>APÉNDICE 1</b>	183

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
<b>Figura 1.1.</b> Acidez tisular (delta) durante la temporada de lluvias y sequía en cuatro especies de bromeliáceas epífitas en tres tipos de vegetación en la Península de Yucatán: <i>Aechmea bracteata</i> y <i>Tillandsia brachycaulos</i> en la selva baja caducifolia; <i>Tillandsia dasyliiriifolia</i> en el matorral de duna costera y <i>Tillandsia streptophylla</i> en el manglar de Petén.	15
<b>Figura 1.2.</b> Variación en la acidez tisular (delta) promedio en bromeliáceas epífitas de bosques secos y acidez tisular máxima en bosques húmedos en respuesta al incremento de la precipitación.	16
<b>Figura 1.3.</b> Imágenes al microscopio electrónico de barrido que muestran: A) vista general de los tricomas foliares de <i>Tillandsia recurvata</i> ; B) acercamiento a los tricomas foliares de la misma especie; C) vista general de los tricomas foliares de <i>Tillandsia schiedeana</i> y D) los estomas debajo de las alas levantadas de los tricomas foliares en <i>Tillandsia streptophylla</i> .	22
<b>Figura 1.4.</b> A) Variación en el número de estomas y tricomas bajo incremento de radiación solar incidente en hojas viejas (antes del incremento de la radiación) y nuevas (producidas después del incremento de la radiación) de <i>Tillandsia heterophylla</i> ; B) Relación de la densidad de estomas con el incremento en la radiación solar incidente en hojas de <i>T. heterophylla</i> .	23
<b>Figura 1.5.</b> Distribución de epífitas en un gradiente altitudinal (A) y sus respectivas temperaturas ambientales (B) en Costa Rica.	27
<b>Figura 1.6.</b> Esquema metodológico seguido en el presente trabajo.	42
<b>Figura 1.7.</b> Sitios de estudio en la Península de Yucatán.	43

<b>Figura 1.8.</b> Sitios de estudio en la Península de Yucatán. Se proyectaron las coordenadas geográficas de los sitios de trabajo sobre mapa de precipitación total anual (1961-1990).	44
<b>Figura 2.1.</b> Map of study sites in the Yucatan Peninsula.	56
<b>Figura 2.2.</b> Distribution (circles) and number of individuals (bars) of epiphytic bromeliads along the vertical profile of five vegetation types of the Yucatan Peninsula. (a) Coastal sand dune scrub; (b) scrub mangrove; (c) deciduous forest; (d) semi-deciduous forest; (e) sub-perennial forest. Data of distributions are means $\pm$ SD; dotted lines represent the maximal canopy height recorded. For clarity in the vertical distribution, different scales are shown for each graph.	63
<b>Figura 2.3.</b> Results of cross validation analysis used to compare the performance of regression and regression kriging analysis for mean annual precipitation, host species density, minimum vapor pressure deficit and canopy height.	64
<b>Figura 2.4.</b> Detrended Correspondence Analysis of epiphytic bromeliads and hosts Analysis based on abundance data for both epiphytic bromeliads and hosts.	66
<b>Figura 2.5.</b> Hosts families with the highest number of individuals and epiphytic bromeliads in four vegetation types.	67
<b>Figura 3.1.</b> Índice de valor de importancia para las bromeliáceas epífitas de seis tipos de vegetación.	83
<b>Figura 3.2.</b> Especies de estudio.	84
<b>Figura 3.3.</b> Flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) y déficit de presión de vapor de agua promedio (DPV) por estratos en los seis sitios de trabajo, para las tres temporadas del año.	92
<b>Figura 3.4.</b> Valores $\Delta$ de acidez titulable registrado para las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas de cada tipo de vegetación.	94
<b>Figura 3.5.</b> Contenido relativo de agua registrado para las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas de cada tipo de vegetación.	96

---

<b>Figura 3.6.</b> Potencial osmótico registrado para las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas de cada tipo de vegetación.	98
<b>Figura 3.7.</b> Suculencia registrada para las especies seleccionadas de cada sitio de estudio.	100
<b>Figura 3.8.</b> Gráfica de los dos primeros ejes del CCA correspondiente a la temporada de lluvias.	101
<b>Figura 3.9.</b> Gráfica de los dos primeros ejes del CCA correspondiente a la temporada de nortes.	103
<b>Figura 3.10.</b> Gráfica de los dos primeros ejes del CCA correspondiente a la temporada de sequía.	104
<b>Figura 3.11.</b> Índice de plasticidad de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) para todas las variables fisiológicas medidas en bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación.	106
<b>Figura 3.12.</b> Índice de plasticidad global de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) para las siete especies de bromeliáceas epífitas incluidas en este capítulo del trabajo.	107
<b>Figura 4.1.</b> Capsula de estaño vacía (izquierda) y después de ser compactada (derecha) con la muestras de hoja previamente macerada.	128
<b>Figura 4.2.</b> Promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de las bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación.	130
<b>Figura 4.3.</b> Regresión cuadrática que compara el $\delta^{13}\text{C}$ de las bromeliáceas epífitas contra la precipitación media anual y el DPV máximo promedio anual.	133
<b>Figura 4.4.</b> Promedio del $\delta^{18}\text{O}$ de las bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación.	134
<b>Figura 4.5.</b> Regresión lineal simple que compara $\delta^{18}\text{O}$ de las bromeliáceas epífitas contra la precipitación total anual.	135
<b>Figura 4.6.</b> Regresión lineal simple entre el $\delta^{18}\text{O}$ de las bromeliáceas epífitas, el DPV mínimo promedio anual y la temperatura promedio anual.	137
<b>Figura 4.7.</b> Porcentaje de asimilación nocturna de $\text{CO}_2$ en bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación (y precipitación).	138
<b>Figura 4.8.</b> Regresión lineal simple que relaciona el porcentaje de asimilación	

---

nocturna de CO <sub>2</sub> de las bromeliáceas epífitas de cada tipo de vegetación con la precipitación promedio anual de cada sitio.	139
<b>Figura 5.1.</b> Fotografías al microscopio electrónico de barrido de tricomas foliares en bromeliáceas epífitas.	159
<b>Figura 5.2.</b> Fotografías al microscopio electrónico de barrido que muestran las alas de los tricomas foliares en bromeliáceas epífitas.	160
<b>Figura 5.3.</b> Fotografías al microscopio electrónico de barrido que muestran los estomas foliares en bromeliáceas epífitas.	161
<b>Figura 5.4.</b> Regresión lineal simple que relaciona la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación incluida en este trabajo con la densidad de tricomas y estomas en A) bromeliáceas tipo tanque y B) tipo atmosféricas. Las gráficas presentan diferentes escalas.	164
<b>Figura 5.5.</b> Regresión lineal simple que relaciona la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación incluida en este trabajo con A) el área del centro del tricoma; B) el tamaño del tricoma completo (incluyendo las alas); C) el tamaño del estoma y D) el tamaño del poro estomático, tanto en bromeliáceas tipo atmosféricas como con tipo tanque.	165
<b>Figura 5.6.</b> Índice de plasticidad (RDPI) morfológica en las bromeliáceas epífitas que se pueden encontrar en más de un tipo de vegetación de la Península de Yucatán.	166
<b>Figura A.1.</b> Regresión lineal del contenido relativo de agua con el potencial osmótico observado y calculado, en la que se observa ajuste osmótico.	183
<b>Figura A.2.</b> Regresión lineal del contenido relativo de agua con el potencial osmótico observado y calculado en la que se observa ajuste osmótico.	184

---

**ÍNDICE DE CUADROS**

	Página
<b>Cuadro 1.1.</b> Especies de bromeliáceas epífitas incluidas y/o estudiadas en los diferentes capítulos de ésta tesis. Se presenta su forma de vida y tipo de vegetación en el que se registró.	47
<b>Table 2.1.</b> Seasonal photon flux density (PFD, mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ), maximum and minimum vapor pressure deficit (VPD <sub>max</sub> and VPD <sub>min</sub> , Kpa) of each of the five vegetation types.	61
<b>Table 2.2.</b> Host and epiphytic bromeliad species density and richness in relation to precipitation (Pp) and minimum vapor pressure deficit (VPD).	62
<b>Table 2.3.</b> Parameters and statistics of semi-variogram models fitted for precipitation, host species density (Host sp dens), minimum vapor pressure deficit (VPD <sub>min</sub> ) and maximum canopy height.	65
<b>Table 2.4.</b> Mantel test of correlation between the composition of bromeliad and potential host communities and space (distance between plots).	65
<b>Cuadro 3.1.</b> Variables microclimáticas incluidas en el análisis de correspondencia canónica.	89
<b>Cuadro 3.2.</b> Eigenvalores, correlación fisiología - ambiente y porcentaje de la varianza explicada por la relación fisiología ambiente en los tres primeros ejes del CCA para la temporada de lluvias.	102
<b>Cuadro 3.3.</b> Eigenvalores, correlación fisiología - ambiente y porcentaje de la varianza explicada por la relación fisiología ambiente en los tres primeros ejes del CCA para la temporada de nortes.	103
<b>Cuadro 3.4.</b> Eigenvalores, correlación fisiología - ambiente y porcentaje de la varianza explicada por la relación fisiología ambiente en los tres primeros ejes del CCA para la temporada de sequía.	104
<b>Cuadro 4.1.</b> $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de las bromeliáceas epífitas en los seis tipos de vegetación.	131
<b>Cuadro 5.1.</b> Número de tricomas por mm <sup>2</sup> en las diferentes partes del has de la hoja.	154
<b>Cuadro 5.2.</b> Número de tricomas por mm <sup>2</sup> en las diferentes partes del envés de	

la hoja.	155
<b>Cuadro 5.3.</b> Número de estomas por mm <sup>2</sup> en las diferentes partes de la hoja.	157
<b>Cuadro 5.4.</b> Tamaño (área) de tricomas y estomas en bromeliáceas epífitas de seis tipos vegetación.	162

---

**ABREVIATURAS**

Ac	Acidez
ANOVA	Análisis de varianza.
°C	Grados Celsius.
CAM	Metabolismo ácido de las crasuláceas.
CCA	Análisis canónico de correspondencias.
CO <sub>2</sub>	Dióxido de Carbono.
CRA	Contenido relativo de agua.
DBH	Diámetro a la altura del pecho.
DC	Matorral de duna costera.
DPV	Déficit de presión de vapor de agua.
$\Delta H^+$	Variación en el contenido de acidez foliar.
$\delta^{13}C$	Variación en la proporción foliar de $^{13}C:^{12}C$ , respecto a un estándar.
$\delta^{18}O$	Variación en la proporción foliar de $^{18}O:^{16}O$ , respecto a un estándar.
EE	Error estándar.
ha	Hectárea.
HR	Humedad relativa.
IVI	Índice de valor de importancia.
KPa	Kilopascal.
MC	Manglar chaparro.
m <sup>2</sup>	Metro cuadrado.
mm <sup>2</sup>	Milímetro cuadrado.
mmol H <sup>+</sup> m <sup>-2</sup>	Milimoles de iones hidrógeno por metro cuadrado.
mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	moles por metro cuadrado por día.
µm	Micrometros.
µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	Micromoles por metro cuadrado por segundo.
MPa	Megapascal.
Os	Potencial osmótico.
Ψπ	Potencial osmótico.

---

PAR	Radiación fotosintéticamente activa.
PE	Petén.
PEPc	Fosfoenolpiruvato carboxilasa.
PFD	Flujo de fotones para la fotosíntesis.
ppm	Partes por millón
RDPI	Índice de plasticidad fenotípica.
RUBISCO	Ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa.
SA	Selva alta sub-perennifolia.
SB	Selva baja caducifolia.
SM	Selva mediana sub-caducifolia.
Suc	Suculencia.

---

## RESUMEN

La distribución tanto vertical como horizontal de las bromeliáceas epífitas se ha asociado a factores ambientales como la disponibilidad de agua, existiendo un fuerte acoplamiento con la atmósfera. Esto, aunado a la abundancia de estas plantas, su fácil manejo, independencia del suelo, y su presencia en ambientes climáticamente contrastantes, ha derivado en que se les señale como especies que pueden ser indicadores de cambios en el clima. En la Península de Yucatán existe un gradiente de precipitación que va de noroeste a sur, así como una marcada estacionalidad lluviosa. Estas condiciones climáticas figuran entre los principales factores que han configurado los tipos de vegetación, en los cuales se pueden encontrar 27 especies de bromeliáceas epífitas. El objetivo de este trabajo fue evaluar la sensibilidad de diferentes especies de bromeliáceas epífitas nativas de la Península de Yucatán a variaciones ambientales, para identificar especies que puedan ser utilizadas como indicadores de los posibles efectos del cambio climático global a nivel regional. Se caracterizó y comparó la composición de especies tanto de hospederos, como de bromeliáceas epífitas en seis tipos de vegetación a lo largo del gradiente de precipitación presente en la Península, que del más seco al más húmedo incluidos en el trabajo, fueron: matorral de duna costera, manglar chaparro, manglar de petén, selva baja caducifolia, selva mediana sub-caducifolia y selva alta sub-perennifolia. Se evaluó la sensibilidad fisiológica de siete especies de bromeliáceas epífitas en los diferentes tipos de vegetación, en respuesta a la variación climática inter-estacional. Se determinó el  $\delta^{13}\text{C}$  y el  $\delta^{18}\text{O}$  en tejido foliar de 15 especies de bromeliáceas epífitas y la variación en la densidad y morfología de estomas y tricomas foliares en 14 especies. Se asoció la variación morfológica y fisiológica a las condiciones microclimáticas inherentes a cada tipo de vegetación. La riqueza de especies de epífitas aumentó con el incremento en la precipitación media anual. La densidad de especies epífitas disminuyó al aumentar el déficit de presión de vapor de agua (DPV) y aumentó con la densidad de especies de hospederos potenciales. La acidez titulable, contenido relativo de agua, potencial osmótico y succulencia, fueron afectados negativamente por la falta de agua y elevado DPV durante la sequía. Las bromeliáceas del matorral de duna costera presentaron la mayor plasticidad fisiológica. El  $\delta^{13}\text{C}$  y el  $\delta^{18}\text{O}$  también variaron en respuesta al gradiente de precipitación, DPV y humedad relativa. La densidad y tamaño de estomas y tricomas varió entre bromeliáceas atmosféricas y tanque, y en respuesta a la disponibilidad de agua. Los resultados sugieren que las bromeliáceas epífitas son altamente sensibles a variaciones en las condiciones ambientales, por lo que especies como *Tillandsia brachycaulos* Schltdl., *Tillandsia dasyliriifolia* Baker y *Tillandsia fasciculata* Sw. pueden ser utilizadas como indicadores de los posibles efectos del cambio climático regional.



---

## ABSTRACT

Vertical and horizontal distribution of epiphytic bromeliads has been associated with environmental factors such as water availability. There is a strong coupling with the atmosphere, this, coupled with its abundance, easy handling, independence from the soil, and their presence in climatically contrasting environments, has led them to be signaled as species that may be indicative of changes in climate. In the Yucatan Peninsula there is a rainfall gradient from northwest to south, and a marked wet season. These climatic conditions are among the main factors that have led to the development of different plant communities in 27 species of epiphytic bromeliads are found. The aim of this study was to evaluate the sensitivity of different species of epiphytic bromeliads native to the Yucatan Peninsula to environmental variations, to identify species that may be used as indicators of the possible effects of regional climate change. To do this, we characterized and compared the composition of both hosts and epiphytic bromeliads in six vegetation types across the rainfall gradient present in the Peninsula: coastal sand dune scrub, scrub mangrove, mangrove of Petén, deciduous, semi-deciduous and sub-perennial forest. Similarly, we evaluated the physiological sensitivity of seven species of epiphytic bromeliads in different vegetation types, in response to inter-seasonal climatic variation. We also evaluated the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  in foliar tissue of 15 species of epiphytic bromeliads, and the variation in density and morphology of foliar stomata and trichomes in 14 species. We associated the variation in physiology and morphology with the microclimatic variation inherent to each vegetation type. The study found that total epiphyte richness increased with annual precipitation. Bromeliad species density decreased with vapor pressure deficit and increased with host species density. Titratable acidity, relative water content, osmotic potential and succulence were negatively affected by the lack of water and high water vapor pressure deficit (VPD) during the drought in the seven species of epiphytic bromeliads evaluated. The species in the coastal sand dune scrub showed the highest physiological plasticity. The  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  also varied in response to the gradient of precipitation, VPD and relative humidity. The density and size of stomata and trichomes varied between atmospheric and tank bromeliads, and in response to the availability of water. The results suggest that epiphytic bromeliads are highly sensitive to changes in microclimatic conditions, so species like *Tillandsia brachycaulos* Schtdl., *Tillandsia dasyliiriifolia* Baker and *Tillandsia fasciculata* Sw. can be used as indicators of the possible effects of regional climate change.



---

## INTRODUCCIÓN

Los últimos dos siglos se han caracterizado por un impresionante desarrollo tecnológico que, sin embargo, ha traído consigo elevados costos ambientales como la emisión antropogénica de grandes volúmenes de gases de efecto invernadero (GEI) a la atmósfera, cuya consecuencia es un cambio climático global que representa una presión adicional importante para los sistemas ecológicos (Gay, 1999). Un fenómeno como este, es un problema con características únicas ya que es de naturaleza global, sus mayores impactos serán a largo plazo; así mismo, involucra interacciones complejas entre procesos naturales (fenómenos ecológicos y climáticos) y procesos sociales, económicos y políticos a escala global (Martínez y Fernández, 2004). Las proyecciones de cambio climático a futuro indican importantes cambios en la estructura y función de los ecosistemas, en las interacciones ecológicas y desplazamientos del ámbito geográfico de las especies, con consecuencias predominantemente negativas sobre la biodiversidad y para los bienes y servicios ecosistémicos, considerando aumentos del promedio mundial de temperaturas de entre 1.5° y 2.5°C, cambios en los patrones de precipitación y las correspondientes concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (IPCC, 2007).

En México, los escasos estudios que se han realizado sobre cambio climático y su relación con la vegetación, están más enfocados hacia el papel que juegan las plantas como fuentes de emisión o secuestro de carbono, mientras que el estudio de los posibles efectos del cambio climático sobre la vegetación del país, es un tópico relativamente poco explorado (Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 2000). Por ello, resulta indispensable identificar especies sensibles a variaciones en factores ambientales que puedan ser utilizadas para pronosticar qué sucederá con el resto de las especies de su ecosistema, como respuesta al cambio climático global en nuestro país. Particularmente, la Península de Yucatán es una región idónea para este tipo de investigación, ya que podemos encontrar diferentes tipos de comunidades vegetales producto de una marcada estacionalidad y de un gradiente de precipitación que va de noroeste a sur (Orellana *et al.*, 2009).

Dentro de estas comunidades vegetales, se han registrado a la fecha 32 especies de bromeliáceas (87% de las cuales son epífitas; Carnevali *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2004). La familia Bromeliaceae, y en particular las epífitas, ofrecen un buen modelo de

estudio que nos podría permitir identificar los efectos del cambio climático en la región antes mencionada. Las bromeliáceas epífitas ofrecen ciertas ventajas sobre otras plantas para ser consideradas en estudios de cambio de climático. Por ejemplo, numerosos trabajos coinciden en que la distribución de las bromeliáceas epífitas dentro de un mismo hábitat o entre varios hábitats diferentes, está principalmente relacionada con la diversidad de respuestas que ofrecen ante variaciones en factores abióticos como la disponibilidad de agua, por lo que si existiera algún cambio en los patrones de precipitación, humedad atmosférica o temperatura actuales tal y como lo sugieren los modelos de cambio climático, las comunidades de bromeliáceas serían de las primeras en ser afectadas (Orellana *et al.*, 2009; IPCC, 2007; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003; Griffiths y Smith, 1983; Pittendrigh, 1948).

Otra de las ventajas que presenta este grupo de plantas para ser consideradas como modelo de estudio, es que no tienen raíces en el suelo, por lo que el agua y nutrimentos que necesitan para su crecimiento y desarrollo son absorbidas directamente de la atmósfera (Benzing, 2000). Además, algunas especies presentan el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM por sus siglas en inglés), por lo que tienen un alto intercambio foliar de moléculas de agua con la atmósfera durante el intercambio gaseoso, ya que este ocurre durante la noche cuando la humedad relativa es alta, lo que provoca que la señal isotópica de sus hojas sea la misma que la del vapor de agua atmosférico. Por lo tanto, pueden ser utilizadas como marcadores de la señal isotópica del  $^{18}\text{O}$  del vapor de agua en la atmósfera, que a su vez puede ser utilizado para corregir fuentes de imprecisión en los modelos actuales de cambio climático (Reyes-García *et al.*, 2008; Helliker y Griffiths, 2007; Benzing, 2000). Además, la señal de  $^{18}\text{O}$  en los tejidos de las plantas representa una marca del grado de evapotranspiración o del estrés hídrico durante su crecimiento (Mejía-Chang, 2009).

A su vez, isótopos de  $^{13}\text{C}$  que la planta obtiene durante la fijación de  $\text{CO}_2$ , pueden ser utilizados para evaluar la ruta fotosintética de las plantas así como las variaciones en la fijación de carbono entre especies en diferentes sitios, como resultado de la variación en el microclima. Esto ayudaría a pronosticar los posibles efectos del cambio climático sobre la fisiología de las bromeliáceas epífitas, así como del tipo de vegetación al que se encuentran asociadas (Santiago *et al.*, 2005; Griffiths y Smith, 1983). Además, la

disponibilidad de agua en forma de lluvia, neblina o rocío, así como su estacionalidad, son fundamentales para la supervivencia de las bromeliáceas. Por ello, es de suponer que la distribución actual de las especies en diversas comunidades vegetales está regida, entre otros, por sus necesidades de agua y humedad, por lo que cambios en estos factores abióticos en la región, como los sugeridos por varios escenarios de cambio climático (Orellana *et al.*, 2009), seguramente tendrán un efecto en la densidad poblacional, así como en la diversidad de especies de bromeliáceas en diversos ecosistemas.

Aunque se cuenta con cierto conocimiento ecológico de las bromeliáceas en México, éste se reduce al estudio de unas pocas especies o al entendimiento de situaciones ecológicas particulares en algunas áreas de distribución de las especies (Mondragón *et al.*, 2011), por ello, es necesario desarrollar trabajos en diferentes aspectos eco-fisiológicos que permitan sentar las bases para su potencial aprovechamiento como indicadoras de los posibles efectos del cambio climático. De esta manera, si se caracterizan las condiciones microclimáticas en las que se encuentran creciendo, así como la fisiología de las bromeliáceas asociada a ese microclima particular, se pueden inferir las consecuencias del cambio climático en una región determinada, mediante el supuesto de cambios en la fisiología de las plantas y la distribución de las comunidades donde están presentes, sería una señal de cambios en las condiciones ambientales (como la humedad relativa y temperatura) de un sitio o tipo de vegetación en particular.

En resumen, la caracterización de las condiciones microclimáticas en las que crecen, así como las condiciones fisiológicas y morfológicas de las bromeliáceas epífitas de la Península de Yucatán asociadas al microclima, pueden sustentar la idea de que estas plantas pueden ser utilizadas como organismos indicadores de los posibles efectos del cambio climático sobre las comunidades vegetales de la región.

## ANTECEDENTES: LA SUSCEPTIBILIDAD DE LAS BROMELIÁCEAS EPÍFITAS AL CAMBIO CLIMÁTICO<sup>1</sup>

**Resumen:** Las bromeliáceas epífitas son uno de los grupos de plantas más amenazados por el cambio climático global dada su alta sensibilidad a la variación ambiental. En esta revisión abordamos las adaptaciones que poseen las bromeliáceas epífitas para hacer frente a las condiciones ambientales adversas. Asimismo, para brindar un panorama general de su vulnerabilidad, describimos, con ejemplos, las respuestas fisiológicas de estas plantas (principalmente de bromeliáceas epífitas en bosques secos de la Península de Yucatán) ante la variación en la disponibilidad de agua, luz y temperatura ambiental, así como cambios en aspectos morfológicos. La información analizada sugiere que las bromeliáceas epífitas podrían cambiar su distribución o desaparecer de algunas regiones como consecuencia del cambio climático global, lo que podría repercutir de manera negativa en los ecosistemas en los que estas plantas habitan al reducir la introducción de nutrimentos, la disponibilidad de hábitats para animales, así como en la biomasa general de los bosques. Por lo tanto, sugerimos que la investigación actual sobre la variación morfo-fisiológica de las bromeliáceas epífitas en respuesta a la variación ambiental, es fundamental y urgente para generar información que contribuya a la conservación de estas plantas.

**Palabras clave:** bosques secos, metabolismo ácido de las crasuláceas, variación morfo-fisiológica, Yucatán.

---

<sup>1</sup> La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. Manuel J. Cach-Pérez; José Luis Andrade y Casandra Reyes-García. Botanical Sciences. En revisión. Mayo de 2013.

**Abstract:** Epiphytic bromeliads are one of the most threatened groups of plants by global climate change due to its high sensitivity to environmental variation. In this review we discuss the adaptations that epiphytic bromeliads have to face adverse environmental conditions. Also, to provide an overview of their vulnerability, we describe, with examples, the physiological responses of these plants (mainly epiphytic bromeliads in dry forests of the Yucatan Peninsula) to the variation in water availability, light and environmental temperature, as well as their morphological variation. The data analyzed suggests that epiphytic bromeliads distribution could change or disappear in some regions as a result of global climate change, which could have negative effects on the ecosystems that these plants inhabit due to reduction in the introduction of nutrients, the availability of habitats for animals as well as in the overall forest biomass. Therefore, we suggest that current research on morpho-physiological variation of epiphytic bromeliads in response to environmental variation is essential and urgent to generate information that contributes to the conservation of these plants.

**Key words:** dry forests, Crassulacean acid metabolism, morpho-physiological variation, Yucatan

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas, como árboles y arbustos, sin tener contacto directo con los haces vasculares de sus hospederos (Lüttge, 1989; Benzing, 1998), y constituyen un componente importante de las comunidades vegetales, principalmente en el trópico. La importancia de las epífitas radica en su gran diversidad pues se han estimado alrededor de 30,000 especies. De hecho, en los bosques tropicales, la biomasa epífita puede constituir más del 50% de la biomasa foliar y el 10% de todas las especies de plantas vasculares, pero en algunos bosques puede llegar a representar hasta el 25% del total de especies de plantas vasculares (Nadkarni, 1984; Kress, 1986; Gentry y Dodson 1987; Benzing, 1989, 2000; Nieder *et al.*, 2001).

Al no contar con raíces en el suelo, las epífitas tienen una extraordinaria dependencia de la atmósfera para la adquisición de los nutrientes y el agua que necesitan, lo que las hace excepcionalmente sensibles a la humedad del aire (Benzing, 1990), y por tanto son potencialmente útiles para medir la respuesta a los cambios en el clima (Lugo y Scatena, 1992; Helliker y Griffiths, 2007). Así mismo, la alta vulnerabilidad de las epífitas a perturbaciones climáticas podría afectar a otros componentes de los bosques donde habitan, dada la importancia ecológica de estas plantas (Zotz y Bader, 2009). Después de la Orchidaceae, la Bromeliaceae es la segunda familia con más diversidad de epífitas, y cuenta con al menos 1800 especies epífitas, lo que representa el 60% de todas las especies dentro de la familia (Kress, 1986; Gentry y Dodson, 1987; Zotz, 2013).

En las últimas décadas, ha ido creciendo la idea de que la supervivencia y continuidad de la comunidad de epífitas está en riesgo ante el cambio climático global (Nadkarni, 1992). En particular, las bromeliáceas epífitas son uno de los grupos más amenazados, ya que sistema radical sólo las adhiere del hospedero, a la vez que los nutrientes y el agua necesarios para su crecimiento son absorbidos por las hojas. A diferencia de otros tipos de epífitas cuyas raíces exploran una mayor área y crecen en sitios con acumulación de suelo rico en nutrientes (Benzing, 1990; Lesica y Antibus, 1990; Andrade y Nobel, 1996, 1997), las bromeliáceas epífitas dependen en mayor medida de lo que les llega de la atmósfera y lo que se acumule entre sus hojas. Por esto, es primordial entender la respuesta de las bromeliáceas epífitas, tanto a nivel individual como poblacional, ante las fluctuaciones ambientales ocasionadas por el cambio climático global, y cómo se podrían afectar los ecosistemas en los que se encuentran. En esta revisión nos centraremos en

las variaciones fisiológicas, anatómicas y morfológicas que pueden sufrir las bromeliáceas epífitas como respuesta a uno o varios factores de estrés ambiental, como el incremento de la temperatura y la radiación solar, así como la disminución en la disponibilidad de agua.

### **¿Por qué son tan sensibles las bromeliáceas epífitas a los cambios en el ambiente?**

Dentro de las condiciones microambientales inherentes a las epífitas, la disponibilidad de agua (que es tomada en pulsos durante los eventos de precipitación y/o a través de la formación de neblina y rocío) es el factor ambiental más poderoso de su distribución. Este hecho hace que las epífitas puedan responder más rápidamente a cambios en los patrones de precipitación generados por el cambio climático global y provocar desplazamientos geográficos locales o la desaparición de especies en ciertas áreas (Benzing, 1998).

Estudios del efecto de la sequía y la luz sobre la fisiología de las bromeliáceas epífitas muestran que estas plantas responden de distintas formas en su distribución vertical a la disponibilidad de agua (en forma de lluvia, neblina o rocío), y a la cantidad de radiación solar que reciben (Graham y Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005; Cach-Pérez, 2008; Reyes-García *et al.*, 2012). Por ejemplo, la distribución vertical de *Tillandsia brachycaulos* Schldl. y *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L. B. Sm., especies que coexisten en la selva baja caducifolia de Yucatán, responde a la sensibilidad y tolerancia de cada especie a la radiación solar y disponibilidad de agua: *T. elongata* que es menos tolerante a la falta de agua que *T. brachycaulos*, se localiza en zonas del dosel mucho más expuestas, donde puede captar mayor cantidad de agua. Esto a su vez le permite afrontar la pérdida de éste recurso debida a una alta tasa de transpiración, producto de la mayor cantidad de radiación solar y viento que recibe, en comparación con *T. elongata* (Graham y Andrade, 2004). Además, se ha observado una respuesta de las especies a las variaciones climáticas a lo largo del año (Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004; Zotz y Asshoff, 2009), lo que afecta también a nivel poblacional, pues se ha observado una reducción en el número de individuos de *T. brachycaulos* después de un año anormalmente seco en la mencionada selva baja caducifolia (Mondragón *et al.*, 2004).

El efecto de los cambios ambientales será más evidente en los extremos de las distribuciones geográficas de las especies, es decir, en los lugares más secos y/o con las temperaturas más extremas donde una especie se encuentre, pues estaría ya al límite de su óptimo fisiológico (Lambers *et al.*, 1998). En este respecto, las selvas secas estacionales, manglares y desiertos podrían ser sitios de mayor cambio en las especies debido al cambio climático.

Nos encontramos en una época donde en promedio, las temperaturas del Hemisferio Norte durante la segunda mitad del siglo XX fueron muy probablemente superiores a las de cualquier otro período de 50 años de los últimos 500 años, y probablemente las más altas a lo largo de, como mínimo, los últimos 1300 años. Diversos modelos de cambio climático coinciden en que la temperatura seguirá aumentando más o menos uniformemente a nivel global (más notoriamente en el hemisferio norte que en el sur) a una tasa de 0.2°C por decenio, además, con un grado de confianza alto, las proyecciones indican que, hacia mediados del siglo, la escorrentía fluvial anual y la disponibilidad de agua aumentarán en latitudes altas (y en ciertas áreas lluviosas tropicales) y disminuirán en algunas regiones secas en latitudes medias y en los trópicos (IPPC, 2007).

### **El metabolismo ácido de las crasuláceas en las bromeliáceas epífitas**

Una de las principales respuestas evolutivas de plantas que crecen en ambientes áridos o con escasas de agua (como el hábitat epífita) es el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM; siglas en inglés), el cual está presente en muchas especies de bromeliáceas epífitas (Martin, 1994; Benzing, 2000; Andrade *et al.*, 2007, 2009). Ésta es una ruta fotosintética que permite a las plantas un uso eficiente del agua. En la fotosíntesis CAM, el intercambio de gases se lleva a cabo durante la noche, cuando la demanda evaporativa de la atmósfera es baja, lo que reduce la pérdida de agua por transpiración (Winter y Smith, 1996). Las plantas que cuentan con fotosíntesis CAM no deben su economía en el uso del agua sólo a la fijación temporal nocturna de CO<sub>2</sub> (en forma de ácidos orgánicos), sino a que la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPc), encargada de la captación primaria de CO<sub>2</sub>, tiene una mayor afinidad por dicho gas que la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO), la fijadora de CO<sub>2</sub> a través del ciclo de Calvin, por lo que las plantas con CAM pueden fijar mayor cantidad de CO<sub>2</sub> en relación a la cantidad de

---

agua perdida durante el intercambio de gases.

La fotosíntesis CAM consta de cuatro fases con características fisiológicas distintivas. Durante la primera –que ocurre cuando los estomas se abren en la noche– la PEPc fija temporalmente el CO<sub>2</sub> en forma de ácidos orgánicos que se almacenan dentro de las vacuolas de las células. La fase dos solo ocurre durante un breve periodo de tiempo al amanecer, cuando hay fijación de CO<sub>2</sub> por RUBISCO, después de lo cual los estomas se cierran. En este punto hay una transición por competencia de sustrato entre PEPc y RUBISCO. Durante el período de luz solo RUBISCO permanece activa. Una vez cerrados los estomas, los ácidos orgánicos almacenados en las vacuolas son descarboxilados en el citosol durante el día y el CO<sub>2</sub> liberado ingresa al ciclo de Calvin para producir azúcares (fase tres). Finalmente, durante la fase cuatro, que ocurre al final del periodo de luz cuando se ha consumido todo el ácido acumulado durante la noche anterior, los estomas se abren e inicia la asimilación de CO<sub>2</sub> tanto por PEPc como por RUBISCO, ésta última cesa su actividad con la obscuridad (Osmond, 1987; Benzing, 2000). Si bien no todas las bromeliáceas epífitas son CAM, este tipo fotosintético predomina en las epífitas de zonas de clima seco o estacional (Smith *et al.*, 1986a; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003; Andrade *et al.*, 2007). Se ha observado que muchas especies poseen gran plasticidad en las fases de fotosíntesis CAM ante los cambios ambientales, al aumentar su fijación diurna por RUBISCO cuando el agua es abundante, o disminuir el intercambio gaseoso de las fases nocturnas ante la sequía (Dodd *et al.*, 2002; Andrade *et al.*, 2009).

Con el uso cada vez más común de los isótopos estables (átomos de un mismo elemento pero con diferente peso atómico), se sabe que la PEPc como primer aceptor de CO<sub>2</sub> en plantas C<sub>4</sub> y CAM, no discrimina entre el isótopo pesado (<sup>13</sup>C) y el ligero del carbono (<sup>12</sup>C) contenido en el CO<sub>2</sub> atmosférico (<sup>13</sup>CO<sub>2</sub> y <sup>12</sup>CO<sub>2</sub>), a diferencia de RUBISCO que discrimina al isótopo pesado, por lo que las plantas CAM y C<sub>4</sub> tienen una firma isotópica particular que las distingue de las C<sub>3</sub> (Benzing, 2000). Dicha firma es el cociente de <sup>13</sup>C sobre <sup>12</sup>C de la muestra con respecto al cociente en un estándar y se conoce como delta <sup>13</sup>C (Santiago *et al.*, 2005; Andrade *et al.*, 2007).

## Efectos del ambiente sobre la fisiología de las bromeliáceas epífitas

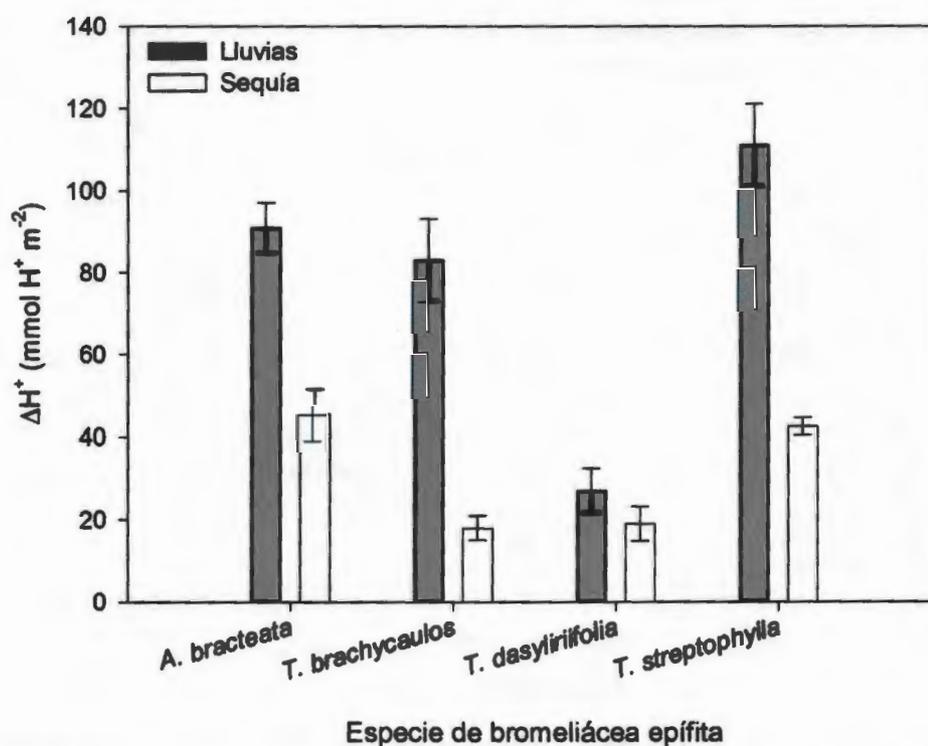
Cuando el microambiente de las epífitas cambia, los procesos fisiológicos de estas plantas son directamente afectados (Ruzana y Ainuddin, 2011). De manera que ante cualquier leve variación en el ambiente, tanto el proceso fotosintético como el crecimiento de las plantas cambian (Schurr *et al.*, 2006). Lo anterior muestra que las epífitas tienen rangos de tolerancia estrechos a cambios en el ambiente por lo que, la mayor diversidad y abundancia de especies epífitas se encuentran en los bosques húmedos, como los encinares y el mesófilo de montaña (Espejo-Serna *et al.*, 2007), debido a la distribución uniforme de la lluvia durante el año (Benzing, 1998).

Una combinación de estrés por baja disponibilidad de agua y alta radiación solar, puede causar fotoinhibición (reducción en la fotosíntesis debido al exceso de luz; Demmig-Adams y Adams, 1992; Hamilton *et al.*, 1995). Por ello, en las bromeliáceas epífitas han evolucionado una gran diversidad de estructuras de carácter y mecanismos fisiológicos (formación de tanques para la captación de agua, succulencia foliar, tricomas foliares especializados en la absorción de agua y nutrimentos, así como el metabolismo ácido de las crasuláceas), que les han permitido adaptarse con éxito al ambiente epífito caracterizado por pulsos cortos de agua, altas intensidades lumínicas e inestabilidad de los forofitos (árboles sobre los que crecen; Benzing, 1990, 2000).

Entre las principales respuestas fisiológicas de las bromeliáceas epífitas a cambios en los factores ambientales, como la disponibilidad de agua, la radiación solar y la temperatura se encuentran: una reducción en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, en la magnitud de la acidificación nocturna expresada como un delta de acidez, en el contenido relativo de agua, en el potencial hídrico, en la eficiencia cuántica del fotosistema II, así como cambios en las concentraciones de pigmentos y en la señal isotópica de <sup>13</sup>C, como resultado de la reducción del tiempo de apertura estomática y de la actividad enzimática. Todas estas respuestas se reflejan directamente en el crecimiento y desarrollo de estas plantas (Martin, 1994; Winter y Holtum, 2002; Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005; Cach-Pérez, 2008; Reddy *et al.*, 2010; Reyes-García *et al.*, 2011).

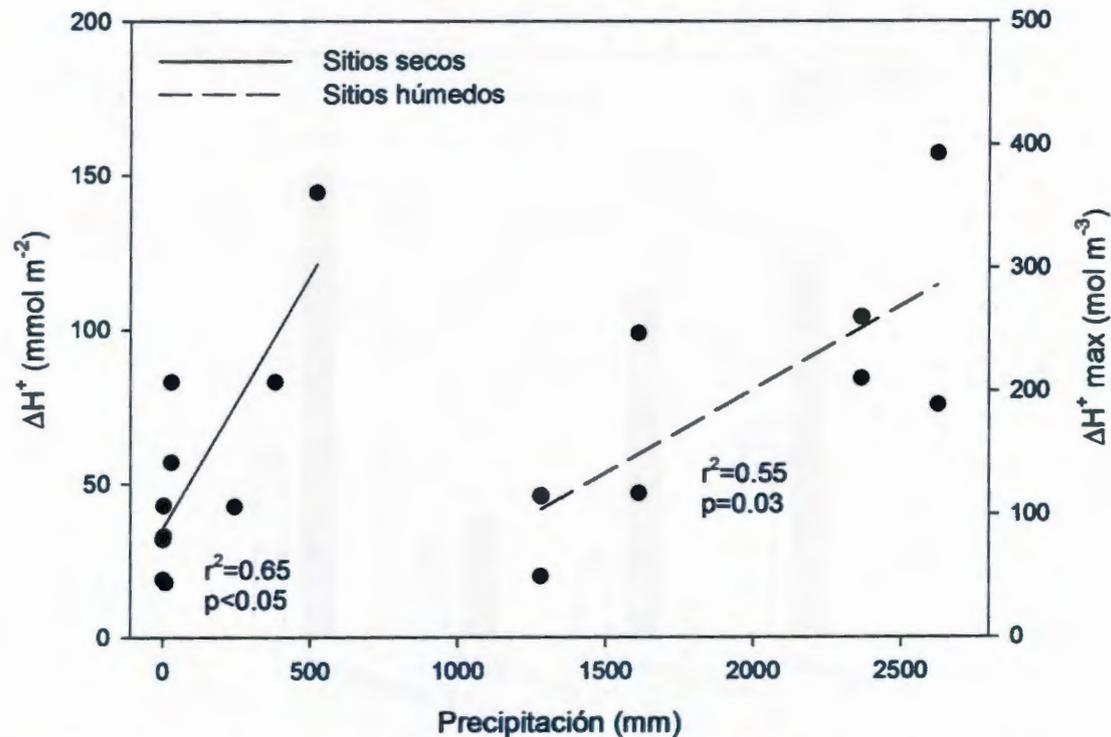
*Respuestas ante la baja disponibilidad de agua.* Cuando hay un déficit hídrico para las

plantas, la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  se puede reducir considerablemente, ya que la conductancia estomática disminuye (Angelopoulos *et al.*, 1996; Stancato *et al.*, 2001). En la figura 1.1 se muestra el efecto de la estacionalidad en la disponibilidad de agua sobre la variación diaria de la acidez tisular (utilizada como una medida indirecta de la fotosíntesis al relacionarse con la cantidad de  $\text{CO}_2$  fijado por las plantas durante la noche) de cuatro especies de bromeliáceas epífitas, en tres tipos de vegetación diferentes (Cach-Pérez, 2008; Ricalde *et al.*, 2010; González-Salvatierra, 2009). En la temporada de lluvias, la acidez tisular es alta en las cuatro especies, comparada con la temporada de sequía. Durante este periodo, la variación diurna de acidez se reduce entre un 30% y un 78% (en *Tillandsia dasyiriifolia* Baker y *T. brachycaulos*, respectivamente), lo que limita la producción de azúcares utilizados para el mantenimiento, crecimiento y desarrollo de las plantas.



**Figura 1.1.** Acidez tisular (delta) durante la temporada de lluvias y sequía en cuatro especies de bromeliáceas epífitas en tres tipos de vegetación en la Península de Yucatán: *Aechmea bracteata* y *Tillandsia brachycaulos* en la selva baja caducifolia; *Tillandsia dasyiriifolia* en el matorral de duna costera y *Tillandsia streptophylla* en el manglar de Petén (Datos integrados de: Cach-Pérez *et al.*, 2008; González-Salvatierra, 2009 y Ricalde *et al.*, 2010).

El incremento en la precipitación total anual que reciben los diferentes hábitats en los que se encuentran las bromeliáceas epífitas, favorece el aumento en la acidez tisular nocturna de estas plantas tanto en sitios secos como en sitios húmedos (Figura 1.2), por lo que bajo escenarios de cambio climático, donde se proyectan reducciones en la cantidad de precipitación, la acidez tisular, y por tanto, la fijación de CO<sub>2</sub>, se verán afectadas negativamente. Griffiths *et al.* (1989) compararon la tasa de fijación de CO<sub>2</sub>, la acidez tisular, la tasa de transpiración y el potencial hídrico foliar en *Tillandsia flexuosa* Sw. durante las temporadas de lluvia y sequía en el norte de Venezuela, y encontraron que todos los parámetros fotosintéticos fueron menores en el periodo de sequía comparado con el de lluvias, aún cuando el potencial hídrico varió únicamente de -0.2 MPa a -0.3 MPa entre el periodo de lluvias y sequía, respectivamente.



**Figura 1.2.** Variación en la acidez tisular (delta) promedio en bromeliáceas epífitas de bosques secos y acidez tisular máxima en bosques húmedos en respuesta al incremento de la precipitación (Datos integrados de: Smith *et al.*, 1986b; Cach-Pérez *et al.*, 2008; González-Salvatierra, 2009 y Ricalde *et al.*, 2010).

---

Trabajos como el de Lange y Medina (1979) mostraron que bromeliáceas epífitas como *Tillandsia recurvata* (L.) L. responden claramente a variaciones en las condiciones de humedad del aire (como en la fijación de CO<sub>2</sub>), pero sin cambios en el potencial hídrico. Estos autores mostraron que durante la fijación nocturna de CO<sub>2</sub>, los estomas de *T. recurvata* respondieron sensiblemente a cambios en la humedad del aire: aire seco resultó en un incremento de la resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub>, mientras que con aire húmedo, la resistencia decrece; también se encontró que existe un cierre estomático durante la noche en respuesta a la variación en la demanda evaporativa del aire, por lo que la pérdida nocturna total de agua en *T. recurvata* fue menor a baja humedad que a alta humedad. El efecto negativo de la demanda evaporativa de aire también se ha documentado en *Tillandsia stricta* Sol. ex Sims, ya que la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> se redujo de 33 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> hasta 11 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> con el incremento en el DPV, además de que la fase II de CAM no pudo ser observada (Reinert, 1995).

En las bromeliáceas epífitas con fotosíntesis C<sub>3</sub>, la falta de agua tiene efectos similares. *Tillandsia heterophylla* E. Morren, bajo condiciones controladas, dejó de fijar CO<sub>2</sub> después de 14 días sin recibir agua, el contenido relativo de agua, el potencial osmótico y la eficiencia en el uso del agua también se redujeron de manera importante durante este periodo de sequía (Cach-Pérez, 2008). Por lo tanto, una reducción en la disponibilidad de agua en forma de lluvia, neblina o rocío como lo predicen los modelos de cambio climático para las zonas tropicales (IPCC, 2007), podrían tener un efecto negativo importante sobre la asimilación de CO<sub>2</sub> por parte de las bromeliáceas epífitas, y por consiguiente sobre su crecimiento y supervivencia.

El efecto negativo de la baja disponibilidad de agua no es tan evidente en especies de bromeliáceas de hábitos terrestres, dada su menor sensibilidad a la variación ambiental. Por ejemplo, *Bromelia karatas* L. no presentó variación significativa en su potencial hídrico foliar a lo largo del año, aún con la reducción en la disponibilidad de agua durante la temporada de sequía en la Península de Yucatán, México; por lo contrario, una alta acidez tisular se mantiene durante esta época del año (González-Salvatierra, 2009; Ricalde *et al.*, 2012; González-Salvatierra *et al.*, 2013). Sin embargo, en otras especies, como *Bromelia humilis* Jacq., las variaciones estacionales en la actividad de CAM (medida como la acumulación nocturna de ácidos orgánicos) se deben a variaciones en la

precipitación en una región semiárida de Venezuela. En esta especie, la actividad de CAM fue alta durante la temporada de lluvia, se redujo al final de ésta, y fue baja durante la sequía (Medina *et al.*, 1986).

*Respuesta ante la variación en temperatura.* A primera instancia, se podría esperar que un incremento de la temperatura ambiental durante la noche podría reflejar un aumento en la asimilación de CO<sub>2</sub> en las epífitas CAM, porque la actividad de la PEPc se incrementaría. Esto se ha demostrado bajo condiciones controladas en las especies *Tillandsia flexuosa* y *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. en la isla de Trinidad (Smith *et al.*, 1986b; Griffiths *et al.*, 1989). Sin embargo, el incremento de la temperatura en unos pocos grados por arriba de la temperatura nocturna óptima para la fotosíntesis, puede reducir el suministro de PEPc para la fijación nocturna de CO<sub>2</sub> y favorecer la respiración, además de que puede tener un efecto desecante sobre el tejido foliar. Esto último se debe a que un incremento en la temperatura, eleva el déficit de saturación de vapor de agua entre el aire que rodea a las hojas y el aire dentro de la cámara subestomática, lo que provoca una reducción de la conductancia estomática para evitar la pérdida de agua (Griffiths *et al.*, 1986). En consecuencia, debido a la reducción en el suministro en PEPc y el cierre estomático, la cantidad de CO<sub>2</sub> disponible para la síntesis de ácidos orgánicos disminuye.

Con el incremento de la temperatura ambiental en 1.5 °C, especies de bromeliáceas epífitas, como *Aechmea aquilega* (Salisb.) Griseb., reducen la cantidad de CO<sub>2</sub> fijado durante la noche en un 86%, lo que se refleja en una disminución en la cantidad de ácidos orgánicos acumulados en el tejido vegetal de hasta un 54% (Griffiths *et al.*, 1986). A una temperatura nocturna de entre 15 °C y 17 °C, *Tillandsia recurvata* tiene tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> altas, mientras que a temperaturas mayores de 26 °C o cercanas a los 6 °C, la asimilación de CO<sub>2</sub> se inhibe; lo mismo se observó para *Tillandsia usneoides* (L.) L., la cual tuvo una temperatura óptima de asimilación entre los 15 °C y 20 °C, pero en temperaturas fuera de este rango, hubo una reducción en la asimilación de carbono (Medina, 1987). Además, la baja acumulación nocturna de ácidos orgánicos, causa una reducción en la fuente de hexosas para el crecimiento y reproducción de las bromeliáceas epífitas. Se ha observado que respuesta a la variación en la temperatura ambiental, las plantas CAM muestran cierta termoplasticidad, o al menos, una aclimatación gradual a las temperaturas sub-óptimas iniciales (Martin, 1994).

---

En cuanto a las bromeliáceas epífitas con fotosíntesis  $C_3$ , la asimilación de  $CO_2$  se reduce en *Vriesea amazonica* (Baker) Mez cuando la temperatura diurna excede los  $35\text{ }^\circ\text{C}$  en la Isla de Trinidad (Griffiths *et al.*, 1986). Algo similar es observado en *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez en el mismo lugar, ya que mostró una disminución en su tasa fotosintética cuando la temperatura ambiental superó los  $31\text{ }^\circ\text{C}$  durante el día (Lüttge *et al.*, 1986a). Estos datos muestran que la temperatura óptima para la fotosíntesis  $C_3$  en bromeliáceas epífitas es baja, si se consideran los ambientes tropicales en los que pueden ser encontradas; sin embargo, se ha observado un óptimo de temperatura que también es bajo para especies CAM como *Tillandsia recurvata* y *Tillandsia utriculata* L. en selvas tropicales, aunque dada la termoplasticidad ya mencionada, especies como *T. usneoides* pueden asimilar  $CO_2$  en un rango de temperatura mayor que especies  $C_3$  (Martin, 1994).

*Estratificación vertical de la luz.* Las epífitas pueden crecer bajo diferentes condiciones de luz, desde casi totalmente expuestas al sol en ramas superiores de sus hospederos, hasta la sombra profunda de la base del tallo de los mismos (Hietz y Briones, 2001). Por ello, Pittendrigh (1948) dividió a las bromeliáceas en tres grupos relacionados con sus necesidades de luz: plantas expuestas, de sol y tolerantes a la sombra. El autor propone que las plantas tolerantes a la sombra, en realidad no necesitan de la sombra, sino que requieren la alta humedad del sotobosque o estratos inferiores del dosel. De esta forma, se pueden encontrar especies creciendo tanto en sitios sombreados, como en sitios con una alta exposición a la luz, como es el caso de *Guzmania monostachia* que puede tolerar tanto la sombra hasta una exposición del 60% del total de radiación solar incidente (Maxwell *et al.*, 1992).

En un experimento en el que se sometió a *Tillandsia heterophylla* a diferentes condiciones de luz (entre el 20% y 90% del total de radiación solar incidente), Cach-Pérez (2008) encontró que plantas expuestas al 40% del total de luz incidente, presentaron una mayor tasa de asimilación de  $CO_2$ , altas tasas de transporte de electrones, y mayor capacidad de recuperación después de periodos prolongados de sequía, al compararse con plantas que crecieron al 20% y 90% del total de radiación solar incidente. Otra especie, *Tillandsia usneoides*, mostró alta acumulación nocturna de ácidos orgánicos creciendo con alta incidencia de flujo de fotones para la fotosíntesis bajo condiciones de laboratorio, sin

embargo, datos de campo mostraron tasas de crecimiento similares bajo un amplio rango de intensidades lumínicas (Martin *et al.*, 1985).

Los individuos expuestos a la radiación solar en lo alto del dosel presentan también un incremento en la temperatura foliar, que a su vez influye sobre el crecimiento vegetal debido a que el microclima alrededor de la planta se vuelve más caliente y seco (Ruzana y Ainuddin, 2011). En consecuencia, las hojas de las plantas presentan fotoinhibición cuando están sujetas a irradiaciones mayores (hasta en un 76%) a las que usualmente recibe (Stancato *et al.*, 2002). Generalmente, el aparato fotosintético se protege de la alta radiación solar reduciendo el contenido de clorofila total y manteniendo alta proporción de clorofila a:b (Björkman, 1981). Sin embargo, a pesar de que algunas especies de bromeliáceas toleran un amplio rango de radiación solar, y en consecuencia muestran una amplia variación en el contenido de clorofila, la proporción clorofila a:b parece no variar considerablemente (Martin, 1994).

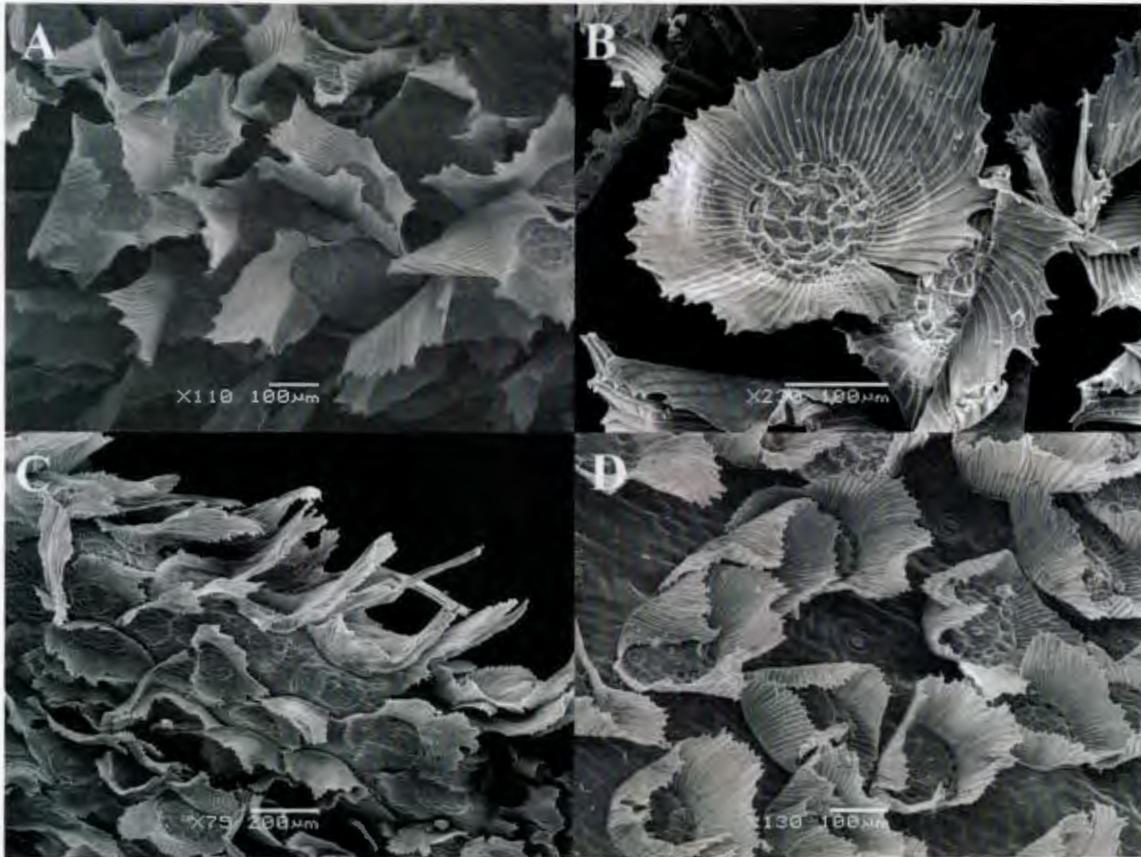
Se ha observado un decremento en la eficiencia cuántica del fotosistema II con el incremento en la cantidad de luz incidente sobre las plantas (Graham y Andrade, 2004; Sarvikas *et al.*, 2006; Cach-Pérez, 2008; González-Salvatierra, 2009). Por ello las bromeliáceas, al igual que en otras plantas, han evolucionado estrategias que les permiten afrontar el exceso de energía recibido en el aparato fotosintético, disipando la energía excedente en forma de calor (disipación no fotoquímica, NPQ por sus siglas en inglés) o re-emitirla como radiación electromagnética en un proceso conocido como fluorescencia de la clorofila (Maxwell y Johnson, 2000). Este proceso les permite a las hojas mantener niveles de eficiencia fotosintética suficientes para poder afrontar cambios en las condiciones microambientales.

Estas estrategias parecen no ser tan necesarias en otras especies de bromeliáceas, sobre todo en especies de hábitos terrestres. Plantas de *Ananas comosus* (L.) Merr. (la piña) tienen tasas de fijación nocturnas de CO<sub>2</sub> altas cuando crecen bajo condiciones de alta radiación solar, comparadas con plantas que crecen en la sombra, con su tasa máxima de asimilación por arriba de los 1500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Nose *et al.*, 1977). Esto sugiere que *A. comosus* tiene su óptimo desempeño fisiológico cuando crece completamente expuesta al sol (Martin, 1994), y por lo tanto, es menos sensible a este factor que las

bromeliáceas de hábito epífita.

### **Efectos del ambiente sobre la anatomía y morfología**

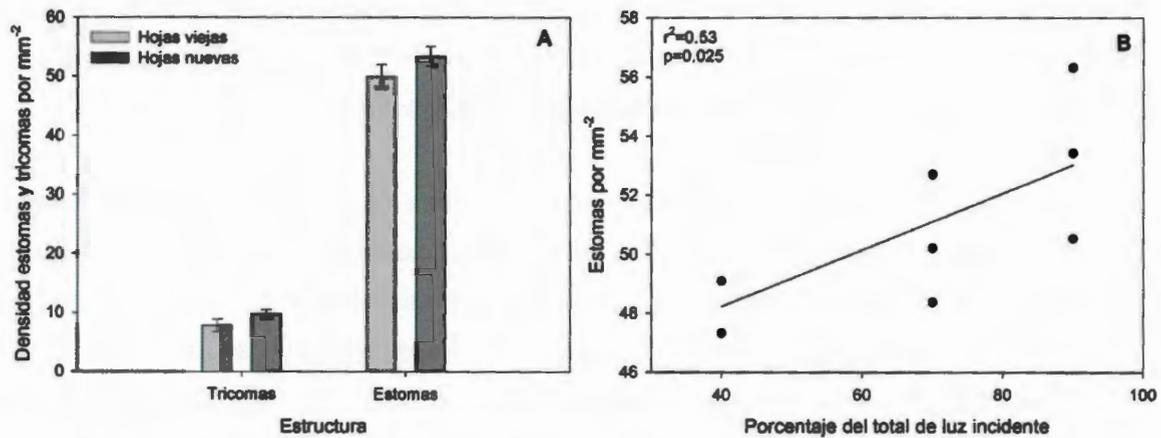
La influencia del microambiente sobre las plantas puede ser observada no solo a nivel fisiológico, sino también a nivel morfológico y anatómico, ya sea reflejado en las diferentes orientaciones de las hojas de un mismo individuo o entre individuos de una misma especie bajo diferentes condiciones microambientales (Camacho y Bellefleur, 1996; Silva *et al.*, 1999). La morfología de las epífitas ha sufrido una adaptación para aprovechar los recursos disponibles en el ambiente donde crecen. Una de las modificaciones principales en las bromeliáceas epífitas son los tricomas foliares, especializados en la absorción de agua y nutrientes (Benzing, 2000). La cubierta y densidad de los tricomas varían de acuerdo a la especie, pero en general son más abundantes en especies atmosféricas que en especies con tanque (Reyes-García *et al.*, 2008b; Lüttge, 2010). Además, los tricomas se encuentran asociados a los estomas, a los que proveen protección contra la pérdida excesiva de agua, aunque también pueden limitar el intercambio de gases debido a que las células externas (alas) pueden cubrir completamente a los estomas (Figura 1.3), y favorecen la formación de una película de agua cuando la hoja está húmeda, lo que puede limitar el intercambio de gases (Benzing y Renfrow, 1971; Lüttge *et al.*, 1986a; Martin, 1994).



**Figura 1.3.** Imágenes al microscopio electrónico de barrido que muestran: A) vista general de los tricomas foliares de *Tillandsia recurvata*; B) acercamiento a los tricomas foliares de la misma especie; C) vista general de los tricomas foliares de *Tillandsia schiedeana* y D) los estomas debajo de las alas levantadas de los tricomas foliares en *Tillandsia streptophylla*.

Durante el desarrollo de las hojas, el microambiente puede afectar la densidad de estomas y tricomas de la hoja madura, ya que las hojas que crecen expuestas a la luz, tendrán mayor número de estomas que las hojas que crecen bajo sombra (Reich, 1984). Pero la densidad de estas estructuras no solo depende de la cantidad de radiación solar que recibe la planta, sino que también del área foliar, orientación de la hoja y a la cantidad de agua que la planta recibe. De esta forma, cuando las condiciones de luz en las que crece una planta cambian (la intensidad luminosa se reduce o aumenta), se pueden encontrar variaciones en el número de estomas y tricomas entre hojas viejas (que la planta tenía antes del cambio) y hojas nuevas (producidas bajo las nuevas condiciones lumínicas; Figura 1.4A). Con esto se hace evidente la relación positiva entre el incremento

de la cantidad de luz incidente y la densidad de estomas (Figura 1.4B) en especies como *Tillandsia heterophylla* (Cach-Pérez, 2008).



**Figura 1.4.** A) Variación en el número de estomas y tricomas bajo incremento de radiación solar incidente en hojas viejas (antes del incremento de la radiación) y nuevas (producidas después del incremento de la radiación) de *Tillandsia heterophylla*; B) Relación de la densidad de estomas con el incremento en la radiación solar incidente en hojas de *T. heterophylla* (Cach-Pérez, 2008).

La importancia de la densidad de tricomas en las bromeliáceas radica en que además del papel que juegan en la absorción de agua y nutrientes, influyen en la regulación de la transpiración foliar y en la fotoprotección. En altas densidades, los tricomas actúan como un filtro difusivo reflejando parte de la luz incidente y disminuyendo la radiación solar que llega a la superficie de las hojas (Benzing y Renfrow, 1971; Lüttge *et al.*, 1986b; Larcher, 2003). Sin embargo, en ocasiones la cantidad de luz reflejada por los tricomas puede no ser la suficiente para la fotoprotección (Pierce *et al.*, 2001). Por otra parte, el papel de los tricomas no se limita solo a la fotoprotección, ya que la densidad de éstos también puede influir sobre la densidad de estomas, así como en el tamaño del poro estomático y el grosor de la capa límite. Por ejemplo, si la densidad estomática aumenta, el tamaño del poro estomático tenderá a disminuir y la capa límite será más estable (Nowak y Martin, 1997).

Por tanto, la composición (estructura y disposición) de los tricomas y de los estomas en las hojas de las bromeliáceas determina –de manera mucho más marcada que en otras plantas– la forma en que capturan recursos, así como las condiciones necesarias para su

crecimiento y desarrollo. Por lo tanto, la relación entre estas estructuras brinda a las bromeliáceas ciertas ventajas sobre otras plantas (absorción de agua y nutrientes de la atmósfera, gran capacidad de control estomático en respuesta al ambiente) lo que ayuda a explicar por qué la familia Bromeliaceae puede estar presente en un amplio rango de hábitats con microclimas altamente contrastantes (Benzing, 2000).

En las bromeliáceas epífitas, cambios en la anatomía y la fisiología foliar pueden interpretarse en el contexto de estrategias para “evitar la sequía” o para “tolerar la sequía” (Schmidt y Zotz, 2001). Esta idea se confirma al notar cómo epífitas más grandes aprovechan los periodos de lluvia gracias a un tanque eficiente en la captación y almacenamiento de agua, y evitan déficits hídricos de sus tejidos mediante un rápido cierre estomático, después de que el agua del tanque se ha agotado (evitan la sequía). En general, las epífitas que recurren a esta estrategia, han desarrollado recursos fisiológicos y morfológicos, como una alta resistencia estomática y esclerofilia, que les permite conservar y/o almacenar agua para evitar la sequía. En contraste, la reducción en la conductancia estomática relacionada con la sequía de plantas pequeñas, es relativamente menos pronunciada, lo que se interpreta como tolerancia a la sequía. Además, las epífitas tolerantes a la sequía pueden detener su crecimiento, una severa desecación citoplasmática, hasta que se pueden rehidratar, momento en el que el crecimiento se reanuda (Reinert, 1998; Zotz y Hietz, 2001).

### **Consecuencias en los ecosistemas del impacto del cambio climático sobre las bromeliáceas epífitas**

Las epífitas incrementan notablemente el inventario local de recursos de una comunidad (metabolitos secundarios, sitios de refugio, anidación y alimentación, por ejemplo). Por lo tanto, los cambios a nivel fisiológico, anatómico y morfológico que podrían sufrir las bromeliáceas epífitas (y las epífitas en general), ante el cambio en las condiciones de temperatura y humedad del aire relacionadas con el cambio climático, tendrían implicaciones importantes, primero sobre las plantas en sí mismas (poniendo en riesgo su supervivencia), y segundo, sobre los ecosistemas en los que habitan, al desaparecer parte importante de la biomasa de éstos, y por tanto los nutrimentos que aportan al sistema, así como por su fuerte influencia sobre la fauna del dosel (Zotz, 2013).

La distribución de las plantas se rige por las condiciones climáticas favorables para ellas, por ejemplo, la temperatura influye sobre los rangos metabólicos (reducción en el suministro de PEPc), la luz condiciona la fotosíntesis, y ambas influyen sobre la apertura estomática que permite la transpiración, de acuerdo a déficits de vapor de agua atmosféricos y del grosor de la capa límite foliar (dada por el tamaño de la hoja y la velocidad del viento; Benzing, 1998; Lambers *et al.*, 1998). Por lo tanto, si existen cambios en las condiciones climáticas en general, podría esperarse, como consecuencia, que las especies en general sigan una de tres alternativas: aclimatarse, migrar o extinguirse, lo cual dependerá, en gran medida, de rapidez con los que se presenten los cambios en el clima. (Dawson *et al.*, 2011).

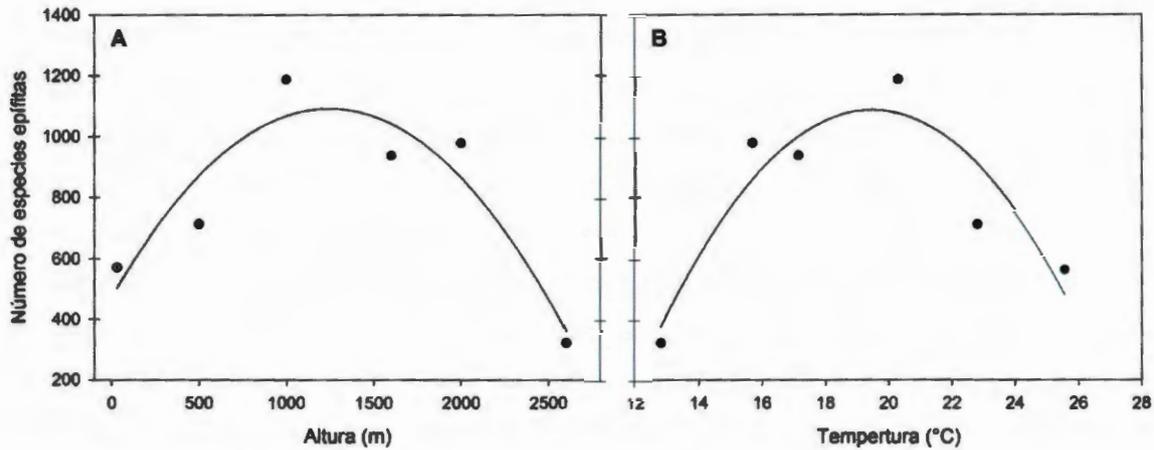
Los tipos de vegetación que se reconocen en la actualidad se relacionan íntimamente con las condiciones climáticas en las que crecen. Villers y Trejo (2004) afirman que más de la mitad del territorio de la República Mexicana (entre 50% y 57%) cambiaría sus condiciones de temperatura y precipitación bajo escenarios de cambio climático, con tal magnitud que el tipo de clima que existe hoy podría ser reclasificado de acuerdo a la clasificación de Köppen, modificada por García (García, 1973). Este cambio supone, entonces, que las comunidades que se establecen actualmente en esas áreas, serían afectadas y, por lo tanto, tendrían que cambiar su distribución de acuerdo a la variación climática. La mayoría de las proyecciones apuntan a que con un incremento en la temperatura y disminución en la precipitación, los bosques templados y húmedos serían los más afectados, lo que reduciría drásticamente su distribución (o incluso desaparecerían de algunas regiones), mientras que los desiertos y bosques secos podrían ampliar su distribución (Villers y Trejo, 2004).

En este sentido, el fino acoplamiento entre las epífitas y el clima, especialmente con la humedad, sugiere una alta probabilidad de que algunas especies sufran un fuerte impacto con el cambio en las condiciones ambientales en ciertas localidades (Reyes-García y Andrade, 2007; Reyes-García *et al.*, 2008b), porque su capacidad para cambiar su distribución es menor que la de muchas especies de árboles. En este sentido, las poblaciones de bromeliáceas que se distribuyen en la zonas bajas de los bosques de montaña podrían perder gran parte de sus individuos y especies si la disponibilidad de humedad disminuye (Gilmartin, 1973). Nadkarni y Solano (2002) demostraron

experimentalmente, que la reducción en la disponibilidad de agua en bosques húmedos provoca que las epífitas (entre ellas las bromeliáceas) tengan una alta mortalidad de hojas, reducción en la producción de éstas, y en general una reducción en la vida de las plantas. Además, gran parte de la estratificación vertical de las epífitas puede ser explicado por las diferencias en la sensibilidad de las semillas y plántulas en un gradiente vertical de humedad, resaltando la importancia de este factor sobre el establecimiento, distribución y supervivencia de las epífitas (Wagner *et al.*, 2013).

Mondragón *et al.* (2004), encontraron que la población de *Tillandsia brachycaulos* en un selva baja de Yucatán, México, disminuyó después de un año seco (precipitación por debajo del promedio histórico anual), lo que demuestra que aún en esta especie adaptada a sitios relativamente secos, la reducción en la precipitación promedio (900 mm de media anual; Orellana *et al.*, 2009), provoca cambios en la abundancia y posible distribución de especies. Hsu *et al.* (2012), mediante la simulación de variaciones en las condiciones ambientales producto del cambio climático en una región subtropical del este de Asia, demostraron que la distribución de las epífitas está altamente correlacionada con los distintos tipos de bosque en los que habitan, y proyectan que si la temperatura ambiental se incrementa entre 3.2 °C y 4.8 °C el 78% de todas las especies epífitas) perderían entre el 45% y el 58% de su actual rango de distribución, y la altitud en la cual se distribuyen se incrementaría en promedio 400 m, con respecto su distribución actual.

Lo anterior es significativo, si consideramos que en un gradiente altitudinal el mayor número de especies epífitas se encuentra en la parte media del gradiente (Figura 1.5A) donde las condiciones de temperatura y humedad del aire son óptimas para estas plantas (Figura 1.5B). Para especies tropicales que pudieran ser afectadas por un calentamiento del clima, los cambios en su rango altitudinal parecen ser más factibles que cambios latitudinales (Bush, 2002). Por tanto, las especies más afectadas por el cambio climático son las que presentan una distribución en zonas altas y húmedas, ya que no tendrán la posibilidad de migrar a regiones más elevadas. Las especies que tendrán la mayor posibilidad de soportar los cambios del clima son las especies que se distribuyen en las zonas bajas, fisiológicamente menos sensibles a variaciones ambientales y/o ampliamente distribuidas geográficamente (Colwell *et al.*, 2008, Hsu *et al.*, 2012).



**Figura 1.5.** Distribución de epífitas en un gradiente altitudinal (A) y sus respectivas temperaturas ambientales (B) en Costa Rica (Cardelús *et al.*, 2006).

Otro aspecto a considerar es que los cambios en la distribución, o incluso la desaparición local de especies, tendrían efectos negativos sobre el ciclo hidrológico y de nutrientes en los ecosistemas. Las epífitas, y los suelos húmicos que generan y almacenan en el dosel, influyen en los procesos funcionales del bosque, dado que interceptan humedad y nutrientes de la atmósfera, que de otro modo, podrían seguir diferentes rutas a través del sistema, o simplemente pasar a través de él (Benzing, 1998).

### Perspectivas

Dada su alta sincronización con la atmósfera y su independencia del suelo, las epífitas son altamente vulnerables al cambio climático, en particular a la reducción en la disponibilidad de agua y al incremento en la temperatura, tanto en sitios relativamente secos, como en bosques húmedos de todo el continente americano. Sin embargo, esta vulnerabilidad puede ofrecer una buena oportunidad para estudiar el cambio climático a nivel regional. Epífitas como las bromeliáceas pueden ser un buen modelo de estudio para identificar los posibles efectos del cambio climático por varias razones: su alta dependencia de la disponibilidad de agua en forma de lluvia, neblina o rocío (Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004; Mondragón *et al.*, 2004; Reyes-García *et al.*, 2008a), su tamaño pequeño y facilidad de manejo en campo y laboratorio, así como su rápida respuesta fisiológica ante variaciones ambientales.

Más estudios fisiológicos y ecológicos son necesarios para la modelación de los cambios en la distribución o desaparición de las bromeliáceas epífitas, así como para evaluar el efecto que tendría el cambio climático en la dinámica de los ecosistemas (ciclo de nutrimentos, producción de biomasa, captura de carbono, entre otros) y sus posibles efectos sobre grupos de especies estrechamente relacionados, tales como artrópodos, anfibios y reptiles. Asimismo, la investigación sobre la fisiología y ecología de epífitas también permitiría evaluar los servicios ambientales que los ecosistemas ofrecen y generaría los conocimientos básicos necesarios para estrategias de conservación, restauración y educación ambiental; conocimiento fundamental y urgente para la creación de una mayor conciencia sobre el cambio climático y el papel de las bromeliáceas epífitas en los ecosistemas.

### **Agradecimientos**

A Eric Graham, Fernanda Ricalde, Claudia González-Salvatierra, Luis Simá y Roberth Us-Santamaría por su participación en nuestro laboratorio en la fisiología y ecología de bromeliáceas epífitas. A Ivón Ramírez, Roger Orellana, Lucía Sanaphre, Edilia de la Rosa, Diana Cisneros, Saúl Hernández-Robinson, María Cabañas, Eduardo Chávez, Nahlleli Chilpa, Fernando Arellano y Mario León por comentarios a una versión previa del manuscrito. Al CONACyT por la beca de doctorado otorgada a M. J. Cach-Pérez (204451). Este estudio tuvo financiamiento parcial de los fondos SEP-CONACyT (proyecto: 80181), SEMARNAT (107916) y UC-MEXUS (2008-CL08-01).

### **Literatura citada**

- Andrade J.L. 2003. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* **19**:479-488.
- Andrade J.L. y Nobel P.S. 1996. Habitat, CO<sub>2</sub> uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* **12**:291-306.
- Andrade J.L. y Nobel P.S. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* **29**:261-270.
- Andrade J.L., De la Barrera E., Reyes-García C., Ricalde M.F., Vargas-Soto G. y Cervera

- 
- J.C. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:37-50.
- Andrade J.L., Cervera J.C. y Graham E.A. 2009. Microenvironments, water relations and productivity of CAM plants. En: de la Barrera E. y Smith W.K. Eds. *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel*, pp. 95-120, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Angelopoulos K., Dichio K. y Xiloyannis C. 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany* 47:1093-100.
- Benzing D.H. y Renfrow A. 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsioid bromeliads. *Botanical Gazette* 132:19-30.
- Benzing D.H. 1989. The mineral nutrition of epiphytes. En: Lüttge U. Ed. *Vascular Plants as Epiphytes, Evolution and Ecophysiology*, pp.167-199. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Benzing D. H. 1990. *Vascular Epiphytes. General Viology and Related Biota*. Cambridge University Press. Nueva York.
- Benzing D.H. 1998. Vulnerabilities of tropical forest to climate change: The significance of resident epiphytes. *Climate Change* 39:519-540.
- Benzing D.H. 2000. *Bromeliaceae: a Profile of an Adaptative Radiation*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Björkman O.1981. Responses to different quantum flux densities. En: Lange, O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. y Ziegler H. (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology*. New series 12A Physiological Plant Ecology J. SpringerVerlag, Berlín. pp. 57-107.
- Bush M.B. 2002. Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography* 11:463-473.
- Cach-Pérez M.J. 2008. Influencia ambiental sobre la fisiología y anatomía foliar de *Tillandsia heterophylla*, bromelia endémica de México. Tesis de Maestría en Ciencias. División de Posgrado, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 80 pp.
- Colwell, R.K, Brehm G., Cardelús K.L., Gilman A.C. y Longino J.T. 2008. Global warming, elevational range of shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.
-

- Camacho M. y Bellefleur P. 1996. Morphological adaptations to climate in six tree species from mountain forests in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **44**:71-79.
- Cardelús K., Colwell R. y Watkins J. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**:144-156.
- Cervantes S., Graham E. y Andrade J.L. 2005. Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology* **179**:107-118.
- Dawson T.P., Jackson S.T., House J.I., Prentice I.C. y Mace G.M. 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* **332**:53-58.
- Demmig-Adams B. y Adams II, W. 1992. Photoprotection and other responses to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology* **43**:599-626.
- Dood A., Borland A., Haslam R., Griffiths H. y Maxwell K. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. *Journal of Experimental Botany* **53**:559-580.
- Espejo-Serna A., López-Ferrari A.R., Martínez-Correa N. y Pulido-Esparza V. 2007. Bromeliad flora of Oaxaca, Mexico: Richness and distribution. *Acta Botanica Mexicana* **81**:81-147.
- García E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. UNAM. México, D.F.
- Gentry A. y Dodson C. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**:205-233.
- Gilmartin A.J. 1973. Transandean distributions of bromeliaceae in Ecuador. *Ecology* **54**:1389-1393.
- González-Salvatierra C. 2009. Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 177 pp.
- González-Salvatierra C., Andrade, J.L., Orellana R., Peña-Rodríguez L.M. y Reyes-García C. 2013. Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de *Bromelia karatas* (Bromeliaceae) en una selva baja caducifolia de Yucatán, México. *Botanical Sciences* **91**: 1-10.
- Graham E. y Andrade J.L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* **91**:699-706.

- 
- Griffiths H., Smith J.A.C., Lüttge U., Popp M., Cram W.J., Dias M., Lee H.S.J., Medina E., Schäfer C. y Stimmel K.-H. 1989. Ecophysiology of xeromorphic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. IV. *Tillandsia flexuosa* Sw. and *Schomburgkia humboldtiana* Reichb., epiphytic CAM plants. *New Phytologist* 111:273-282.
- Griffiths H., Lüttge U., Stimmel, K.H., Crook C.E., Griffiths N.M. y Smith J.A.C. 1986. Comparative ecophysiology of CAM and C<sub>3</sub> bromeliad. III. Environmental influences on CO<sub>2</sub> assimilation and transpiration. *Plant, Cell and Environment* 9:385-393.
- Hamilton L., Juvik J. y Scatena, F. 1995. *The Tropical Mountain Cloud Forest*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Helliker B.R. y Griffiths H. 2007. Toward a plant-based proxy for the isotope ratio of atmospheric water vapor. *Global Change Biology* 13:723-733.
- Hietz P. y Briones O. 2001. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Plant biology* 3:279-287.
- Hsu R., Tamis W., Raes N., de Snoo G., Wolf W., Oostermeijer G. y Lin S.H. 2012. Simulating climate change impacts on forest and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and Distributions* 18:334-347.
- IPCC. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra.
- Kress W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9:2-22.
- Lange O. y Medina E. 1979. Stomata of the CAM plant *Tillandsia recurvata* respond directly to humidity. *Oecologia* 40:357-363.
- Lambers H., Chapin III F.S. y Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4a ed. Springer, Alemania.
- Lesica P. y Antibus R.K. 1990. The occurrence of mycorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rican rain forests. *Biotropica* 22:250-258.
- Lugo A.E. y Scatena R.N. 1992. Epiphytes and climate change research in the caribbean: a proposal. *Selbyana* 13:123-130.
-

- Lüttge U., Stimmel K.-H., Smith J.A.C. y Griffiths H. 1986a. Comparative ecophysiology of CAM and C<sub>3</sub> bromeliads. II. Field measurements of gas exchange of CAM bromeliads in the humid tropics. *Plant, Cell and Environment* **9**:377-383.
- Lüttge U., Klauke B., Griffiths H., Smith J. y Stimmel K. 1986b. Comparative ecophysiology of CAM and C<sub>3</sub> bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of the C<sub>3</sub> bromeliad *Pitcairnia integrifolia*. *Plant, Cell and Environment* **9**:411-419.
- Lüttge U. 1989. *Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lüttge U. 2010. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcoming interacting stresses on tropical environments. *AoB Plants* 2010. En Prensa.
- Martin C.E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review* **60**:1-82.
- Maxwell K. y Johnson G. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**:659-668.
- Martin C.E., McLeod K.W., Eades C.A., y Pitzer A.E. 1985. Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *L.* (Bromeliaceae). *Botanical Gazette* **146**:489-494.
- Maxwell C., Griffiths H., Borland A.M., Broadmeadow M.S.J. y McDavid C.R. 1992. Photoinhibitory responses of the epiphytic bromeliad *Guzmania monostachia* during the dry season in Trinidad maintain photochemical integrity under adverse conditions. *Plant, Cell and Environment* **15**:37-47.
- Medina E. 1987. Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Revista de Biología Tropical* **35**:55-77.
- Medina E., Olivares E. y Diaz M. 1986. Water stress and light intensity effects on growth and nocturnal acid accumulation in a terrestrial CAM bromeliad (*Bromelia humilis* Jacq.) under natural conditions. *Oecologia* **70**:441-446.
- Mondragón D., Durán R., Ramírez I. y Valverde T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **20**:189-200.
- Nadkarni N. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* **16**:249-256.
- Nadkarni N.M. 1992. The conservation of epiphytes and their habitats: summary of a discussion at the international symposium on the biology and conservation of

- epiphytes. *Selbyana* **13**:140-142.
- Nadkarni N. y Solano R. 2002. Effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* **131**:580-586.
- Nieder J., Posperí J. y Michaloud, G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* **153**:51-63.
- Nose A., Shiroma M., Miyazato K. y Murayama S. 1977. Studies on matter production in pineapple plants. I. Effects of light intensity in light period on the CO<sub>2</sub> exchange and CO<sub>2</sub> balance of pineapple plants. *Japanese Journal of Crop Science* **46**:580-587.
- Nowak E. y Martin C. 1997. Physiological and anatomical responses to water deficits in the CAM epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). *International Journal Plant Science* **158**:181-826.
- Orellana R., Espadas C., Conde C. y Gay C. 2009. *Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida.
- Osmond, C.B. 1987. Photosynthesis and carbon economy of plants. *New phytologist* **106**:161-175.
- Pierce S., Maxwell K., Griffiths H. y Winter K. 2001. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany* **88**:1371-1389.
- Pittendrigh C. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I.- The bromeliad flora. *Evolution* **2**:58:89.
- Reddy A.R., Rasineni G.K. y Raghavendra A.S. 2010. The impact of global elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis and plant productivity. *Current Science* **99**:46-57.
- Reich P. 1984. Leaf stomatal density and diffusive conductance in three amphistomatous hybrid poplar cultivars. *New Phytologist* **98**:231-239.
- Reinert F. 1998. Epiphytes: photosynthesis, water balance and nutrients. En Scarano F. R. y Franco A.C. (eds.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Series Oecologia Brasiliensis, vol. IV. Río de Janeiro, Brasil. pp. 87-108.
- Rinert, F. 1995. *On the Bromeliaceae of the restinga of Barra de Maricá in Brazil: environmental influences on the express ion of crassulacean acid metabolism*. Ph.D. thesis, University of Newcastle, UK.
- Reyes-García C., Mejia-Chang M. y Griffiths H. 2012. High but not dry: diverse epiphytic

- bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* **193**:745-754.
- Reyes-García C., Griffiths H., Rincón E. y Huante P. 2008a. Niche differentiation in tank and atmospheric bromeliads of seasonally dry forest. *Biotropica* **40**:168-175.
- Reyes-García C., Mejía-Chang M., Jones G. y Griffiths H. 2008b. Water vapor isotopic exchange by epiphytic bromeliads in tropical dry forest reflects niche differentiation and climatic signals. *Plant, Cell and Environment* **31**:828-841.
- Reyes-García C. y Andrade J.L. 2007. Los isótopos estables del hidrógeno y el oxígeno en los estudios ecofisiológicos de plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**:19-28.
- Ricalde M.F., Andrade J.L., Durán R., Dupuy J.M., Simá J.L., Us-Santamaría R. y Santiago, L. 2010. Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia* **164**:871-880.
- Ruzana M.S. y Ainuddin A.N. 2011. Epiphytic plant responses to light and water stress. *Asian Journal of Plant Sciences* **10**:97-107.
- Santiago L.S., Silvera K., Andrade J.L. y Dawson T.E. 2005. El uso de isótopos estables en biología tropical. *Interciencia* **30**: 536-542.
- Sarvikas P., Hakala M., Patsikka E., Tyystjarvi T. y Tyystjarvi E. 2006. Action spectrum of photoinhibition in leaves of wild type and npq1-2 and npq4-1 mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology* **47**:391-400.
- Schurr U., Walter A. y Rascher U. 2006. Functional dynamics of plant growth and photosynthesis-from steady-state to dynamics-from homogeneity to heterogeneity. *Plant, Cell and Environment* **29**:340-352.
- Schmidt G. y Zotz G. 2001. Ecophysiological consequences on differences in plant size: in situ carbon gain and water relations of the epiphytic bromeliad, *Vriesea sanguinolenta*. *Plant, Cell and Environment* **24**:101-111.
- Silva H., Martínez J., Baginsky C. y Pinto M. 1999. Efecto del déficit hídrico en la anatomía foliar de seis cultivares de poroto. *Revista Chilena de Historia Natural* **72**:219-235.
- Smith J.A.C., Griffiths H. y Lüttge U. 1986a. Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliad. I. The ecology of the bromeliaceae in Trinidad. *Plant, Cell and Environment* **9**:359-376.
- Smith J.A.C., Griffiths H., Lüttge U., Crook C.E., Griffiths N.M. y Stimmel K.H. 1986b.

- 
- Comparative ecophysiology of CAM and C<sub>3</sub> bromeliad. IV. Plant water relations. *Plant, Cell and Environment* **9**:395-410.
- Stancato G.C., Mazzafera P. y Buckeridge M.S. 2001. Effect of drought period on the mobilization of non-structural carbohydrates, photosynthetic efficiency and water status in a epiphytic orchid. *Plant physiology and Biochemistry* **39**:1009-1016.
- Stancato G.C., Mazzafera P. y Buckeridge M.S. 2002. Effects of light stress on the growth of the epiphytic orchid *Cattleya forbesii* Lindl. X *Laelia tenebrosa* Rolfe. *Revista Brasileira de Botânica* **25**:229-235.
- Villers L. y Trejo I. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En: Martínez J. y Fernández A. Comp. *Cambio climático: una visión desde México*. pp. 237-252. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Wagner K., Bogusch W. y Zotz G. 2013. The role of the regeneration niche for the vertical stratification of vascular epiphytes. *Journal of Tropical Ecology*. Aceptado.
- Winter K. y Holtum J. 2002. How closely do the  $\delta^{13}\text{C}$  values of crassulacean acid metabolism plants reflect the proportion of CO<sub>2</sub> fixed during day and night? *Plant Physiology* **129**:1843-1851.
- Winter K, y Smith J.A. 1996. *Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Springer. Alemania.
- Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*. En prensa.
- Zotz G. y Asshoff R. 2009. Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology* **12**:108-113.
- Zotz G. y Bader M.Y. 2009. Epiphytic plants in a changing world-global: Change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* **70**:147-170.
- Zotz G. y Hietz P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* **52**:2067-2078.
-

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Evaluar la sensibilidad de las bromeliáceas epífitas nativas de la Península de Yucatán a variaciones ambientales, para identificar especies que puedan ser utilizadas como indicadores de los posibles efectos del cambio climático regional.

### Objetivos particulares

- 1) Caracterizar las comunidades de bromeliáceas epífitas y sus respectivos hospederos en seis tipos de vegetación contrastantes de la Península de Yucatán.
- 2) Caracterizar la plasticidad fisiológica de las bromeliáceas epífitas como respuesta a variaciones microambientales (variación ambiental estacional) en seis ambientes contrastantes de la Península de Yucatán a través de un gradiente de precipitación.
- 3) Cuantificar el contenido isotópico de  $^{18}\text{O}$  y  $^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas epífitas de seis tipos de vegetación de la Península de Yucatán, y su relación con la variación microambiental (inherente a cada tipo de vegetación incluido en el trabajo).
- 4) Caracterizar la posible variación morfológica (densidad de estomas y tricomas foliares, tamaño y forma de los mismos) en las bromeliáceas epífitas de seis ambientes contrastantes de la Península de Yucatán.

## HIPÓTESIS

- 1) Debido al gradiente de precipitación característico de la Península de Yucatán (que de lo más seco a lo más húmedo, va de noroeste a sur), se espera encontrar la mayor abundancia, diversidad y riqueza de especies, tanto de bromeliáceas epífitas como de hospederos, hacia el sur de la región. La mayor similitud en la composición de especies, tanto en hospederos como en bromeliáceas epífitas, se

encontrará entre la selva mediana sub-caducifolia y la selva alta sub-perennifolia, dado que su localización geográfica les permite recibir la mayor cantidad de precipitación de los seis tipos de vegetación incluidos en este trabajo (1150 mm y 1500 mm de precipitación media anual, respectivamente).

- 2) La mayoría de los individuos de bromeliáceas epífitas se encontrarán en el estrato medio o bajo del dosel en los seis tipos de vegetación, ya que de esta forma pueden tener cierta protección ante la variación ambiental. A pesar de lo anterior, no se espera encontrar especificidad de hospederos en los seis tipos de vegetación. Sin embargo dadas las características estructurales de los árboles en la región, se espera encontrar cierta preferencia por algunas especies en particular (árboles altos, frondosos, con troncos y ramas gruesas).
- 3) El manglar chaparro y la selva baja caducifolia serán los tipos de vegetación que presentarán la mayor variación inter-estacional en las condiciones microclimáticas bajo las que se encuentran creciendo las bromeliáceas epífitas, y por tanto las que ejercerán mayor estrés fisiológico. Además, se encontrarán diferencias significativas en las condiciones microclimáticas a través de diferentes estratos del dosel, siendo el punto más alto de medición alcanzado (4.5 m), el que presentará la mayor variación inter-estacional debido a la pérdida de hojas de los árboles en la mayoría de los tipos de vegetación.
- 4) Debido a la alta incidencia de radiación solar, altas temperaturas y déficit estacional de agua atmosférica (principalmente en forma de lluvia), la temporada de sequía será la de mayor estrés fisiológico para las bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación considerados en este trabajo. Sin embargo, debido a que las bromeliáceas pueden desarrollar diversas respuestas ante factores ambientales de estrés, las especies de bromeliáceas epífitas presentes al norte de la Península (en el manglar y duna costera), son las que presentarán la mayor plasticidad fisiológica.
- 5) Debido a que la baja disponibilidad de agua y altas temperaturas que provocan, entre otras cosas, el incremento en la tasa de transpiración, se esperaría que el

$\delta^{18}\text{O}$  fuera mayor (más enriquecido o concentrado) en tejidos de las bromeliáceas de los tipos de vegetación que crecen al norte de la Península de Yucatán. Adicionalmente, debido a las condiciones antes mencionadas, se esperaría que la fijación de  $\text{CO}_2$  fuera casi exclusivamente por la noche (por PEPC) por lo que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  serán más enriquecidos en las bromeliáceas epífitas que se localizan en los tipos de vegetación más secos de la región.

- 6) Dado que la modificación en la cantidad de estomas y tricomas foliares puede ser considerada como una medida para afrontar el estrés ambiental, se espera encontrar diferencias en la densidad, forma y tamaño de los estomas y tricomas de las diferentes especies de bromeliáceas epífitas que se encuentran en los distintos tipos de vegetación de la Península de Yucatán, ya que estas plantas se encontrarán creciendo bajo condiciones microclimáticas altamente contrastantes.
  
- 7) Las bromeliáceas epífitas encontradas en los seis tipos de vegetación serán sensibles a variaciones ambientales producto de la estacionalidad, pudiendo ser aprovechadas como indicadoras de los posibles efectos del cambio climático regional. Entre las especies que pueden ser utilizadas en este sentido se encontrarán: *Tillandsia brachycaulos* por ser una especie de amplia distribución en la región, *Tillandsia dasyliiriifolia* y *Tillandsia elongata* var. *subimbricata* (Baker) L. B. Sm. por ser especies tanque (altamente sensibles a la variación en la disponibilidad de agua) y *Tillandsia fasciculata* otra especie cosmopolita y abundante.

## ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Con el fin de cumplir con los objetivos planteados, se siguió una estrategia metodológica para obtener tres grupos de datos complementarios entre sí: ecológicos, fisiológicos y morfológicos, los cuales se describen a detalle en los capítulos subsecuentes. Se presentan las preguntas que guiaron la metodología en cada una de las partes del trabajo:

## **Ecología**

Esta sección (Capítulo II de esta tesis) brinda información ecológica inédita para la comunidad de bromeliáceas epífitas de bosques tropicales estacionalmente secos, en donde existe muy poca información al respecto. Las principales preguntas a responder en esta sección fueron:

- 1) ¿Cuáles son las especies de bromeliáceas epífitas presentes en cada tipo de vegetación y en qué hospederos se encuentran creciendo?
- 2) ¿Cuál es su distribución vertical?
- 3) ¿Qué tan parecida es la composición de bromeliáceas epífitas y hospederos entre tipos de vegetación?
- 4) ¿Cómo influye el microambiente en la composición y distribución de las bromeliáceas epífitas en la Península de Yucatán?

## **Fisiología**

Esta sección está dividida en dos capítulos dentro de la tesis. En el primero de ellos (Capítulo III) se abordó la variación fisiológica estacional (plasticidad) de las bromeliáceas epífitas que cumplan al menos uno de los siguientes criterios: a) que sean las más abundantes de cada sitio de trabajo, b) que estén restringidas a un solo tipo de vegetación o c) que se encuentren en al menos 2 sitios de trabajo. Las principales preguntas a responder en este capítulo fueron:

- 1) ¿Cómo varía el microambiente tanto entre estratos del dosel, como entre tipos de vegetación?
- 2) ¿Cómo afecta la variación microambiental el desempeño fotosintético de las bromeliáceas epífitas de cada tipo de vegetación y entre tipos de vegetación?

- 3) ¿Cómo afecta la variación microambiental el estado hídrico de las bromeliáceas epífitas de cada tipo de vegetación y entre tipos de vegetación?
- 4) ¿Cuáles son las estrategias fisiológicas empleadas por las plantas para afrontar los cambios ambientales?
- 5) ¿Cuál es el grado de plasticidad fisiológica de las bromeliáceas epífitas ante la variación ambiental?

En el segundo capítulo de esta sección (Capítulo IV) se evalúa la variación en el contenido isotópico foliar ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ ) de todas las especies de bromeliáceas epífitas que se encontraron en cada uno de los seis tipos de vegetación incluidos en este trabajo. Las principales interrogantes de este capítulo fueron:

- 1) ¿Cuál es el contenido isotópico de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  en tejido foliar de las bromeliáceas epífitas en diferentes tipos de vegetación?
- 2) ¿Cómo afecta la relación microambiente-fisiología al contenido isotópico de las bromeliáceas epífitas de la Península de Yucatán?, y por tanto:
- 3) ¿Cómo varía el contenido isotópico de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  en tejido foliar de las bromeliáceas epífitas en diferentes tipos de vegetación?

### **Morfología**

En esta sección (Capítulo V) se determinó y comparó la variación morfológica foliar de las bromeliáceas epífitas creciendo en diferentes tipos de vegetación de la región, y por tanto, bajo condiciones microclimáticas contrastantes. Las principales preguntas a responder en este capítulo fueron:

- 1) ¿Cuánto varía la densidad de estomas y tricomas entre partes y caras de hojas de bromeliáceas epífitas?

- 2) ¿Cuánto varía la densidad de estomas y tricomas foliares de las bromeliáceas epífitas entre tipos de vegetación?
- 3) ¿Cuánto varía la forma y tamaño de estomas, así como de los tricomas foliares de las bromeliáceas epífitas entre tipos de vegetación?

El esquema metodológico seguido se ilustra en la figura 1.6.

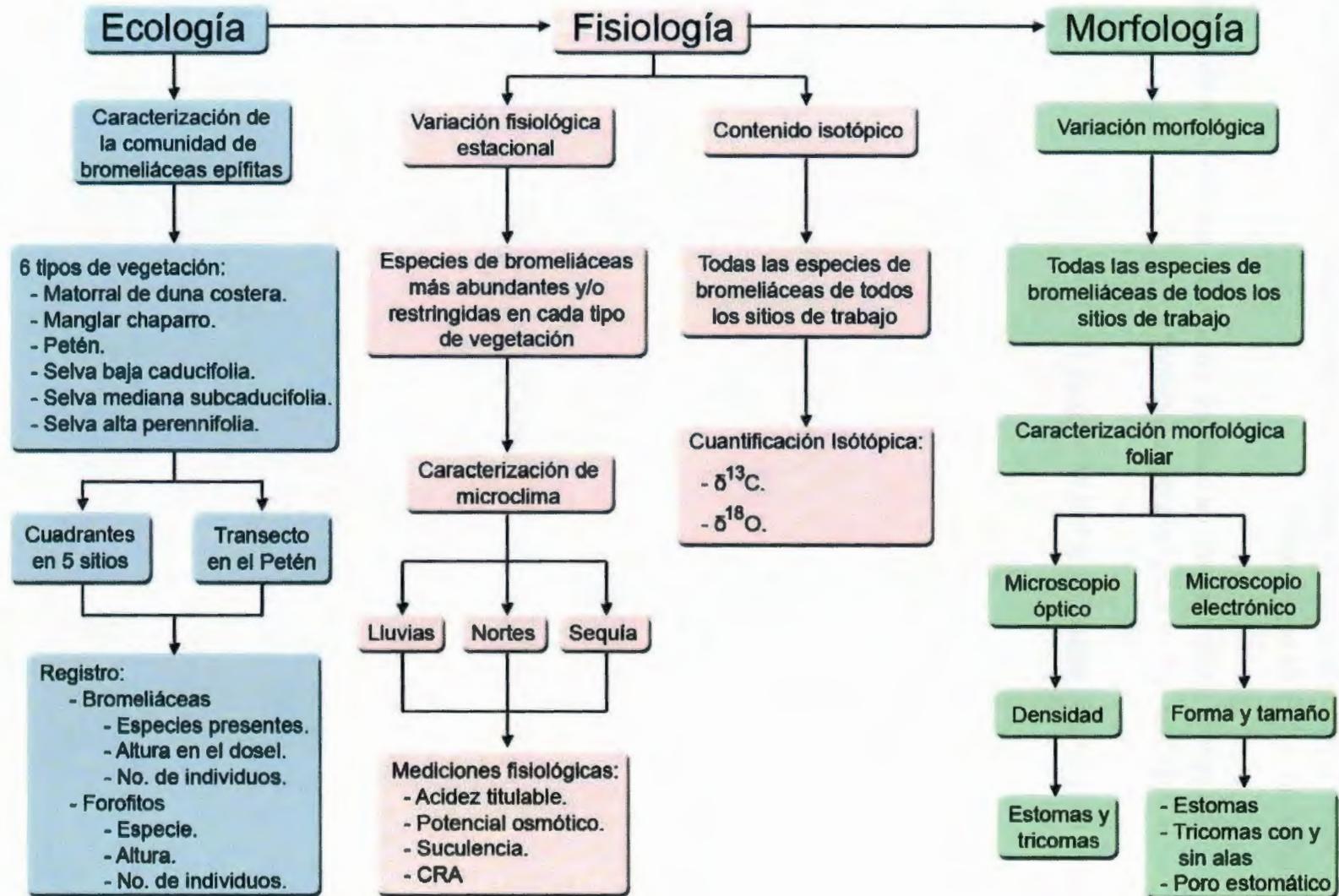
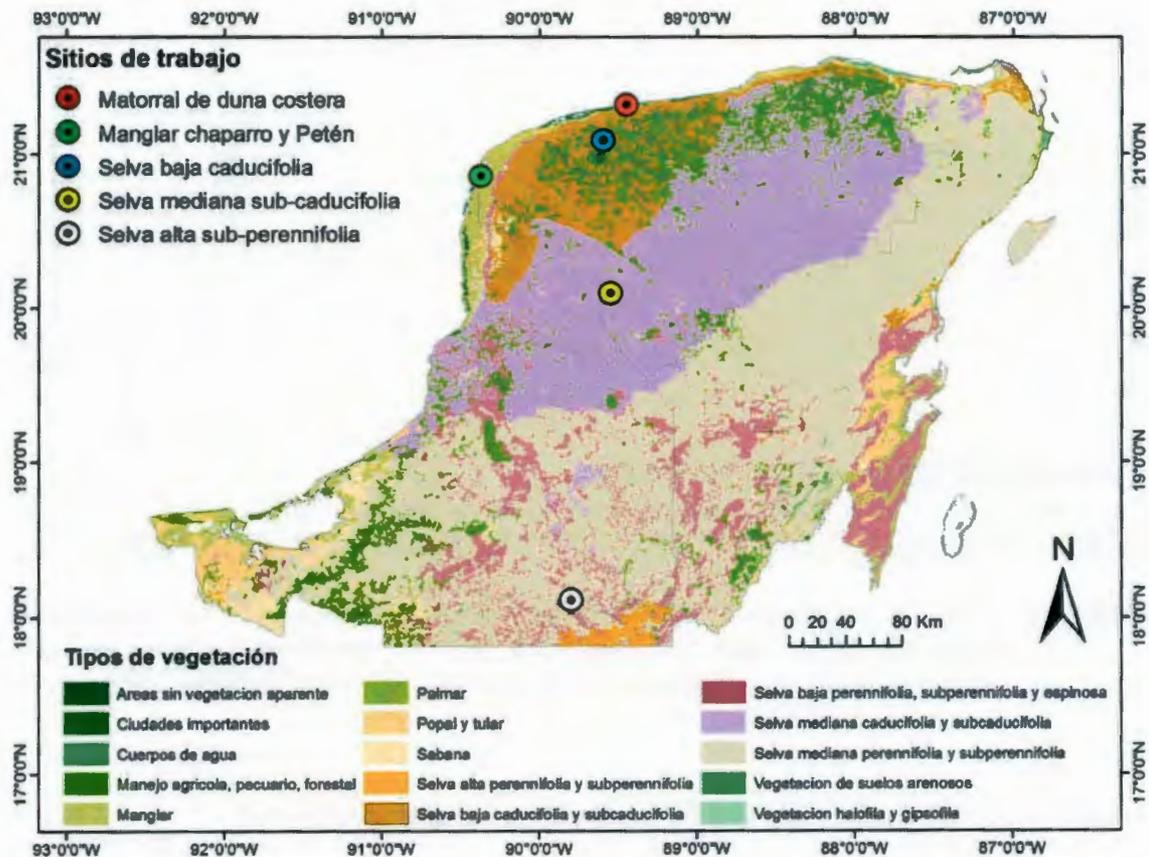


Figura 1.6. Esquema metodológico seguido en el presente trabajo.

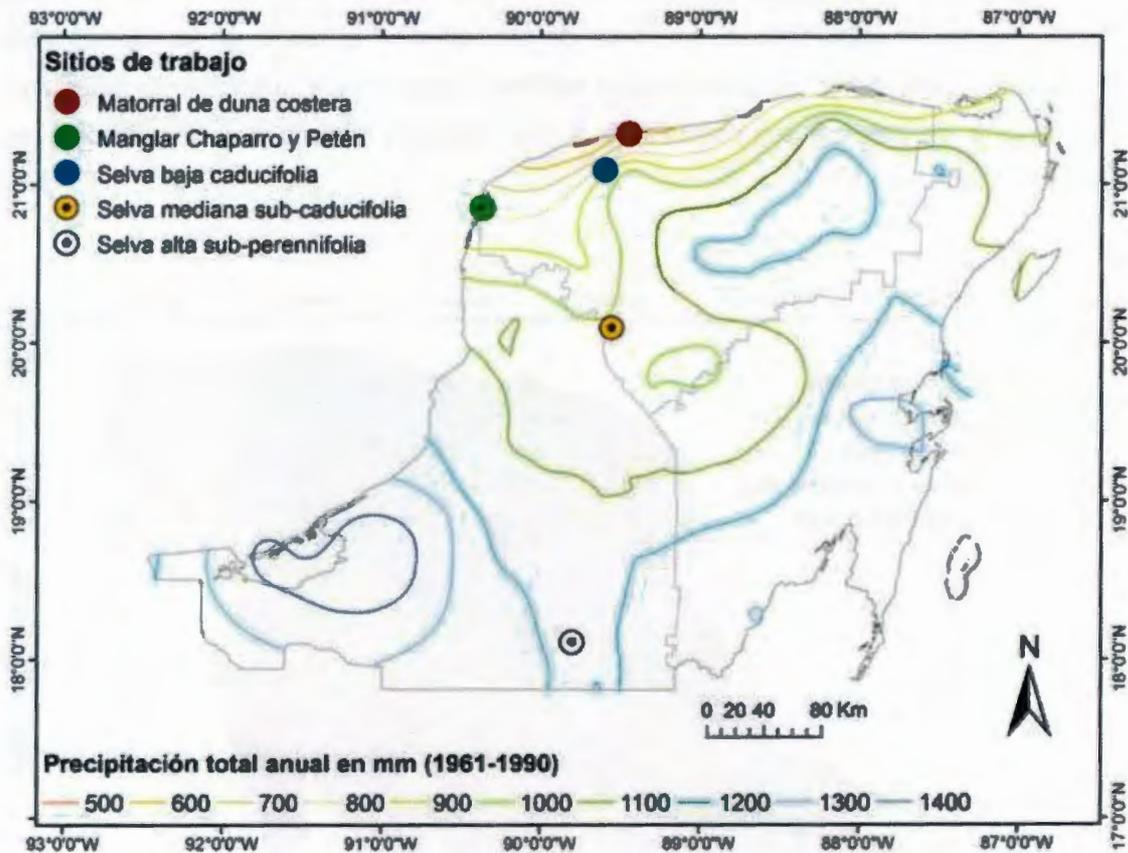
## SITIOS DE ESTUDIO

Dentro de los tipos de vegetación existente en la Península de Yucatán, se eligieron seis tipos de vegetación (siguiendo el gradiente de precipitación presente en la región) para caracterizar la comunidad de bromeliáceas epífitas y hospederos, mediante la obtención de los grupos de datos antes mencionados. Los sitios de trabajo y su localización se muestran en la Figura 1.7.



**Figura 1.7.** Sitios de estudio en la Península de Yucatán. Se proyectaron las coordenadas geográficas de los sitios de trabajo en mapa de uso de suelo y vegetación (CONABIO, 1999), sobre las áreas geoestadísticas municipales V.5 (INEGI, 2010). Se utilizó Arcview 3.12 (ESRI, 1999).

Los sitios de trabajo con respecto al gradiente de precipitación se muestran a continuación:



**Figura 1.8.** Sitios de estudio en la Península de Yucatán. Se proyectaron las coordenadas geográficas de los sitios de trabajo sobre mapa de precipitación total anual (1961-1990) modificado de Orellana *et al.* 2009. Se utilizó Arcview 3.12 (ESRI, 1999).

A continuación se detalla cada tipo de vegetación en el que se muestreó:

**Matorral de duna costera.** El sitio de muestreo se localizó la costa central del estado de Yucatán, en el municipio de San Benito (21°19'21"N y 89°26'48"O). Tiene clima semiárido, la temperatura promedio anual varía entre 24°C y 26°C. Se encuentra a una elevación de 2 m.s.n.m. y le precipitación media anual es de 500 mm (Orellana *et al.* 2009). La vegetación es dominada por palmas, arbustos y suculentas. La alta densidad de la vegetación en el sitio indica un buen estado de conservación, a pesar de que se localiza

---

únicamente en parches, entre la carretera Chicxulub-Telchac Puerto, manglares y algunas áreas de vivienda (Torres *et al.* 2010).

**Manglar chaparro.** Para este tipo de vegetación se seleccionó un sitio dentro de la Reserva de la Biósfera Ría Celestún (20°59'47"N y 90°14'23"O). La reserva tiene un clima de transición entre el semiárido y subhúmedo, con temperatura media anual de 28°C. Comprende una superficie de 83,432 ha a 3 m.s.n.m. y una precipitación media anual de 675 mm (INE, 2000). El sitio de muestreo estuvo compuesto principalmente por comunidades de *Rhizophora mangle* L., con unos pocos de *Avicennia germinans* (L.) L.

**Petén<sup>2</sup>.** Al igual que el tipo de vegetación anterior, el Petén se muestreó dentro de la Reserva de la Biósfera Ría Celestún (21°19'11.28"N y 89°26'51.36"O), teniendo las mismas características de altitud sobre el nivel del mar y precipitación media anual. La vegetación estuvo dominada por *Rhizophora mangle*. En el centro del Petén se localiza una fuente de agua dulce de manera permanente, lo que permite el desarrollo de árboles de mayor tamaño que en el manglar chaparro (INE, 2000).

**Selva baja caducifolia.** El sitio de muestreo se localizó dentro del Parque Nacional Dzibilchaltún, una zona de bosque secundario en regeneración de 538 ha (21°5'33.72"N y 89°36'0.36"O). La zona tiene un clima cálido subhúmedo con una temperatura media anual de 26°C. Se registra una precipitación anual entre 700 mm y 900 mm y presenta una altura de 8 m.s.n.m. La altura del dosel fue 9.45 m. Este tipo de vegetación está dominado por árboles de la familia Leguminosae, principalmente. Estudios florísticos han reportado de 35 a 51 especies de árboles en el sitio (Gobierno del Estado de Yucatán *et al.* 1993).

---

<sup>2</sup> En la Península de Yucatán se les denomina petenes a islas de vegetación arbórea que se encuentran inmersas en una vegetación baja inundable llamada marisma (Tun *et al.*, 2010). El manglar de petén está asociado a cuerpos de agua, conocidos como "ojos de agua" o "manantiales". Adquiere alturas de alrededor de 15m, debido a las elevadas concentraciones de nutrientes, baja salinidad y suelos con una gruesa capa de materia orgánica. *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa* son las especies dominantes. Frecuentes en Celestún, El Palmar y Dzilam de Bravo (Herrera-Silveira *et al.*, 1998).

**Selva mediana sub-caducifolia.** Este tipo de vegetación se muestreó dentro de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, una unidad de manejo ambiental privada de 1650 ha localizada entre los paralelos 20°5' y 20°7'N y los meridianos 89°32' y 89°34'O. La zona presenta un clima cálido subhúmedo, con una precipitación media anual 1150 mm. La temperatura media anual va de los 26°C a los 28°C. La zona se encuentra a una altura de 79 m.s.n.m. La vegetación está dominada por árboles de las familias Fabaceae, Meliaceae y Malvaceae (INEGI, 2009; Kaxil Kiuic, 2005).

**Selva alta sub-perennifolia.** El sitio se localizó dentro de la Reserva de la Biósfera Calakmul que se localiza entre los paralelos 19°15' y 17°45'N y los meridianos 90°10' y 89°15'O. El sitio es una selva conservada de 713,185 ha, y se encuentra en la parte más alta de la Península de Yucatán (entre 260 y 380 m.s.n.m.). La precipitación media anual es de entre 1300 y 1600 mm. La flora de Calakmul está dominada por árboles, principalmente de las familias Fabaceae, Meliaceae, Moraceae y Sapindaceae (INE, 1999).

## **ESPECIES DE ESTUDIO**

Las especies de bromeliáceas epífitas incluidas en este trabajo, se dividieron en dos grandes grupos de acuerdo a su forma de vida: especies tanque y especies atmosféricas. Se consideró como bromeliáceas tanque a aquellas en las que las hojas de la roseta, por lo general largas, anchas y/o gruesas, se sobrepone formando un tanque en el que se almacena agua, y como atmosféricas como aquellas plantas que no forman un tanque para almacenamiento de agua, poseen hojas delgadas, rígidas densamente cubiertas de tricomas y/o en forma de aguja (Benzing, 2000; Adams y Martin, 1986).

En el cuadro 1.1 se enlistan las especies de bromeliáceas epífitas encontradas y estudiadas en los diferentes capítulos de esta tesis.

**Cuadro 1.1.** Especies de bromeliáceas epifitas incluidas y/o estudiadas en los diferentes capítulos de ésta tesis. Se presenta su forma de vida y tipo de vegetación en el que se registró.

Espece	Forma de vida	Vegetación
<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.	Tanque	SB; SM; SA
<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.	Tanque	SA
<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. f.	Atmosférica	DC; SB; SM; SA
<i>Tillandsia brachycaulos</i> Schltld.	Atmosférica	SB; SM; SA
<i>Tillandsia bulbosa</i> Hook.	Atmosférica	SA
<i>Tillandsia dasyliirifolia</i> Baker	Tanque	DC; MC; PE; SA
<i>Tillandsia elongata</i> Kunth var. <i>subimbricata</i> (Baker) L. B. Sm.	Tanque	SB; SA
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw., vel sp. aff.	Tanque	SB; SM; SA
<i>Tillandsia festucoides</i> Mez	Atmosférica	SA
<i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.	Atmosférica	SA
<i>Tillandsia juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poiret vel sp. aff.	Atmosférica	SA
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	Atmosférica	SB; SA
<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.	Atmosférica	SB; SM; SA
<i>Tillandsia streptophylla</i> C. Morren	Atmosférica	PE
<i>Tillandsia utriculata</i> L.	Tanque	SB
<i>Tillandsia variabilis</i> Schltld.	Atmosférica	SA
<i>Tillandsia yucatanana</i> Baker	Atmosférica	DC; MC; SB

## REFERENCIAS

- Adams, W. y C. Martin (1986). Physiological consequences of changes in life form of the Mexican Epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Oecologia*, 70, 298-304.
- Andrade, J. L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 479-488.
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: a Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. 690p.
- Carnevali, G., J. L. Tapia, R. Duno e I. Ramírez (2010). *Flora Ilustrada de la Península de*

- Yucatán. *Listado Florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México. 326 p.
- Cervantes, S., E. Graham y J. L. Andrade (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Vegetatio*, 179, 107-118.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (1999). *Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO*. Escala 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. de México. México.
- Gay, C. (1999). *México: Una Visión Hacia el Siglo XXI. El Cambio Climático en México*. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 220p.
- Gobierno del Estado de Yucatán, Secretaría de Ecología, Patronato de las Unidades de Servicios Culturales y Turísticos, Biocenosis A.C. (1993). *Plan de Manejo del Parque Nacional Dzibilchátún*. 112 p.
- Graham, E. and Andrade, J. L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* 91:699-706.
- Griffiths, H. y J. Smith (1983). Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia*, 60, 176-184.
- Helliker, B. R. y H. Griffiths (2007). Toward a plant-based proxy for the isotope ratio of atmospheric water vapor. *Global Change Biology*, 13, 723-733.
- Instituto Nacional de Ecología. (1999). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Calakmul*. Instituto Nacional de Ecología. Mexico. 273 p.
- Instituto Nacional de Ecología. (2000). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ría Celestun*. Instituto Nacional de Ecología. Mexico. 273 p.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. *Marco Geoestadístico Nacional. Áreas Geoestadísticas Municipales V.5*. Escala 1: 1 000 000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2009. *Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Oxkutzcab, Yucatán. 9 p.
- IPCC (2007). *Cambio climático 2007: Informe de Síntesis*. Contribución de los Grupos de Trabajo I, II y III al Cuarto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de

- Expertos Sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104p.
- Kaxil Kiuic. (2005). Reserva biocultural Helen Moyers. (Online). Actualizado 2005. Disponible en: [http://www.kiuic.org/spanish\\_f/reserva.htm](http://www.kiuic.org/spanish_f/reserva.htm) [Acceso 24 de abril 2013]
- Martínez, J. y A. Fernández (compiladores) (2004). *Cambio Climático: Una Visión Desde México*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. México. 525p.
- Mejía-Chang, M. (2009). Los isótopos estables del oxígeno como indicadores del uso y el intercambio de agua en las epífitas vasculares tropicales. *Acta Biológica Panamensis*, 1, 46-67.
- Mondragón, D., I. Ramírez, M. Flores y J. García-Franco (2011). *La Familia Bromeliaceae en México*. Universidad Autónoma Chapingo. México. 98 p.
- Orellana, R., C. Espadas, C. Conde y C. Gay (2009). *Atlas. Escenarios de Cambio Climático en la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 111 p.
- Pittendrigh, C. (1948). The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I.- The bromeliad flora. *Evolution*, 2, 58:89.
- Reyes-García, C., H. Griffiths, E. Rincón y P. Huante (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric bromeliads of seasonally dry forest. *Biotropica*, 40, 168-175.
- Santiago, L., K. Silvera, J. L. Andrade y E. Dawson (2005). El uso de isótopos estables en biología tropical. *Interciencia*, 30, 536-542.
- Torres, W., M. Méndez, A. Dorantes y R. Duran (2010). Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86, 37-51.
- Villers-Ruiz, L. e I. Trejo-Vázquez. (2000). *El Cambio Climático y la Vegetación de México. en: México: Una Visión Hacia el Siglo XXI. El Cambio Climático en México*. Gay, C. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp 57-72.



---

**CLIMATIC AND STRUCTURAL FACTORS INFLUENCING EPIPHYTIC BROMELIAD COMMUNITY ASSEMBLAGE ALONG A GRADIENT OF WATER LIMITED ENVIRONMENTS<sup>3</sup>**

**Abstract**

There is a lack of knowledge on the factors driving epiphytic community assemblage along water limited environments. Epiphytic bromeliad and host communities were analyzed across a range of vegetation types, following a precipitation gradient from 500 to 1500 mm y<sup>-1</sup>. Plots were set up in scrub mangrove, coastal sand dune scrub, deciduous, semi-deciduous and sub-perennial forests within the Yucatan Peninsula in Mexico. Identity and abundance of hosts and epiphytes, as well as host height and seasonal microenvironmental variables were recorded at each vegetation type. The study found epiphytic bromeliads to be mainly located in the lower canopy strata of all but the wettest site (sub-perennial forest). Total epiphyte richness (estimated using species accumulation curves) increased with annual precipitation. Bromeliad species density decreased with vapor pressure deficit and increased with host species density. Semi-variograms and kriging analysis showed a high spatial correlation in bromeliad and host species density. The species composition, however, was unrelated to space, according to a Mantel test, but related to host species composition. The current study underlines that diversity and structural integrity of the canopy may be as important as climate in the conservation of epiphytic composition in water limited environments where epiphytes are found in sheltered, lower canopy strata.

**Keywords:** Bromeliaceae, community assemblage, epiphyte, evaporative demand, host specificity.

---

<sup>3</sup>Manuel J. Cach-Pérez; José Luis Andrade; Nahleli Chilpa-Galván, Manuela Tamayo-Chim; Roger Orellana and Casandra Reyes-García. Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico Artículo publicado en *Tropical Conservation Science* 6(1):283-302, 24 de junio de 2013.

### Resumen

Hay poco conocimiento sobre los factores que guían el ensamblaje de epífitas en ambientes estacionalmente secos. Las comunidades de bromeliáceas epífitas y hospederos fueron analizados en diferentes tipos de vegetación siguiendo un gradiente de precipitación (500 a 1500 mm anuales). Se establecieron cuadrantes en un manglar chaparro, matorral de duna costera, selva baja caducifolia, mediana sub-caducifolia y alta sub-perennifolia de la Península de Yucatán, México. La identidad y abundancia de epífitas y hospederos, así como la altura de los hospederos y variables microambientales fueron registradas. La gran mayoría de las bromeliáceas epífitas se localizaron en el estrato bajo del dosel en todos los casos, con la única excepción del tipo de vegetación más húmedo (selva alta sub-perennifolia). La riqueza de especies de epífitas (calculada por medio de curvas de acumulación de especies) aumentó en al aumentar la precipitación media anual. La densidad de especies epífitas disminuyó al aumentar el déficit de presión de vapor y aumentó con la densidad de especies de potenciales hospederos. Se determinó mediante semi-variogramas y análisis de kriging que el espacio influía sobre la densidad de especies epífitas y hospederas sobre las variables ambientales. Sin embargo, de acuerdo a la prueba de Mantel, la composición de especies no mostró esta correlación espacial, y se relacionó con la densidad de especies de hospederos. El presente trabajo subraya la importancia no sólo del clima sino de conservar la diversidad de hospedero y la estructura del dosel para poder conservar la riqueza de bromeliáceas epífitas en sitios secos, debido a que las especies se establecen en las partes bajas del dosel.

**Palabras clave:** Bromeliaceae, ensamblaje de comunidades, epífitas, demanda evaporativa, especificidad de hospederos.

### INTRODUCTION

In a changing world where species are faced with habitat fragmentation and climate change, understanding the factors that drive plant species diversity and distribution becomes important for conservation and management. Of the different plant life forms, the epiphytes have been regarded as one of the most vulnerable groups to both disturbance [1-2] and climate change [3-5] due to their lack of access to permanent water sources, perennial character and fine tuning with seasonal precipitation [6]. Nevertheless, few

studies have been published describing the current abundance and distribution of the epiphytes in seasonally dry tropical environments such as coastal dune scrubs, mangroves and dry forests [7-9].

Over a wide scale of habitats, epiphytic richness increases with precipitation, limited by the presence of frost at some of the wettest environments [10-11]. Under similar precipitation ranges, fog and dew occurrence may have a positive effect on the water status of the epiphyte, favoring establishment [6, 12-13]; while large diurnal/seasonal oscillations in temperature and humidity may have a negative effect on epiphyte establishment [14].

Epiphytes grow embedded in a matrix of host trees/shrubs/palms, which show a combination of architectural and phenological traits that may influence epiphyte establishment. Several studies have shown a relationship between specific host traits and epiphytic abundance [15-19]. Host richness may also define the complexity of microclimates available for colonization [20-21], promoting vertical stratification of the epiphytes along the canopy strata [22-23]. In result, epiphytes with differences in light and water use strategies can assemble at different canopy heights [6, 12, 24].

When comparing species richness and composition in a gradient of environments, space can also constitute an important factor, as it may be implicated in the variation of climatic variables, related to species dispersal capacity and to historical changes in vegetation [15, 25-26]. Ignoring space may lead then to incomplete ecological conclusions.

The Bromeliaceae is a neotropical family, frequently showing xeromorphism [27-28], where the epiphytic habit is highly represented [29]. *Tillandsia* is among the most drought tolerant genus, thriving in habitats with very limited precipitation [13, 30-31].

The Yucatan Peninsula in Mexico represents a neotropical environment that exhibits a precipitation gradient from a coastal drier northwestern region (500 mm y<sup>-1</sup>) to an inland wetter southern region (1600 mm y<sup>-1</sup> [32]) with a small elevation gradient (0-380 m.a.s.l.) and no physical barriers to migration. This gradient maintains different plant communities in the region, offering an excellent opportunity to study the assembly of epiphytic bromeliad communities across different vegetation types. Among these vegetation types are coastal sand dune scrubs, mangroves and a progression of seasonal forests from

deciduous to sub-perennial showing incrementing canopy height.

We set out to characterize and compare the epiphytic bromeliad communities associated with the changing environments and the structure of the host communities as a first step to understand the factors that determine species assemblages and highlight the importance of the conservation of these plants in different plant communities. Our research questions were: 1) How different is the species richness and composition among these different vegetation types and how does it relate to spatial separation? 2) How do the vegetation types differ structurally and climatically and how does this affect the epiphytic composition? 3) Are the species similarly stratified vertically within the canopy within these habitats and does this resemble stratification found in wet forests? 4) How are the epiphytes related to the potential hosts (trees and palms)? This is, to our knowledge, the first published study to compare the species composition and factors driving this distribution (microclimate, canopy structure, host species identities) among a gradient of water limited environments, though a few studies have similar approaches for wetter forests and/or along altitudinal gradients [15, 33-34]. We established plots in coastal sand dune scrub, scrub mangrove, and deciduous, semi-deciduous and sub-perennial forests to characterize the structure and composition of the epiphytic bromeliads and hosts communities, and measured the seasonal microclimate in which epiphytic bromeliads were growing.

## **METHODS**

### *Field sites*

Five sites were selected representing different vegetation types: coastal sand dune scrub, scrub mangrove, deciduous, semi-deciduous and sub-perennial forests. As is common throughout the world, all of these environments have suffered some degree of human disturbance; four of these sites are located within nature reserves, three of which are also archeological sites (Fig. 2.1).

The coastal sand dune scrub, located at San Benito (21°19'N; 89°26'W) has 2 m.a.s.l. of elevation and mean precipitation of 500 mm y<sup>-1</sup>. Vegetation is dominated by palms, shrubs

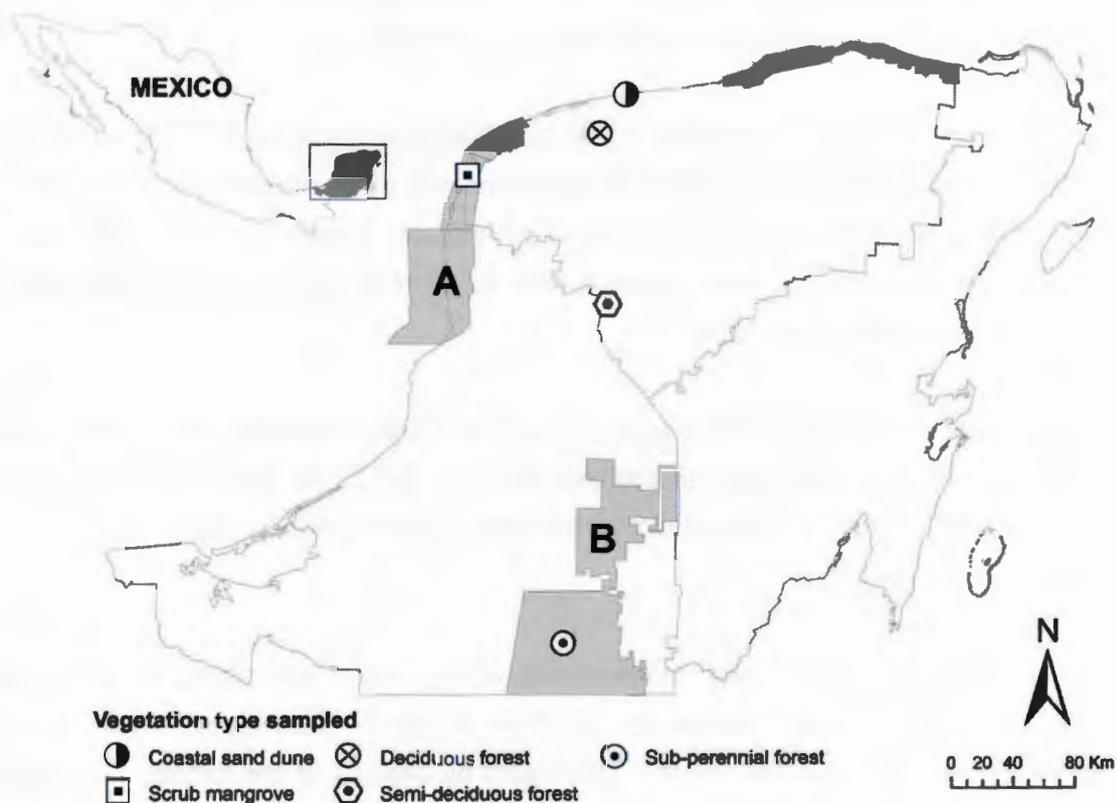
and succulents. The high vegetation density at the site suggests a fairly conserved state, even though it is only localized in patches due to urbanization.

The scrub mangrove was located at the Celestún Biosphere Reserve (20°51'N; 90°22' W), a protected area of 81,432 ha at 3 m of elevation and with mean precipitation of 675 mm<sup>y</sup><sup>-1</sup> [35]. This vegetation is largely dominated by *Rhizophora mangle* L., with individuals of *Avicennia germinans* (L.) L. also present, both in short stature due to reduced water currents causing local hyper-salinity.

The deciduous forest was characterized at the Dzibilchaltún National Park, a secondary forest regenerating in a 538 ha protected area (21°05'N; 89° 35'W), with an elevation of 10 m.a.s.l. and 900 mm y<sup>-1</sup> of precipitation. The forest is dominated by trees mainly of the Fabaceae family [36-37].

The semi-deciduous forest was characterized at the Kaxil Kiuc Biocultural Reserve (20°05'N; 89°32'W), which extends for 1650 ha at 79 m of elevation. Mean annual precipitation is 1150 mm. The forest is dominated by species of the families Fabaceae, Meliaceae y Malvaceae [38].

The sub-perennial forest was characterized at the Calakmul Nature Reserve (18° 06'N; 89° 48'W), a conserved forest of 713,185 ha. Elevation is 230-380 m.a.s.l. and mean precipitation 1500 mm y<sup>-1</sup>. We focused on the southern end of the reserve, where a sub-perennial forest with high fog and dew formation is localized (at 250 m of elevation). The forest is dominated by trees, mainly of the families: Meliaceae, Moraceae and Sapindaceae [39].



**Fig. 2.1.** Map of study sites in the Yucatan Peninsula, Mexico. The grey areas are the main Nature Reserves of the region. A.- Biosphere Reserve Ría Celestún along with the Estate Reserve El Palmar and Biosphere Reserve Los Petenes, and B.- Biosphere Reserve Calakmul; two small protected areas are located under the points that represent the deciduous forest (Dzibilchaltún National Park) and the semi-deciduous forest (Biocultural Reserve Kaxil-Kiuic).

*Field measurements*

Permanent plots measuring 10 x 10 m were established in the five study sites. Within each plot, all potential hosts were counted, identified and tagged, these included trees, arborous cacti and palms. The minimum diameter at breast height (DBH) measured in the forests was 4 cm, and the large majority of epiphytes were found in hosts over this size. Because in the coastal sand dune scrub and scrub mangrove many trees and palms have a DBH < 4 cm, all trees and palms were measured. At these two sites diameters were sampled just below the start of the first branch because the trees and palms did not reach breast height.

Epiphytic bromeliads were counted and identified; binoculars were used where canopy height was above 2 m. Juvenile bromeliads with no defined adult morphology (measuring approximately <8 cm in longitude) were annotated but not included in the final numbers presented in the results because these are difficult to identify to a species level, more difficult to spot in the upper canopy and can be a very unstable component due to high death rates.

Height of the canopy strata where the epiphytes were found was recorded using a 15 m calibrated pole (Crain 90182, Crain Enterprises, USA) or in the tallest trees of the sub-perennial forest, using a clinometer (Silva Surveymaster, Silva, Sweden). Botanical vouchers for hosts were deposited at the herbarium of the Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). The bromeliad species have been extensively studied in the area by the taxonomist Dr. Ivón Ramírez, the species in our plots were identified following her illustrated book [40] and at the most diverse site of Calakmul the taxonomist Dr. Juan Pablo Pinzón assisted the field study. The species can be verified by local specimens sampled at each location deposited at the CICY herbarium.

The number of plots varied according to the site due to both logistic limitations (accessibility to remote or inundated the sites) and scale (coastal scrub with small and densely packed trees vs. larger, more scattered trees in the forests) and biodiversity of potential hosts (from one dominant tree species in the scrub mangrove to more than 27 tree species in the sub-perennial forest) of the ecosystem. Three plots were sampled at the coastal sand dune scrub (a total of 101 bromeliads counted) and the scrub mangrove (113 bromeliads counted), 11 plots at the deciduous forest (364 bromeliads counted), 13 plots at the semi-deciduous forest (88 bromeliads counted) and six plots at the sub-perennial forest (599 bromeliads counted). Species accumulation curves indicated that the sampling effort was sufficient, as in most cases the percent of species sampled was above 70%, a number above which the asymptotic estimation of species richness becomes stable [41]; exceptions were the sampled hosts in the sub-perennial forest and the epiphytes at the semi-deciduous forest. The predicted epiphytic richness values also are similar to that listed in a previous taxonomic study [40].

### *Microclimate*

The photon flux density (PFD), temperature and relative humidity during the wet, early dry and dry seasons in the strata with the highest number of epiphytic bromeliads within each vegetation type (between 1.5 and 4.5 m, depending on the vegetation type) was characterized simultaneously in at least in two plots. We used sensors (quantum sensors S-LIA-M003 and temperature and humidity sensors S-THB-002) connected to a data logger (HOBO micro station H21-002, station and sensors from Onset, Bourne, MA, USA). Measurements were made during, at least four consecutive days, seasons were characterized once per site between July 2009 and May 2011. Vapor pressure deficit (VPD) was calculated based on air temperature and relative humidity measurements.

### *Models and Statistical Analyses*

We used a sample-based protocol (using plots as units) to develop a species accumulation curve using EstimateS software (Version 9,[42]) which randomizes sample order 100 times to obtain a mean species accumulation curve. The curves were fitted using the exponential model [43], which is best when sampling small areas and well known groups, for all the sites except Calakmul, which was a large and more diverse area, and for which we used the Clench model [43]. The models were fitted by the quasi-Newton method provided by the package Statistica 8 (Statsoft, Inc. 1984-2007, USA). To estimate the proportion of species sampled ( $P_{ss}$ ) we used the formula [41]:

$$P_{ss} = \frac{S_{obs}}{a/b} \quad (1)$$

Where  $a/b$  represents the asymptote of the curve calculated by the exponential or Clench models, and is also the number of predicted species richness.  $P_{ss}$  was multiplied by 100 to express as a percentage.

An analysis of variance (ANOVA;  $\alpha=0.05$ ) was used to test differences in the height at which the bromeliad species were found and the differences in species density among the habitats. An ANOVA of repeated measures was performed to assess differences in

---

seasonal microclimate data among strata. For both ANOVAs, data were tested for normality and homocedasticity and converted using the square root function in the case of epiphytic height to normalize. A Tukey post hoc test was performed. Statistica 8 software was used in all cases.

Simple linear regressions were fitted in order to relate species density and richness with VPD or precipitation. Bromeliad species density was also related through simple linear regressions to plot maximum canopy height and environmental variables (minimum VPD, mean annual precipitation) and potential host species density to epiphyte species density. For all regressions, SPSS software (SPSS Inc., Chicago, USA) was used. We explored space correlation of bromeliad species density introducing UTM coordinates of each plot into the package GS+ (V.5.1, Gamma Design Software, Michigan U.S.A) and running a semi-variance analysis that showed spatial correlation (spherical model,  $R^2=0.23$ ). We then used semi-variograms and Kriging analysis to address both the spatial relationship between the plots and the linear relationship between bromeliad species density and the explanatory variables (host species density, precipitation, VPD, canopy height) [26]. The regression kriging estimator of the explanatory variables  $Z_{rk}(x)$  are defined as the sum of regression estimate  $Z_r(x)$  obtained as a linear function of each explanatory variable with bromeliad species density, and the kriged estimate of spatially correlated residual values  $\varepsilon_{OK}(x)$ , using the equation:

$$Z(x) = Z_r(x) + \varepsilon_{OK}(x) \quad (2)$$

Regression kriging estimates were obtained using simple linear regressions between bromeliad species density and each of the explanatory variables. Variables were formally tested for normality and homocedasticity. Residuals of these regressions were obtained by the SPSS software, estimates of residuals at unobserved locations were obtained from the ordinary kriging using GS+ and applied to the variogram.

We tested whether the bromeliad species identity and abundance was correlated with that of the hosts (comparison of vegetation assemblages,  $\beta$  diversity) and whether both epiphyte and phorophyte communities were correlated to the distance between the sites. To test this we used the Relate test in the software PRIMER 6 (Plymouth Routines In

Multivariate Ecological Research), which is analogous to a Mantel Test, using Spearman's rank correlation coefficient  $\rho$  ( $\rho$ ), where identical matrices would yield a maximum  $\rho$  value of 1 with 999 permutations on the kinship matrix [44]. To normalize the data, a fourth root transformation was applied.

Assembly patterns of epiphytic bromeliads and hosts species were also explored by Detrended Correspondence Analysis (DCA, [45]) in CANOCO version 4.51 [46] using species abundance data. For host analysis, the scrub mangrove was excluded because abundance of the dominating host (*Rhizophora mangle*) was not calculated due to a high frequency of re-rooting of the organisms which made it very difficult to discern different individuals.

## RESULTS

Microenvironmental canopy conditions of all five vegetation types were highly contrasting between the wet and dry seasons, with VPD and PFD also showing variation between sites (Table 2.1). The highest seasonal fluctuations within one site were observed in the deciduous forest, which had the highest daily PFD ( $18.5 \pm 0.76 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) and the highest maximum VPD ( $7.83 \pm 0.39 \text{ KPa}$ ) during the dry season. The highest minimum VPD ( $\text{VPD}_{\min}$ ) values were registered at the coastal sand dune scrub and the semi-deciduous forest ( $0.43 \pm 0.06$  and  $0.44 \pm 0.01 \text{ KPa}$ , respectively). All five vegetation types, even the wettest forest (sub-perennial) exhibited high VPD values (maximum and minimum) at least during the late dry season.

For both host (mainly trees and palms) and bromeliad epiphytic species, there was an overall high percentage of sampled species in the census, and a good fit ( $R^2 > 0.96$ ) of the species accumulation curves making it valid to compare total predicted richness values between vegetation types (Table 2.1). Both hosts and epiphytes showed a positive relationship between predicted species richness and precipitation ( $R^2 = 0.76$  and  $0.83$ , respectively) with this regression not being significant for species density (but see analyses below). In contrast, host and epiphyte species density was negatively related to  $\text{VPD}_{\min}$  ( $R^2 = 0.19$  and  $0.64$ , respectively), a variable that showed no significant relation with total richness.

**Table 2.1.** Seasonal photon flux density (PFD, mol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>), maximum and minimum vapor pressure deficit (VPD<sub>max</sub> and VPD<sub>min</sub>, Kpa) of each of the five vegetation types. Data was collected from the strata where epiphytic bromeliads were most abundant within each site, and are presented as mean ± SE. Different letters denote statistical differences between seasons for each vegetation type. Abbreviations: CSD= coastal sand dune; SM = scrub mangrove; DF = deciduous forest; SMDF = semi-deciduous forest and SPF = sub-perennial forest.

Site	PFD			VPD <sub>max</sub>			VPD <sub>min</sub>		
	Wet	Early dry	Dry	Wet	Early dry	Dry	Wet	Early dry	Dry
CSD	8 ± 0.57 <sup>a</sup>	2.23 ± 0.08 <sup>b</sup>	7.28 ± 0.21 <sup>a</sup>	2.37 ± 0.18 <sup>b</sup>	2.21 ± 0.18 <sup>b</sup>	6.62 ± 0.39 <sup>a</sup>	0.19 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.33 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.43 ± 0.06 <sup>a</sup>
	6.74 ± 0.65 <sup>a</sup>	1.83 ± 0.06 <sup>b</sup>	8.23 ± 0.11 <sup>a</sup>	3.72 ± 0.23 <sup>b</sup>	2.08 ± 0.19 <sup>c</sup>	4.82 ± 0.22 <sup>a</sup>	0.23 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.27 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.39 ± 0.01 <sup>a</sup>
SM	4.24 ± 0.15 <sup>b</sup>	6.02 ± 0.06 <sup>b</sup>	18.5 ± 0.76 <sup>a</sup>	4.07 ± 0.12 <sup>b</sup>	1.06 ± 0.11 <sup>c</sup>	7.83 ± 0.39 <sup>a</sup>	0.25 ± 0.02 <sup>b</sup>	0.22 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.31 ± 0.01 <sup>a</sup>
	4.59 ± 1.25 <sup>a</sup>	0.86 ± 0.003 <sup>b</sup>	7.59 ± 0.25 <sup>a</sup>	2.14 ± 0.21 <sup>a</sup>	0.55 ± 0.002 <sup>b</sup>	1.83 ± 0.27 <sup>a</sup>	0.25 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.21 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.44 ± 0.01 <sup>a</sup>
DF	4.59 ± 1.26 <sup>b</sup>	0.66 ± 0.03 <sup>c</sup>	7.59 ± 0.25 <sup>a</sup>	2.24 ± 0.27 <sup>b</sup>	1.25 ± 0.05 <sup>b</sup>	5.36 ± 0.44 <sup>a</sup>	0.05 ± 0.02 <sup>c</sup>	0.18 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.23 ± 0.01 <sup>a</sup>

In total, 15 species of epiphytic bromeliads were surveyed, belonging to three genera (Table 2.2b). Only four were strictly tank species (*Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb., *Catopsis nutans* L., *Tillandsia dasyliiriifolia* Baker, *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L. B. Sm. and *Tillandsia utriculata* L. and the remaining 10 were atmospheric species. In the sub-perennial forest that receives the highest annual precipitation of the vegetation types surveyed we found the highest number of bromeliad species, though the semi-deciduous forest was predicted to show a similar diversity. Among the species found in the wettest forest are *Tillandsia juncea* (Ruiz y Pav.) Poir. vel sp. aff., *Tillandsia polystachia* (L.) L. and *Tillandsia variabilis* Schldl. The lowest richness was found in the scrub mangrove, located on one of the driest sites of the Yucatan Peninsula, and having two species, *T. dasyliiriifolia* and *Tillandsia yucatanana* Baker.

The most widespread epiphytic bromeliads (present in three vegetation types) were *A. bracteata*, *Tillandsia balbisiana* Schult. f., *Tillandsia brachycaulos* Schldl., *Tillandsia schiedeana* Steud., and *T. yucatanana* (Fig. 2.3). *T. brachycaulos*, *Tillandsia fasciculata* Sw. and *T. yucatanana* were the most abundant species in the region, while *C. nutans* and *T. elongata* were the least abundant and with a distribution restricted to one vegetation type

(Fig. 2.2).

**Table 2.2.** Host and epiphytic bromeliad species density and richness in relation to precipitation (Pp) and minimum vapor pressure deficit (VPD). Species density (number of species per plot) is presented as means  $\pm$  standard error, values showing the same letter are not statistically different. Predicted richness values in each vegetation type were obtained from species accumulation curves, actual observed species are shown in parenthesis, all curves had an  $R^2 > 0.96$  and percent of total species that were sampled are shown. Significant  $R^2$  are shown for the simple regressions of VPD or precipitation vs. species density or predicted richness; symbols in parenthesis denote positive (+) or negative (-) interactions, n.s. is not significant at  $P > 0.05$ . Abbreviations: CSD= coastal sand dune; SM = scrub mangrove; DF = deciduous forest; SMDF = semi-deciduous forest and SPF = sub-perennial forest. \*No curve could be fitted for the scrub mangrove because all plots had identical epiphytic species composition.

	Vegetation type					$R^2$ regressions	
	CSD	SM	DF	SMDF	SPF	VPD	Pp
<b>a) Hosts</b>							
Species density	10 $\pm$ 3.1 <sup>a</sup>	1.3 $\pm$ 0.6 <sup>c</sup>	7.5 $\pm$ 2 <sup>ab</sup>	5.4 $\pm$ 1.9 <sup>b</sup>	8.3 $\pm$ 4 <sup>ab</sup>	(-)0.19	n.s.
Predicted richness	20(15)	2(2)	32(30)	35(31)	58(27)	n.s.	(+)0.76
Species sampled (%)	84	99	95	89	48		
<b>b) Epiphytic bromeliads</b>							
Species density	3.7 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	1.3 $\pm$ 0.6 <sup>c</sup>	3.1 $\pm$ 1 <sup>bc</sup>	1.4 $\pm$ 0.9 <sup>bc</sup>	5 $\pm$ 1 <sup>a</sup>	(-)0.64	n.s.
Predicted richness	4(4)	2*	9(8)	16(5)	16(10)	n.s.	(+)0.83
Species sampled (%)	99	--	90	32	76		

Similar vertical segregation was observed in all the species and sites, with all of the species grouping at medium or low canopy height and absent at the top canopy (Fig. 2.2). The maximum canopy height was also very variable at each site, being 2.7 m in the coastal sand dune scrub, 1.7 m in the scrub mangrove, 9.3 m in the deciduous forest, 12.8 m in the semi-deciduous forest and 18.3 m in the sub-perennial forest. Consistent with the maximum canopy height, 63.5% of the individuals in the coastal sand dune scrub and 88.2% in the scrub mangrove were found between 0.5 – 1.5 m height; 75.3% and 66% of the epiphytic bromeliads were found between 1.5 – 5 m and 2 – 6 m in the deciduous forest and semi-deciduous forest, respectively; finally, in the sub-perennial forest 58.6% were located between 2 and 10 m. The sub-perennial forest, being the tallest and most complex environment also exhibited more species-specific segregation along the vertical gradient than the rest of the environments.

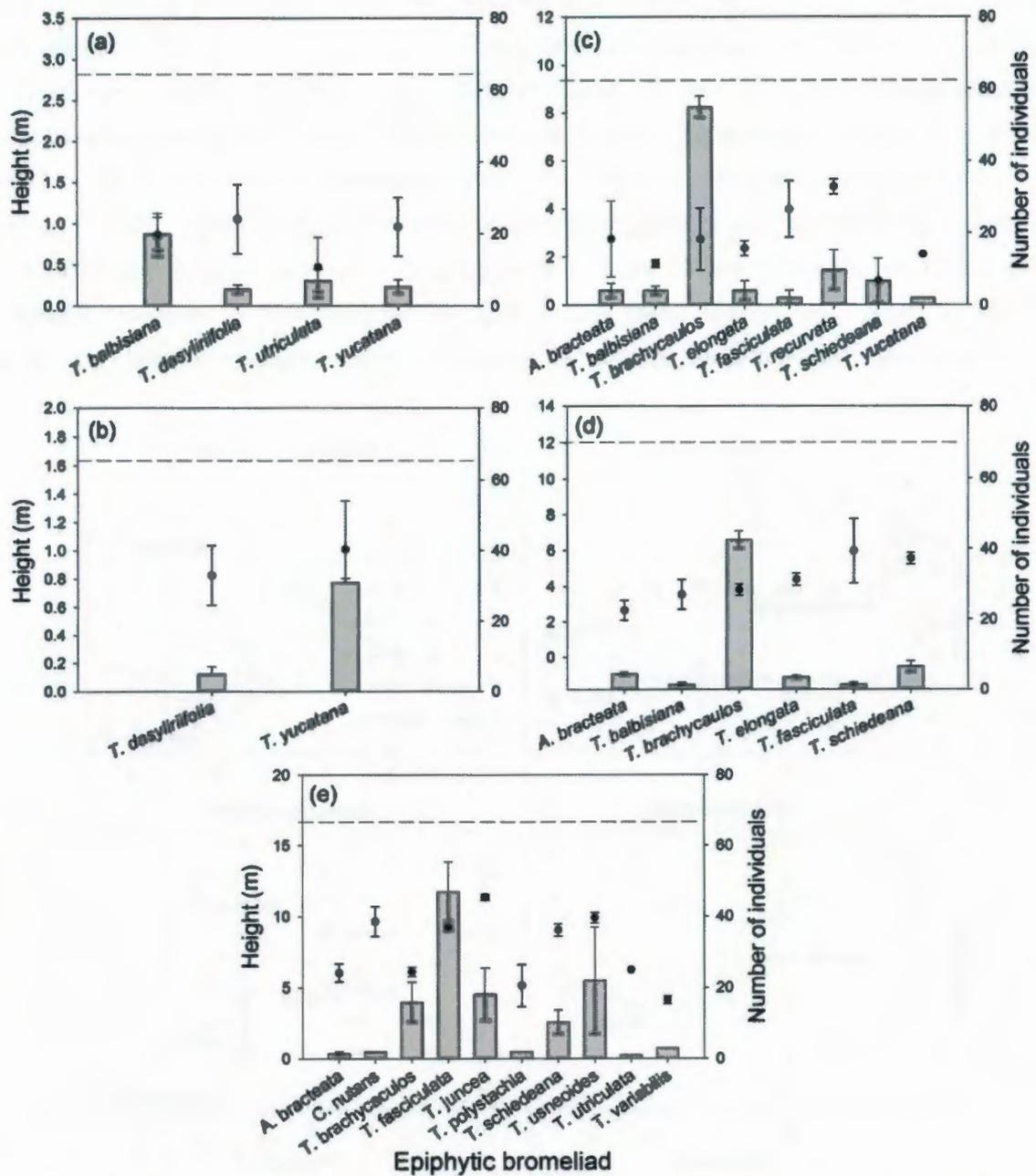
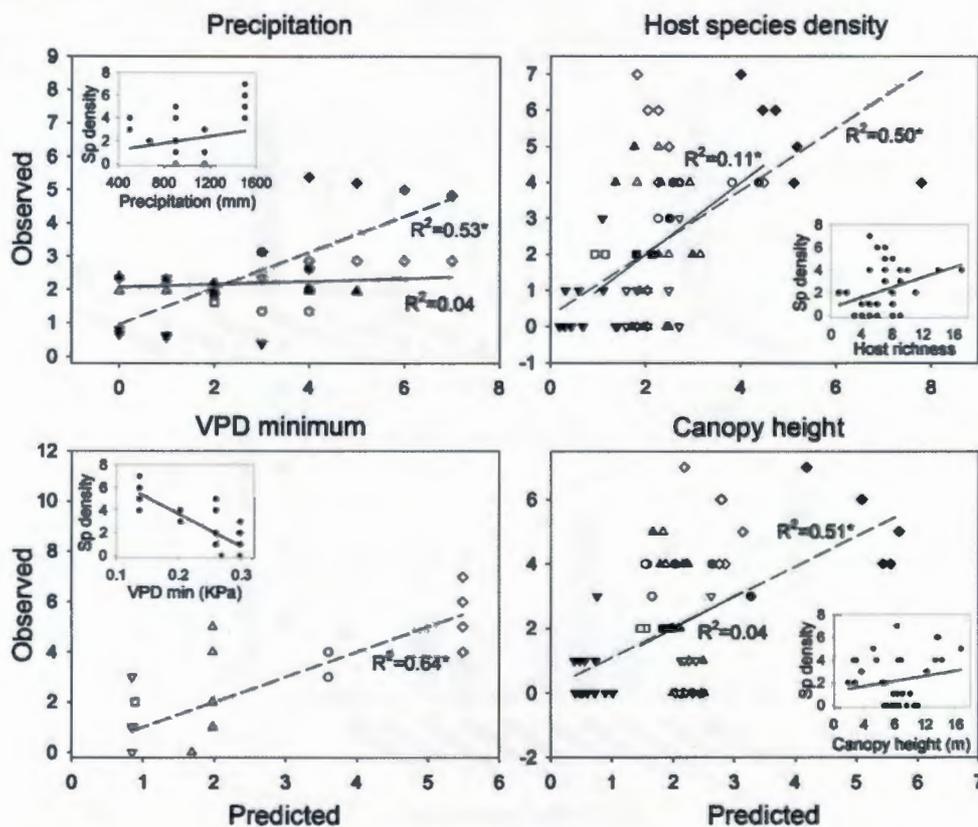


Fig. 2.2. Distribution (circles) and number of individuals (bars) of epiphytic bromeliads along the vertical profile of five vegetation types of the Yucatan Peninsula. Means per plot  $\pm$  standard error are shown. (a) Coastal sand dune scrub; (b) scrub mangrove; (c) deciduous forest; (d) semi-deciduous forest; (e) sub-perennial forest. Data of distributions are means  $\pm$  SD; dotted lines represent the maximal canopy height recorded. For clarity in the vertical distribution, different scales are shown for each graph.

The variable host species density was weakly related to bromeliad species density ( $R^2=0.11$ ,  $P<0.05$ ), while precipitation and canopy height were not related to bromeliad species density (Fig. 2.3). Yet, the kriging analysis of the residuals of those regressions evidenced that the regressions could be significant ( $R^2=0.5$  in all cases) when the spatial autocorrelation was taken into account. The semi-variograms suggest that 75-95% of the variance in the residuals is spatially correlated at a distance of 198-268 km, 100 km below the maximum distance between plots of all vegetation types, indicating negligible space effect in those sites further apart (Table 2.3). In contrast,  $VPD_{min}$  was not spatially correlated and was the best variable to explain bromeliad species density, having a negative effect.



**Fig. 2.3.** Results of cross validation analysis used to compare the performance of regression and regression kriging analysis for mean annual precipitation, host species density, minimum vapor pressure deficit and canopy height. Continuous line for regressions of observed vs predicted values (open symbols) and broken fit line for regressions of observed vs predicted using kriging (closed symbols), VPD showed no spatial correlation. Circles= coastal sand dune; squares= scrub mangrove; upward triangle= deciduous forest; downward triangle= semi-deciduous forest and diamonds= sub-perennial forest. Smaller graphs show the relationship of the raw data of bromeliad species density and the explanatory variables.

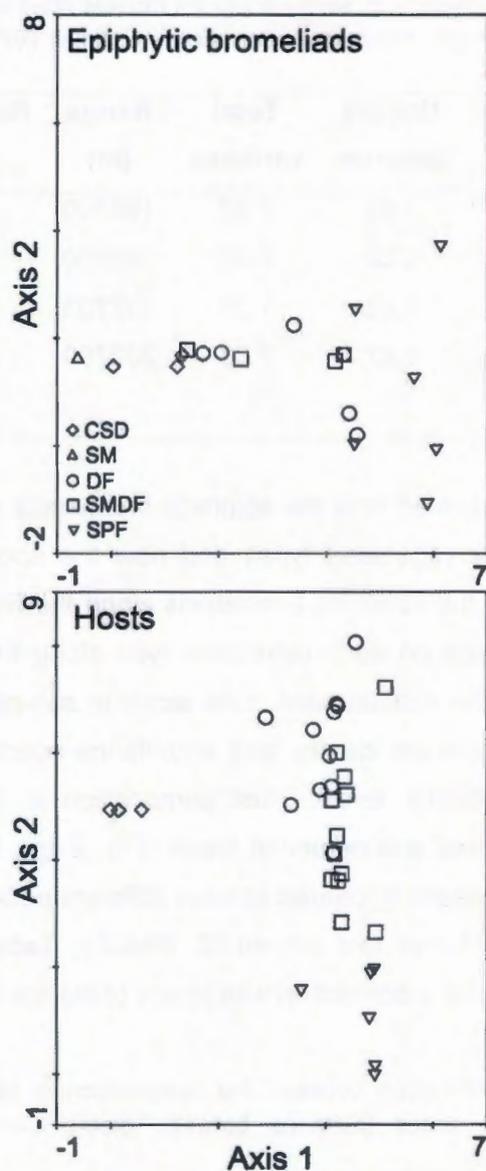
**Table 2.3.** Parameters and statistics of semi-variogram models fitted for precipitation, host species density (Host sp dens), minimum vapor pressure deficit ( $VPD_{min}$ ) and maximum canopy height.

Variables	Model	Nugget variance	Total variance	Range (m)	Relative structural variance (%)	R <sup>2</sup>
Precipitation	Spherical	1.83	7.32	198700	75	0.46
Host sp dens	Spherical	0.32	7.22	268200	95.6	0.43
$VPD_{min}$	Linear	1.23	1.23	337703	0	0.02
Canopy Height	Spherical	1.67	7.56	233700	77.9	0.53

DCA diagrams (Fig. 2.4) showed how the epiphytic bromeliads and hosts species in plots assembled or grouped by vegetation types and how the species exchanged between them. The assemblage of the epiphytic bromeliads along the first axis follows the pattern of mean annual precipitation on each vegetation type along the gradient present in the Yucatan Peninsula, from the coastal sand dune scrub to sub-perennial forest (Fig. 2.4a). Both epiphytic and host species identity and abundance overlapped in the plots of the semi-deciduous and deciduous forest. Host composition is very characteristic in the coastal sand dune scrub and sub-perennial forest (Fig. 2.4b). Even though in the DCA, epiphytic and host assemblages appeared to have different patterns, the two groups were highly correlated in the Mantel test ( $\rho=0.72$ ,  $P=0.01$ , Table 2.4). Neither host nor epiphyte composition showed a correlation with space (distance between plots, Table 2.4).

**Table 2.4.** Mantel test of correlation between the composition of bromeliad and potential host communities and space (distance between plots). Correlations are shown using Spearman's  $\rho$  ( $p$ ).

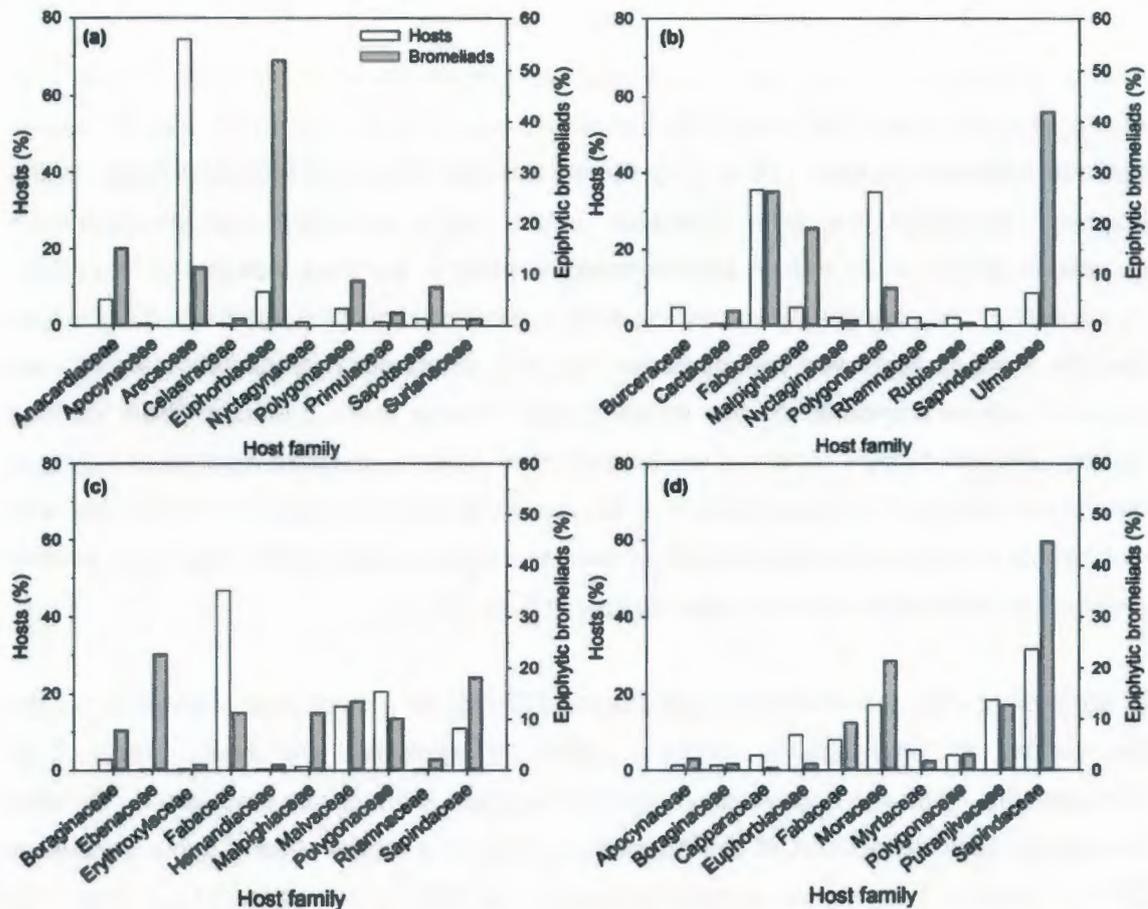
	Spearman's $\rho$	P
Bromeliad species vs phorophyte species	0.72	0.01
Bromeliad species vs space	-.34	0.99
Phorophytes species vs space	-.78	0.99



**Fig. 2.4.** Detrended Correspondence Analysis of epiphytic bromeliads and hosts Analysis based on abundance data for both epiphytic bromeliads (total inertia 3.575) and hosts (total inertia 9.288). Abbreviations: CSD= coastal sand dune; SM = scrub mangrove; DF = deciduous forest; SMDF = semi-deciduous forest and SPF = sub-perennial forest. Eigenvalues = 0.900 and 0.230 for axis 1 and 2 respectively for epiphytic bromeliads; 0.984 and 0.787 for hosts. For the epiphytic bromeliads graph, plots with no epiphytic bromeliads are not shown and some symbols overlap due to very similar species composition (mangrove plots).

The families of hosts with the highest number of epiphytic bromeliads (in all five vegetation types) were Moraceae, Ulmaceae and Fabaceae (Fig. 2.5). Particularly, the host family

with the highest number of individuals in the coastal sand dune scrub was *Arecaceae*, however the highest number of epiphytic bromeliads was located on individuals of the less abundant family *Euphorbiaceae* (*Euphorbiaceae* had 8.5 times less individual trees than *Arecaceae*, but 4.5 times more individual epiphytic bromeliads). Similarly, in the deciduous forest and semi-deciduous forest, we registered the highest epiphytic bromeliad abundance in the *Ulmaceae* and *Erythroxylaceae* families, respectively, which were not the most abundant families. In contrast, in the sub-perennial forest, the highest number of epiphytic bromeliads was registered in the two most abundant host families (*Moraceae* and *Sapindaceae*).



**Fig. 2.5.** Hosts families with the highest number of individuals and epiphytic bromeliads in four vegetation types. (a) coastal sand dune; (b) deciduous forest; (c) semi-deciduous forest; (d) sub-perennial forest.

## DISCUSSION

There was a common pool of epiphytic bromeliad species shared among the coastal sand dune scrub, scrub mangrove, deciduous forest, semi-deciduous forest and sub-perennial forest, with 60% of the species shared by at least two vegetation types. Most of the species belonged to the highly drought tolerant genus *Tillandsia* [6, 28-29], with one species of the genus *Aechmea* that was widely spread and one species of the genus *Catopsis* which was limited only to the wettest site, the sub-perennial forest. Most of the species specific to just one site were found in the mesic sub-perennial forest.

All five vegetation types showed highly variable microenvironments, with an intense five-month drought when light and VPD conditions were commonly harsh, though values oscillate between the sites (Table 2.1). Goode & Allen [14] found low germination in the epiphytic bromeliad *Aechmea bracteata* under highly changing microenvironmental conditions, which would reduce establishment in most of the sites included in this study. To counteract the changing environment, most epiphytic bromeliads established in the less variable, medium and lower canopy strata (Fig. 2.3), where our microclimatic data showed low light values compared to the upper canopy. These more protected lower canopy microenvironments may allow the establishment of drought resistant epiphytes, but in all but the wettest site, the upper stratum of the canopy is less populated. This contrasts with wet forests or even dry forests with high dew and fog formation which may have several species that are confined to the upper canopy [17, 24, 34].

In agreement with previous published studies [10-11], as precipitation increased, so did the number of total species richness (both for epiphytes and hosts, Table 2.2). Contrastingly, when the data were analyzed as species richness per plot, species density, the patchy local distribution of the bromeliads and, to a lesser extent, hosts showed a different pattern, with higher species abundance in plots with lower VPD<sub>min</sub> (Table 2.2) even when the values used for the regression were the same for all the plots within one vegetation type. With water being the most limiting factor in these dry environments [47], annual precipitation may ultimately allow a higher number of species, while at drier sites the species pool is diminished to only those that can tolerate higher stress [48]. It would be expected that the same pattern observed for total richness would be present in species

---

density, which represents richness at a smaller scale.  $VPD_{min}$  is particularly important to the epiphytic bromeliads because all the *Tillandsia* and *Aechmea* species surveyed in our study show crassulacean acid metabolism, and thus open stomata primarily at night, when minimum VPD values are registered. Changes in the nighttime evaporative demand, which can be measured through VPD, will determine water loss in the epiphytes [49-50], and can be important for survival since water in epiphytes is only obtained in pulses and must be conserved in between pulses [47]. Low VPD may also be related to higher frequency of dew and/or fog events, an important water source in epiphytes [6, 12-13].

The discrepancy between the correlations in  $VPD_{min}$  and precipitation in relation to species density or richness would suggest that at sites with higher VPD, and thus higher evaporative demand, species show a more patchy distribution, as local microenvironmental differences may influence the probability of establishment. Chilpa-Galván and collaborators [52] found that in the deciduous forest of Dzibilchaltún, epiphytes congregate near a permanent water source (exposed underground lake) that influences the mesoenvironment lowering nighttime VPD, and are absent from plots further from the water. In contrast, at sites with low VPD, species may be more evenly distributed and will be present in most of the plots sampled, increasing species density; this would be more determinant for the epiphytes, as shown by a larger  $R^2$  (Table 2.2).

Host species density was also positively related to epiphytic bromeliad species density with an  $R^2=0.11$  (Fig. 2.3). When the effect of space was also introduced using semi-variograms and kriging, a high autocorrelation was found between the residuals of the regression of host vs bromeliad species density, increasing the variance explained to an  $R^2=0.53$ . The relative structural variance, or the variance explained by space was very high, 95% (Table 2.3). The effect of space in species distribution may relate to dispersion events, to a correlation with changing environmental conditions along a space continuum that both hosts and epiphytes respond to, and/or to the spatial distribution of an additional influence factor not registered in this study [25]. Precipitation and canopy height were not significantly related to bromeliad species density, but the regression became significant when the effect of space was introduced (regression using kriging expected values, Fig. 2.3). The correlation with space is frequent in vegetation assemblages [26], but is also relevant in the area of study as the gradient of precipitation follows a geographical

continuum from the northern to southern part of the Yucatan Peninsula, thus correlating space with forest types as a response to climate [32].  $VPD_{min}$  did not show a spatial correlation (Table 2.3), as those sites with lower  $VPD_{min}$ , the sub-perennial forest and the coastal sand dune, are located in the geographical extremes of the precipitation gradient.

The effect of space, however, was not significant when  $\beta$  diversity (host and epiphytic species composition) was analyzed (Table 2.4). This was also found in a previous study with holo- and hemi-epiphytes from Colombia [15], though the study had plots of the same vegetation type which were further apart than plots of different vegetation types, and thus had a different experimental design from the current study. In our study, the lack of correlation with space may be due to a high level of shared species among the vegetation types, since they share, to different extents, the same limiting or stress factor, a prolonged dry season. The lack of spatial correlation may also be an effect of limited plot repetitions, since the correlation rho was high, even though the P value was not significant. As  $\beta$  diversity tests are more complex, these may require a higher number of repetitions than  $\alpha$  diversity analyses that yielded significant results (Kriging analyses).

Even though the DCA suggested different assembly patterns of the epiphyte and potential host communities, the Mantel test indicated a high association between the two communities. The DCA analysis reinforced the importance between precipitation and the bromeliad species identity and abundance, as the plots within each community clumped together, and different communities segregated among them in accordance to the precipitation gradient (axis 1, Fig. 2.4), with the exception of the deciduous and semi-deciduous forests that showed overlapping composition. In contrast, assembly of potential host tree species, did not follow the precipitation gradient (along axis 1 or 2, Fig. 2.4). An important aspect to consider is that there is a gradient of tree sizes. A greater amount of rainfall in the area, the greater the size of the tree and therefore more likely space colonization by epiphytic bromeliads.

The association between host and epiphyte communities suggested by the Mantel test, may indicate different processes: 1) both communities respond to similar environmental stresses and thus form similar vegetation units, independent from each other; 2) spatial effects are responsible for the assemblages; 3) epiphytes associate to specific hosts.

Benavides and collaborators [15] had investigated this question previously in swamps, floodplains and upland landscapes. Because their design was different, they could study independently the effect of space and landscape units, which cannot be done with our current design (since our mangrove plots are closer to each other than to plots in other forest types and this is the case for all the vegetation types). They found the assemblages to be space independent and also through partial Mantel tests determined that host composition was more relevant than landscape units. The authors also cited published examples of epiphytic host preference (i.e. [7, 18-19]) to sustain their hypothesis of host association as the main effect on epiphyte community assemblage. We would still argue that neither study can detangle the simultaneous effect of the environment on both communities.

Can the microenvironmental differences between hosts be more important than mesoenvironmental differences between vegetation types/landscape units? A study carried out within a deciduous forest measured larger mesoenvironmental effects among plots than the microenvironmental differences created by the hosts' canopies [52], though this effect may not necessarily be extrapolated to other environments. Some important factors such as VPD and salinity in the case of the coastal environments would also affect significantly both hosts and epiphytes to a perhaps larger extent than host identity could. Our data does suggest host preference within the same vegetation type; as epiphyte abundance on hosts (expressed in families) were generally highly disproportional to host frequency (either positive or negative host effects), even though this association was not always consistent when the same set of species were present in different vegetation types (Fig. 2.5). Different interactions that may link hosts and epiphytes remain to be further explored, such as the reported ant-bromeliad-tree symbiosis [7] and the effect that these can have on epiphyte community assemblage.

We conclude that all studied vegetation types shared in different degrees a prolonged dry season with challenging environmental conditions and shared a limited pool of species. The epiphytic assemblages among the precipitation gradient were associated at different scales with different biotic and abiotic factors, total species richness was associated with annual precipitation, while species density (richness per plot) was associated with  $VPD_{min}$  and potential host species density. Space (distance between the plots) also determined

the variation in precipitation, canopy height and host species density, and influenced bromeliad species density throughout most of the gradient. Bromeliad species composition, however, did not show a relation to space, but was strongly related to host species composition, either due to a true association or to a similar effect of the environmental changes on both types of communities.

## **IMPLICATIONS FOR CONSERVATION**

Mangroves, coastal sand dune scrubs, and seasonal forests may not be as diverse as mesic forests, but they do hold epiphytic species with high drought tolerance and excess light resistance which are valuable to understand stress tolerance mechanisms. As longer and more intense dry seasons and higher temperatures are expected to be more frequent with climate change in the Yucatan Peninsula [32] and in many tropical areas, it is important to understand the effect on these factors on forest structure and tree and epiphyte diversity. We observed that all the sites showed many shared species, possibly due to the small pool of species that may resist the dry conditions. Epiphyte composition was influenced by host composition and species density as much as by environmental conditions, making host diversity conservation a relevant factor for epiphyte conservation. The epiphytes were limited to the lower canopy strata in the four driest sites indicating the importance of high canopy cover to buffer the high variability in climatic conditions. Thus it may also be crucial to conserve canopy structure intact in order to maintain the local composition of epiphytic species.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank Angelica K. Moreno, Agatha Rosado, Celene Espadas, Claudia González, Isaac Castillo, Edilia de la Rosa, Evert Path, Filogonio May, Karen Solís, Guadalupe Carrillo, Luis Simá, Robert Us, José Luis Tapia and Juan Pablo Pinzón for field assistance and Jose Luis Hernández-Stefanoni and Tijnl Essens for assistance in the use of statistical analyses as well as Dzibilchaltún National Park-INAH, and the Biosphere Reserves of Kaxil-Kiuic, Celestún and Calakmul. We thank an anonymous reviewer and Editor Alejandro Estrada for significantly improving this manuscript. This work was partially

---

supported by Fondo Sectorial SEP-CONACYT 80181, SEMARNAT-CONACYT 107916 and UC MEXUS 2008-CL08-01. Manuel J. Cach-Pérez was recipient of a PhD fellowship from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (CONACYT-204451).

## REFERENCES

- [1] King, G. C. and Chapman, W. S. 1983. Floristic composition and structure of a rainforest area 25 yr after logging. *Australian Journal of Ecology* 8:415-423.
- [2] Werner, F. A., Homeier, J. and Gradstein, S. R. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21-40.
- [3] Benzing, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic change* 39:519-540.
- [4] Nadkarni, N. and Solano, R. 2002. Effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* 131:580-586.
- [5] Zotz, G. and Bader, M. Y. 2009. Epiphytic plants in a changing world-global: Change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Prog. Bot* 70:147-170.
- [6] Reyes-García, C., Mejía-Chang, M. and Griffiths, H. 2012. High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193:745-754.
- [7] Dejean, A., Olmsted, I. and Snelling, R. 1995. Tree-epiphyte-ant in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27:57-70.
- [8] Dejean, A. and Olmsted, I. 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History* 31:1313-1334.
- [9] Zimmerman, J. and Olmsted, I. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tintal) in Mexico. *Biotropica* 24:402-407.
- [10] Gentry, A. and Dodson, C. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- [11] Kluge, J. and Kessler, M. 2010. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography* 38:394-405.

- [12] Graham, E. and Andrade, J. L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* 91:699-706.
- [13] Martorell, C. and Ezcurra, E. 2007. The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia* 151:561-573.
- [14] Goode, L. K. and Allen, M. F. 2008. Impacts of hurricane Wilma on the epiphytes of El Edén ecological reserve, Quintana Roo, México. *Journal of Torrey Botanical Society* 135:377-387.
- [15] Benavides, A. M., Vasco, G. A., Duque, A. J. and Duivenvoorden, J. F. 2011. Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forest of Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 27:223-237.
- [16] Laube, S. & Zotz, G. 2006. Neither Host-specific nor Random: Vascular Epiphytes on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. *Annals Botany London* 97:1103–1114.
- [17] Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincón, E. and Huante, P. 2008. Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica* 40:168-175.
- [18] Mehltreter, K. Flores-Palacios, A. and García-Franco J.G. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21:651-660.
- [19] Zotz, G. and Schultz S. 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama: species composition and spatial structure. *Plant Ecology* 195:131-141.
- [20] Estades, C. F. 1997. Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in The Andes of Central Chile. *The Condor* 99:719-727.
- [21] Ralph, C. J. 1985. Habitat association patterns and of forest and steppe birds of Northern Patagonia, Argentina. *The Condor* 87:471-483.
- [22] Martínez-Melendez, N., Pérez-Farrera, M. A. and Flores-Palacios, A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epifitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 56:2069-2086.
- [23] Nieder, J., Posperí, J. and Michaloud, G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153:51-63.

- 
- [24] Griffiths, H. and Maxwell, K. 1999. In memory of C. S. Pittendrigh: does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology* 13:15-23.
- [25] Nekola, J. C., White P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- [26] Hernández-Stefanoni, J.L., Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Rocchini D., Bello-Pineda J and López-Martínez J.O. 2012. Modeling  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity in a tropical forest from remotely sensed and spatial data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 19:359-368.
- [27] Crayn, D. M., Winter, K. and Smith, J. A. C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:3703–3708.
- [28] Griffiths, H. and Smith, J. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad – relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia* 60:176-184.
- [29] Kress, W. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9:2-22.
- [30] Guevara-Escobar, A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpiri, H., González-Sosa, E., Hernández-Sandoval, L., Malda-Barrera, G. and Martínez-Díaz, M. 2011. Fog interception by ball moss (*Tillandsia recurvata*). *Hydrology and Earth System Sciences* 15:2509-2518.
- [31] Rundel, P. and Dillon, M. 1998. Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of Coastal Chile and Perú. *Plant Systematics and Evolution* 212:261–278.
- [32] Orellana, R., Espadas, C., Conde, C. and Gay, C. 2009. *Atlas. Escenarios de cambio de climático en la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México.
- [33] Hsu, R. C., Tamis, W. L., Raes, N., De Snoo, R. N., Wolf, J. H., Oostermeijer, G. and Lin, S. H. 2012. Simulating climate change impacts on forest and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and Distributions* 18:334-347.
- [34] Pittendrigh, C. S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I - The bromeliad flora. *Evolution* 2:58-89.
-

- [35] Instituto Nacional de Ecología (INE). 2000. *Programa de manejo de la reserva de la biosfera Ría Celestún*. Instituto Nacional de Ecología. México.
- [36] González-Iturbe, J. A., Olmsted, I. and Tun-Dzul, F. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167:67-82.
- [37] Thien, L., Bradburn, A. and Welden, A. 1982. The woody vegetation of Dzibilchaltun a maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. *Occasional paper* 5.
- [38] Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequien-Abarca, E., Tun-Dzul, F. J. and May-Pat, F. 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44:151-162.
- [39] Instituto Nacional de Ecología (INE). 1999. *Programa de manejo de la reserva de la biosfera Calakmul*. Instituto Nacional de Ecología. México.
- [40] Ramírez, I., G. Carnevali and F. Chi. (2004). *Guía ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México.
- [41] Jiménez-Valverde, A. and Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 8: 151-161.
- [42] Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from samples, Version 8.2.
- [43] Soberón, J. and Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- [44] Matter, P., Kettle, C. J., Ghazoul, J. and Pluess, A.R. 2013. Extensive contemporary pollen-mediated gene flow in two herb species, *Ranunculus bulbosus* and *Trifolium montanum*, along an altitudinal gradient in a meadow landscape. *Annals of Botany* 111:611-621.
- [45] Hill, M. O. 1979. *DECORANA-a FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging*. Cornell University, Ithaca, New York.
- [46] ter Braak, C. J. and Smilauer, P. 2003. *CANOCO for Windows version 4.51*. Biometris – Plant Research International. Wageningen, The Netherlands.
- [47] Reyes-García, C. and Griffiths H. 2009. Strategies for survival of perennial bromeliads in seasonally dry forests. In: *Perspectives in Biophysical Plant*

- Ecophysiology: a tribute to Park S. Nobel*. De la Barrera, E., Smith, W.K. (Eds.) pp. 121-151. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- [48] Colwell, R., Brehm, G., Cardelús, C., Gilma, A. and Longino, J. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.
- [49] Reyes-García, C., Mejía-Chang, M., Jones, G. and Griffiths, H. 2008. Water vapour isotopic exchange by epiphytic bromeliads in tropical dry forest reflects niche differentiation and climatic signals. *Plant, Cell and Environment* 31:828-841.
- [50] Andrade, J. L. and Nobel. P. S. 1996. Habitat, CO<sub>2</sub> uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:291-306.
- [51] Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest.
- [52] Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Andrade, J.L. and Reyes-García, C. 2013. Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology* In Press.



---

## CARACTERIZACIÓN DE LA RESPUESTA FISIOLÓGICA (PLASTICIDAD) DE SIETE ESPECIES DE BROMELIÁCEAS EPÍFITAS ANTE LA VARICIÓN AMBIENTAL EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

### INTRODUCCIÓN

La Península de Yucatán, considerada fisiográficamente como una entidad regional, lo es asimismo desde el punto de vista climatológico. La confluencia de las condiciones generadas por la interacción particular de los factores atmosféricos, forman una región *per se*. En términos generales, la península es de clima cálido, siendo el grado de pluviosidad ascendente desde el norte hacia el sur (Figura 1.3, Capítulo1). Se ha demostrado además, que una característica inherente al clima yucatanense es su variabilidad que obedece a un gradiente ambiental, siendo el norte más variable que el sur, debido al régimen de lluvias presente en la región (Orellana *et al.*, 2009; Hernández y Valdez, 2004 Orellana *et al.*, 2003).

Como resultado de este patrón de precipitación y tipos de clima, entre otros factores, en la Península de Yucatán pueden encontrarse diversos tipos de vegetación, principalmente: matorral de duna costera; manglares, palmares, selva baja caducifolia, selva baja perennifolia, selva mediana sub-perennifolia y selva mediana sub-caducifolia (Miranda y Hernández, 1963). Un gremio importante a nivel peninsular dentro de los diferentes tipos de vegetación son las epífitas. La mayor ventaja del hábito epifítico es escapar de la sombra de los estratos más bajos del dosel, de los bosques húmedos y densos, así como evitar la competencia con las raíces de las plantas terrestres. Cuanto más alto se establecen en el gradiente vertical, más luz reciben. Aunque sin raíces en el suelo, el agua disponible es muy limitada y llega a ser el factor crítico para su crecimiento (Lüttge, 1989). Por ello, estas plantas presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten afrontar el estrés hídrico, reducir su temperatura foliar, enfrentar condiciones de alta irradiancia o de sombra, y aprovechar la formación de rocío para la obtención de agua (Andrade, 2003; Benzing, 2000; Nobel, 1988).

La riqueza de especies de hospederos puede definir la complejidad estructural de microhábitats disponibles para ser colonizados por las epífitas, lo que promueve su distribución a través de diferentes estratos del dosel (analizado en el capítulo II con más detalle; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Nieder *et al.*, 2001). Como resultado, plantas con diferentes requerimientos de luz y agua se encontrarán en estratos diferentes (Reyes-García *et al.*, 2012; Graham & Andrade, 2004; Griffiths & Maxwell, 1999), aunque su supervivencia seguramente dependerá de la capacidad de respuesta (plasticidad) de cada especie ante variaciones en el ambiente.

La plasticidad puede definirse como la capacidad de un genotipo dado para desarrollar diferentes valores fenotípicos de una característica dada (por ejemplo fisiológica) bajo diferentes condiciones ambientales (Bradshaw, 2006; 1965). Existe un creciente interés en la plasticidad como resultado de la urgencia de predecir la respuesta de especies ante el cambio climático global (Rehfeldt *et al.*, 2001; Potvin y Tosignant, 1996). Y es que los cambios en la distribución de especies bajo escenarios de cambio climático son proyectados usando correlaciones en modelos bioclimáticos, que pueden sobreestimar la pérdida de especies debido a que son ignorados aspectos clave, como la plasticidad (Thuiller *et al.*, 2005; Hampe, 2004).

Se sabe que la variación ambiental, como la reducción en la disponibilidad de agua y/o incremento de temperatura, puede provocar una amplia variedad de respuestas negativas en plantas epífitas. Por ejemplo, se ha registrado una reducción en la fijación de CO<sub>2</sub> (evaluada como acidez titulable), así como en el intercambio de gases en general, reducción en el tiempo de apertura estomática, de igual forma, el potencial hídrico, contenido relativo de agua y succulencia pueden decrecer, lo que puede conducir a una reducción en la eficiencia fotosintética de las plantas (que pueden sufrir fotoinhibición o fotodaño; ver revisión de estos efectos en el capítulo I de esta tesis; Reyes-García *et al.*, 2012; Ricalde *et al.*, 2010; Cach-Pérez, 2008; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003).

En la Península de Yucatán hay descritas 32 especies de bromeliáceas (87% de las cuales son epífitas) en distintos tipos de vegetación, desde el matorral de duna costera hasta la selva mediana y alta del centro – norte de la Península (Carnevali *et al.*, 2010;

Ramírez *et al.*, 2004). Siendo el agua y luz factores que influyen de manera importante sobre la distribución de las bromeliáceas (Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003; Benzing, 2000; Griffiths y Smith, 1983; Pittendrigh, 1948), resulta interesante caracterizar su fisiología en plantas creciendo bajo condiciones microclimáticas contrastantes, así como su respuesta ante la variación ambiental producto de la estacionalidad. A través de la obtención de estos datos, se puede determinar que especies presentan la más alta plasticidad fisiológica ante la variación climática.

De acuerdo a lo anterior, el objetivo general de este capítulo fue el de caracterizar la respuesta (plasticidad) fisiológica de siete especies de bromeliáceas epífitas en seis ambientes contrastantes de la Península de Yucatán, en respuesta a la variación estacional del microclima en el que se encuentran creciendo.

Hipotéticamente, se esperaba encontrar que el manglar chaparro y matorral de duna costera, debido a la baja altura del dosel, así como la selva baja caducifolia, por la pérdida mayor al 75% de hojas del dosel durante la temporada de sequía, fueran los tipos de vegetación que presentarían la mayor variación inter-estacional en las condiciones microclimáticas bajo las que se encuentran creciendo las bromeliáceas epífitas, y por tanto las que ejercerían mayor estrés fisiológico.

De acuerdo a lo anterior, el estrato más alto del dosel es el que presentaría la mayor variación inter-estacional debido a la pérdida de hojas de los árboles en la mayoría de los tipos de vegetación considerados. Además, debido a la alta incidencia de radiación solar, altas temperaturas y la falta de agua, la temporada de sequía sería la de mayor estrés fisiológico para las bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación, particularmente por la poca disponibilidad de agua.

Sin embargo, las bromeliáceas emplean diferentes estrategias para afrontar la variación climática estacional, por lo que las especies de bromeliáceas epífitas, sobre todo las presentes al norte de la Península (como en el manglar y el matorral de duna costera), son las que presentan la mayor plasticidad fisiológica.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitios de estudio

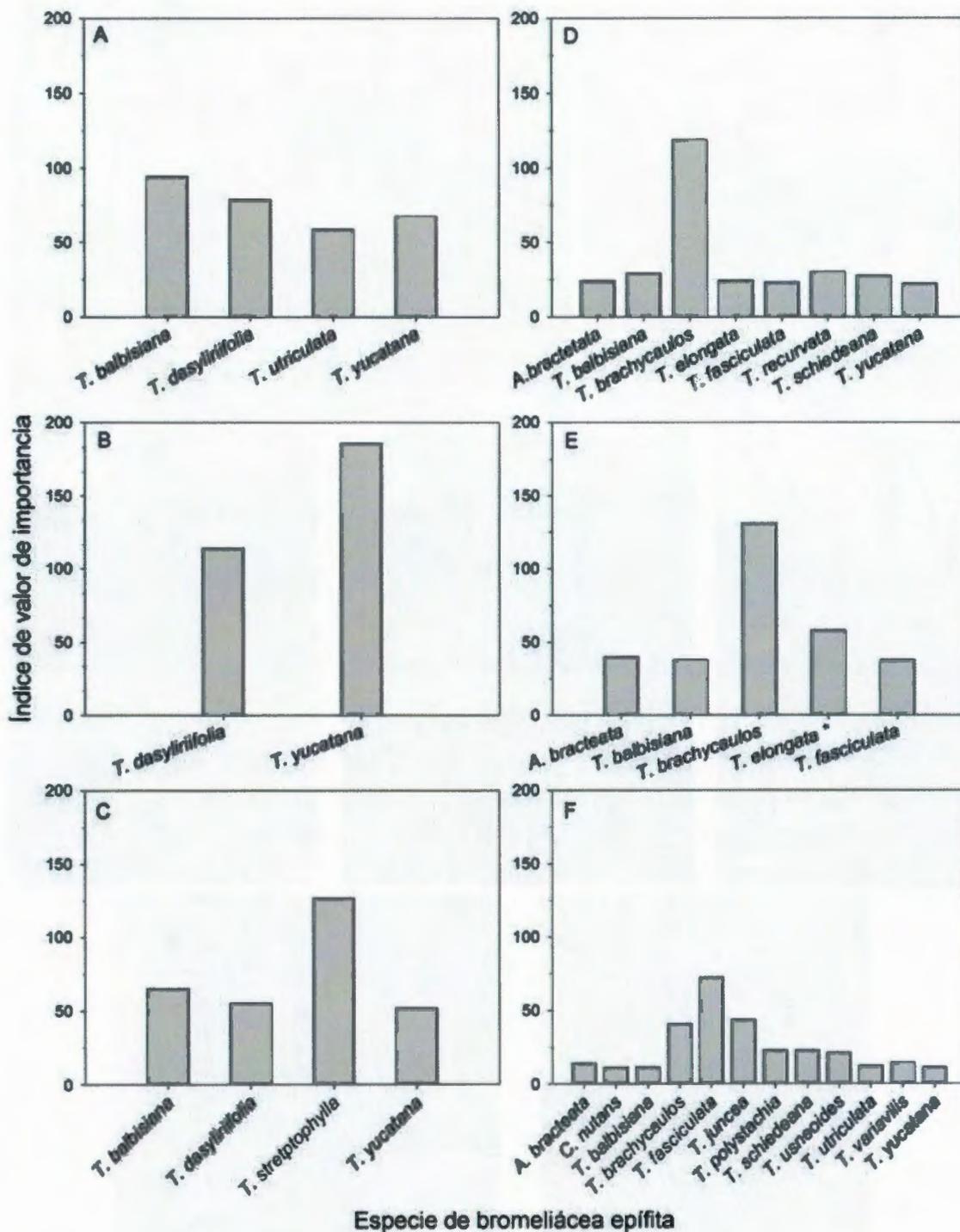
Los seis tipos de vegetación incluidos en el presente capítulo, se mencionan y describen en el Capítulo I y II.

### Especies de estudio

De acuerdo a los resultados en el Capítulo II en cuanto a la distribución y abundancia de las bromeliáceas epífitas en los seis tipos de vegetación, se seleccionaron siete especies en toda la región. En la selección se buscó que quedaran representadas tanto especies con una distribución limitada a algún ambiente en particular, como aquellas cosmopolitas (en más de un tipo de vegetación). Además, se consideró el cálculo del índice de valor de importancia (IVI, Fig. 3.1) que determina la importancia estructural de una especie respecto a la comunidad muestreada. El índice se calculó como:

$IVI = \text{Densidad relativa} + \text{dominancia relativa} + \text{frecuencia relativa}.$

La abundancia relativa es la proporción porcentual de cada especie entre el número total de las bromeliáceas epífitas multiplicado por 100; la frecuencia relativa de una especie se obtuvo a partir del porcentaje de la suma de una especie entre la suma de las frecuencias de todas las especies multiplicado por 100; la diversidad relativa se calculó como la proporción de una especie evaluada dividida por el total de especies (Linares y Fandiño, 2009; Rudas, 2006). De acuerdo a la selección y los resultados del índice de valor de importancia, las siete especies elegidas para evaluar la plasticidad fisiológica se presentan en la Figura 3.2.



**Figura 3.1.** Índice de valor de importancia para las bromeliáceas epífitas de seis tipos de vegetación. A) Matorral de duna costera; B) Manglar chaparrar; C) Petén; D) Selva baja caducifolia; E) Selva mediana sub-caducifolia; F) Selva alta sub-perennifolia. \* *T. elongata* var. *subimbricata*.



**Figura 3.2.** Especies de estudio. A) *Tillandsia brachycaulos*; B) *Tillandsia dasytirifolia*; C) *Tillandsia balbisiana*; D) *Tillandsia elongata* var. *subimbricata*; E) *Tillandsia fasciculata* vel *sp. aff.*; F) *Tillandsia streptophylla*; G) *Tillandsia yucatanana*.

### Condiciones microambientales

Las especificaciones de los sensores utilizados en la caracterización microambiental se mencionan Capítulo II de esta tesis. Los sensores de luz, humedad relativa y temperatura se colocaron a 1.5 m, 3 m y 4.5 m de altura en el matorral de duna costera, manglar de Petén, selva baja caducifolia, selva mediana sub-caducifolia y selva alta sub-perennifolia; dada la altura del dosel, en el manglar chapararro, los sensores se colocaron a 0.75 m, 1.5 m y 2.25 m. Los datos fueron tomados cada 10 minutos durante tres días en promedio, durante las estaciones de lluvia, nortes y sequía entre los años 2009 y 2011.

Estas mediciones se relacionaron con la distribución y abundancia de las bromeliáceas (Capítulo II), y de esta forma se pudo caracterizar el microambiente óptimo de cada especie en cada sitio de trabajo. Además esto permitió identificar especies sensibles a variaciones ambientales, al relacionar las condiciones microclimáticas con las fisiológicas que se explican más adelante.

Con los datos obtenidos de humedad relativa y temperatura de cada sitio, se calculó el déficit de presión de vapor de agua (DPV) de la siguiente manera:

Primero se calculó la presión de vapor de agua a saturación mediante la fórmula de Clausius-Clyperon (Bustamante, 2007) como:

$$e_s = e^{\left(19.0177 \frac{5327}{T+273}\right)}$$

Donde  $e$ .- base de los logaritmos naturales,  $T$ .- temperatura del aire (°C), y  $e_s$ .- presión de vapor a saturación (KPa). Después se calculó la presión que ejerce el vapor de agua presente en la atmósfera (presión real) como:

$$e_a = e_s \frac{HR}{100}$$

Donde  $e_a$ .- presión de vapor de agua real,  $HR$ .- humedad relativa (%), y  $e_s$ .- presión de

vapor a saturación (KPa). Finalmente, el DPV se calculó como:

$$DPV = e_s - e_a$$

### Acidez titulable

La acidez titulable es una forma indirecta de cuantificar la cantidad de CO<sub>2</sub> asimilado por la noche, a través de la determinación de la cantidad de ácidos orgánicos en las células de la hoja. Para la determinación de la acidez titulable, se colectaron muestras de hoja de cinco individuos, por cada una de las especies seleccionadas en cada sitio de trabajo. Las muestras fueron colectadas al atardecer de un día y pre-alba del siguiente. La colecta se realizó durante las tres temporadas del año (lluvias, nortes y sequía) en los mismos individuos, y al mismo tiempo en que se tomaron los datos microambientales. Las muestras fueron colocadas en papel aluminio y congeladas en nitrógeno líquido hasta ser procesadas. Las muestras congeladas se sacaron del nitrógeno líquido y se les calculó el área mediante un medidor de área foliar (Li-3100, LI-COR, Lincoln, Nebraska, E.U.A.). Posteriormente fueron maceradas en un mortero con agua destilada, después de lo cual se pasaron a un vaso de precipitados y se les agregó aproximadamente 40 ml de agua destilada.

El vaso se colocó en una placa de calentamiento hasta que el agua comenzó a hervir. A partir de ese momento, las muestras permanecieron en la placa por cinco minutos y fueron retiradas. Se les dejó enfriar a temperatura ambiente y fueron aforadas a 50 ml de agua destilada. Las muestras fueron tituladas con NaOH 0.01 N con un titulador automático (702 SM Tritino, Metrom, U.K.) hasta pH 7. La medición de la acidez se realizó para cada muestra correspondiente a cada temporada del año. La acidez (mmol H<sup>+</sup> m<sup>-2</sup>) se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula (González, 2009):

$$\text{mmol H}^+ \text{ m}^{-2} = \frac{\text{Gasto NaOH (litros)} * \text{Normalidad NaOH}}{\text{Área foliar (m}^{-2}\text{)}} \times 1000$$

El valor reportado es un  $\Delta$  y se calculó de acuerdo a lo siguiente:

$$\Delta H^+ (\text{mmol H}^+ \text{m}^{-2}) = \text{Acidez matutina} - \text{Acidez vespertina}$$

### Contenido relativo de agua

Este parámetro indica la cantidad de agua presente en el tejido foliar, con respecto a la cantidad máxima de agua que podría llegar a tener si se encontrara totalmente hidratada. Para determinar el contenido relativo de agua, se colectaron muestras de hoja para cada una de las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas en los seis tipos de vegetación (5 individuos por especie).

La colecta se realizó durante las tres temporadas del año (lluvias, nortes y sequía) en los mismos individuos. Las muestras de hoja fueron pesadas en fresco (peso fresco), fueron puestas a hidratar por 48 h en agua destilada y pesadas de nuevo (peso a saturación), secadas en un horno de secado dentro de sobres de papel estraza a 65°C por 48 h, para ser pesadas nuevamente (peso seco). El contenido relativo de agua (en porcentaje) se determinó según la siguiente fórmula (González y González-Vilar 2003):

$$\text{CRA} = \frac{\text{peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{peso a saturación} - \text{peso seco}} \times 100$$

### Suculencia

La suculencia indica la cantidad de agua almacena por unidad de área foliar. Se determinó utilizando las mismas muestras colectadas para la determinación del contenido relativo de agua. Se usó el peso en fresco mencionado en el apartado anterior (peso fresco), se les determinó el área en un medidor de área foliar (mencionado en el apartado de acidez), y fueron pesadas después de ser secadas por 48 h a 65°C (peso seco). La suculencia ( $\text{mg}/\text{cm}^2$ ) se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\text{Suculencia} = \frac{(\text{peso fresco} - \text{peso seco})(1000)}{\text{área foliar}}$$

### **Potencial osmótico**

El potencial osmótico se determinó congelando muestras de hoja envueltas en papel aluminio, y colectadas pre-alba, en nitrógeno líquido (cinco individuos por especie de trabajo en cada sitio de estudio). La colecta se realizó durante las tres temporadas del año (lluvias, nortes y sequía) en los mismos individuos, al mismo tiempo que se colectaron muestras para acidez titulable. Una vez congeladas, las muestras se extrajeron del nitrógeno líquido y fueron maceradas para obtener la savia expresada suficiente para mojar un disco de papel filtro de 0.38 cm<sup>2</sup>. Este disco se colocó en un osmómetro (VAPRO 5520, Wescor, Utha, E.U.A.) en donde se obtuvo el potencial osmótico.

### **Índice de plasticidad**

Para integrar los datos fisiológicos y microclimáticos asociados a la respuesta de las bromeliáceas epífitas a la variación ambiental, y de esta forma identificar a las especies más plásticas, se calculó la plasticidad fenotípica de cada especie en cada sitio de trabajo y para cada variable medida, a través del índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas (RDPI por sus siglas en inglés; Valladares *et al.*, 2006). Este índice se calculó para las dos temporadas más contrastantes climáticamente entre sí (lluvias y sequía). Posteriormente, se estimó la plasticidad fenotípica media para cada especie por sitio, considerando el valor promedio de RDPI obtenido para cada una de las variables medidas en cada población. El índice se obtiene en una escala que va de cero (poca plasticidad) a uno (alta plasticidad; Valladares *et al.*, 2000).

### **Análisis estadístico**

Previo a los análisis estadísticos, se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los diferentes datos obtenidos. En todos los casos se utilizó como límite de error un  $\alpha=0.05$ .

**Microambiente.-** Para determinar la similitud o disimilitud en las condiciones microclimáticas entre estratos, temporadas del año y entre tipos de vegetación, se realizó

un ANOVA de medidas repetidas teniendo la altura en el dosel, temporada del año y sitios de muestreo como variables independientes o factores. El análisis *post hoc* consistió en emplear la prueba de Tukey cuando fue necesario. Se utilizó el software Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. 1984-2007. E.U.A.).

**Variables fisiológicas.-** Se empleó un ANOVA de medidas repetidas para evaluar la similitud en la respuesta fisiológica entre especies de bromeliáceas epífitas dentro de un mismo tipo y entre los diferentes tipos de vegetación como respuesta a la estacionalidad. En el análisis se consideraron la especie de bromeliácea epífita, temporada del año y tipo de vegetación como variables independientes. Se utilizó una prueba *post hoc* o de Tukey cuando fue necesario. El análisis se hizo en el software Statistica 8.0.

### **Análisis Canónico de Correspondencias (CCA)**

Este análisis se realizó con el objetivo de detectar la existencia de posibles relaciones entre las variables microambientales medidas en cada tipo de vegetación, con la respuesta fisiológica de las bromeliáceas epífitas. El análisis se realizó en el software CANOCO 4.51 (Biometrics, Wageningen, Holanda), y se hizo un análisis por temporada.

Para ello se construyó una matriz incluyendo las cuatro variables fisiológicas mediadas en las bromeliáceas epífitas en cada tipo de vegetación: acidez, contenido relativo de agua, potencial osmótico y succulencia; y una segunda matriz con las variables microambientales que se muestran en el Cuadro 3.1. Se utilizó la prueba de Montecarlo para determinar la significancia del análisis.

**Cuadro 3.1.** Variables microclimáticas incluidas en el análisis de correspondencia canónica.

<b>Variable y abreviatura</b>	<b>Variable y abreviatura</b>
Temperatura del aire promedio (T prom)	Radiación fotosintéticamente activa (PAR)
Temperatura del aire máxima (T max)	Déficit de presión de vapor promedio (DPV prom)
Temperatura del aire mínima (T min)	Déficit de presión de vapor de agua máximo (DPV max)
Humedad relativa máxima (HR max)	Déficit de presión de vapor de agua mínimo (DPV min)
Humedad relativa mínima (HR min)	Altura de las bromeliáceas en el dosel (Alt en dosel)
Humedad relativa promedio (HR prom)	Precipitación (Prec)

Cada par de matrices (variables fisiológicas y ambientales) fueron construidas para cada temporada del año. Previo al análisis, los datos de cada variable dentro de las matrices fueron estandarizados según la fórmula siguiente:

$$Y' = \frac{Y - A}{B}$$

Dónde: Y' es el valor estandarizado, Y es valor real de la variable, A es la media de la variable y B es la desviación estándar de la variable. Los valores absolutos de la estandarización fueron incluidos en las matrices a partir de cuales se realizó el análisis.

## RESULTADOS

### Condiciones microclimáticas

Existe un claro contraste en las condiciones microclimáticas entre tipos de vegetación, así como una fuerte variación en las mismas dentro de cada sitio, producto de la estacionalidad. En la Figura 3.3 se observa que la mayor cantidad de flujo de fotones para la fotosíntesis, se registró durante la temporada de lluvias en el estrato más alto del manglar chaparro ( $50 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), mientras que los valores más bajos registrados son para la selva alta durante la temporada de nortes. Debido a la altura del dosel, el estrato más alto en el manglar chaparro recibió prácticamente el 100% de la radiación solar incidente. En todos los casos se observa una reducción en la cantidad de luz recibida en la temporada de nortes, así como un aumento en la temporada de sequía.

La luz incidente en el estrato más bajo de todos los sitios fue hasta un 87% menor (selva baja) con respecto a la luz incidente en el estrato más alto durante la temporada de lluvias; durante la temporada de nortes fue 93% menor en el manglar chaparro, mientras que durante la sequía, fue de un 90% en el Petén. En general, la selva mediana y alta son las que presentaron la menor variación entre estratos durante las tres temporadas del año, sin embargo, cabe recalcar que en el caso de la selva alta, dicho estrato no llegaba al dosel superior, siendo la altura máxima del dosel registrada de 17 metros y pudiendo

esto explicar la baja variabilidad registrada. En el matorral de duna costera, manglar chaparro y selva baja se encontraron diferencias significativas entre estratos ( $F=57.86$ ;  $P<0.05$ ) durante las tres temporadas del año. En contraste, la selva mediana y la selva alta no presentaron diferencias significativas entre estratos a lo largo del año.

Por su parte, la demanda evaporativa de la atmósfera promedio (del día y noche) registró los valores más altos durante la temporada de sequía en los seis tipos de vegetación, siendo los estratos medio y alto de la selva baja durante dicha temporada los que registraron los niveles más altos de DPV promedio. De acuerdo con esto, los valores máximos se encontraron en la selva baja (5.48 KPa), seguido del matorral de duna costera (4.06 KPa). A pesar de lo anterior, es de destacar que durante la sequía, la selva alta, que es el tipo de vegetación más húmedo incluido en este trabajo, fue el que presentó los valores de DPV promedio más altos después de la selva baja (2.48 KPa). Por otro lado, los valores más bajos se registraron en los tipos de vegetación más húmedos (selva mediana y alta) durante la temporada de nortes. Los niveles de DPV promedio registrados durante la temporada de lluvias fueron intermedios entre los valores de la temporada de nortes y sequía. A pesar de observarse una ligera variación en la demanda evaporativa promedio entre estratos, únicamente se encontraron diferencias significativas en el estrato bajo del Petén y selva alta durante la temporada de sequía, que fueron un 30% menor y 13% mayor con relación al estrato más alto, respectivamente ( $F=1.37$ ;  $P=0.0002$ ).

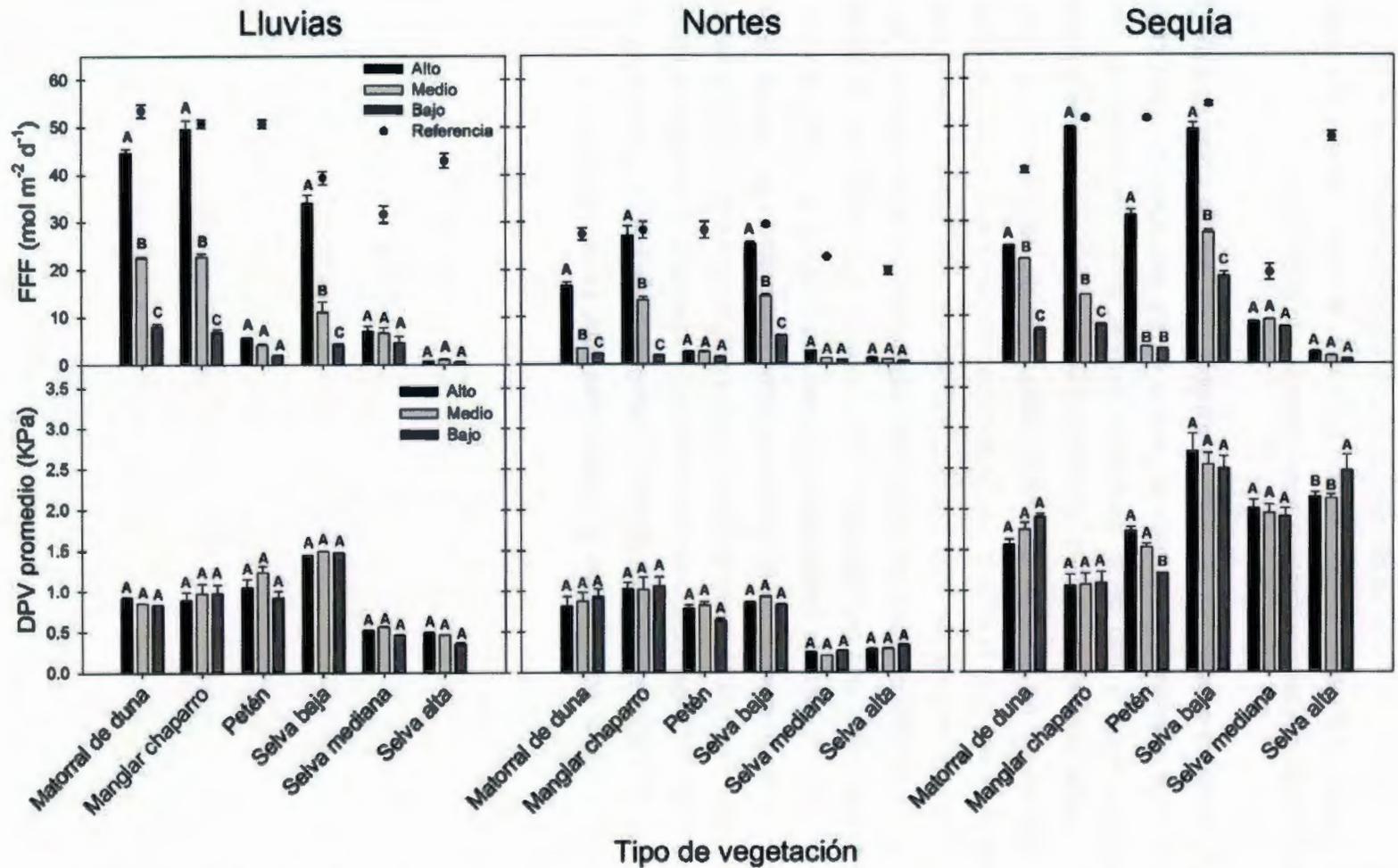


Figura 3.3. Flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) y déficit de presión de vapor de agua promedio (DPV) por estratos en los seis sitios de trabajo, para las tres temporadas del año. Las barras y puntos representan un promedio de tres días de medición  $\pm$  EE. El estadístico compara los estratos entre sí, por temporadas para cada tipo de vegetación. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estratos.

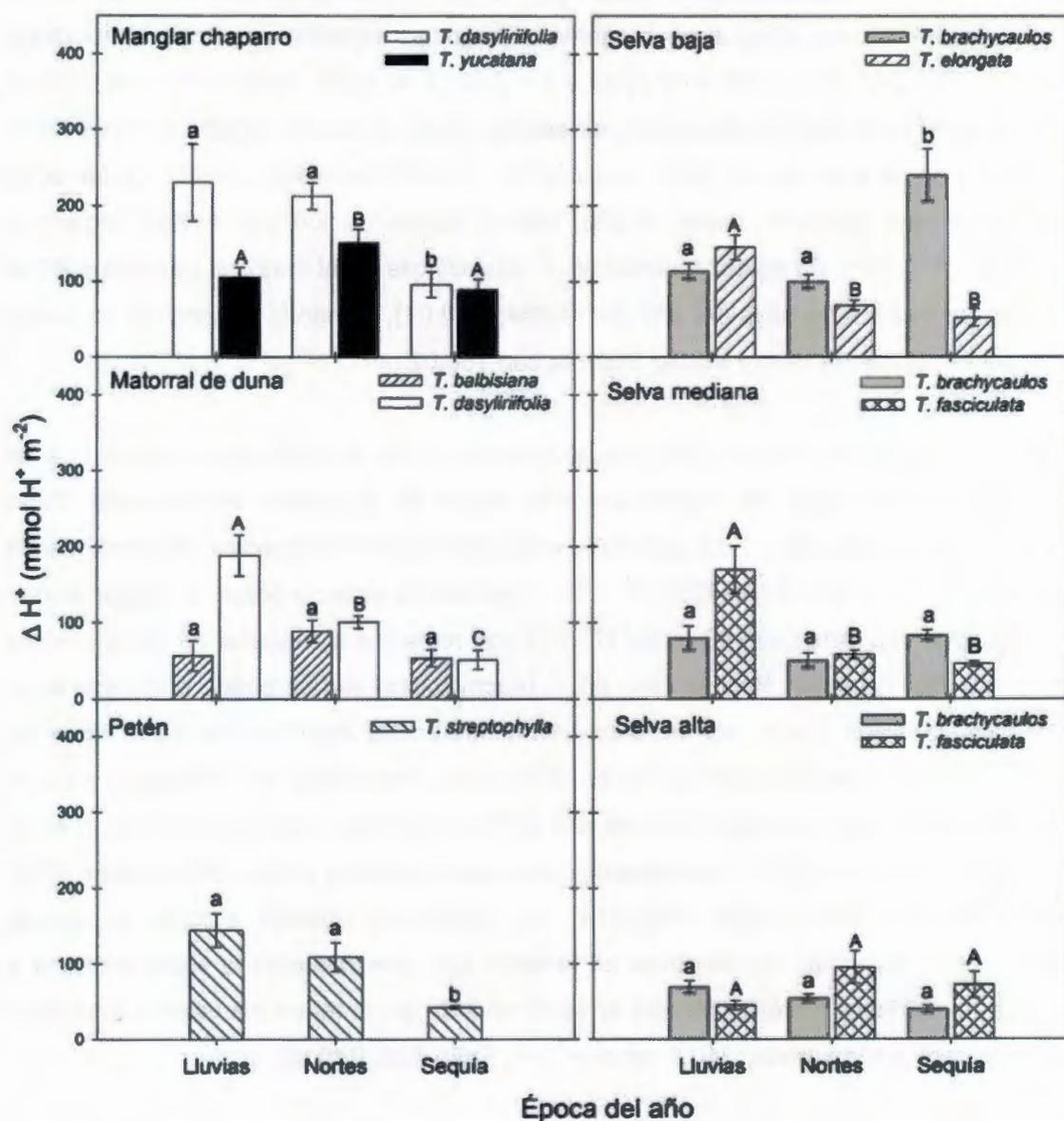
### Acidez titulable

En la mayoría de las especies investigadas en los seis tipos de vegetación, las principales diferencias significativas en la acidez titulable se presentaron en la temporada de sequía con respecto a la de lluvias y nortes (Figura 3.4). Las únicas excepciones fueron *T. balbisiana* (en el matorral de duna costera), *T. brachycaulos* (en la selva mediana) y *T. fasciculata* (en la selva alta) al no presentar diferencias significativas entre temporadas ( $F=1.600$ ;  $P=0.242$ ;  $F=1.7176$ ;  $P=0.2207$  y  $F= 2.39$ ;  $P=0.1330$ , respectivamente). En *T. brachycaulos* (selva baja) la temporada de sequía fue en la que se registró el mayor valor de acidez para la especie con  $240.3 \text{ mmol H}^+ \text{ m}^{-2}$ , y difirió significativamente de las otras temporadas que tuvieron hasta 58.2% menos concentración de ácidos orgánicos ( $F=13.252$ ,  $P=0.001$ ). La acidez titulable en *T. dasyliiriifolia* en el matorral de duna costera difirió en las tres temporadas del año ( $F=14.854$ ;  $P=0.01$ ), siendo la temporada de lluvias en la que se registró la mayor acidez titulable con  $188.02 \text{ mmol H}^+ \text{ m}^{-2}$ .

En general, la acidez titulable más alta se registró en las bromeliáceas epífitas que se encuentran en los tipos de vegetación más secos de la región. Al comparar dicho parámetro entre sitios para *T. dasyliiriifolia*, sólo encontramos diferencias significativas en la temporada de nortes ( $F=24.5056$ ;  $P=0.0011$ ) ya que la especie presentó mayor acidez en el manglar chaparro ( $230.48 \text{ mmol H}^+ \text{ m}^{-2}$ ) con respecto al matorral de duna costera que fue un 18.4% menor. Para el caso de *T. brachycaulos* que se puede encontrar en la selva baja, mediana y alta, no se encontraron diferencias significativas entre tipos de vegetación para la temporada de lluvias ( $F=1.4748$ ;  $P=0.2675$ ), sin embargo, para la temporada de nortes, la acidez fue más alta en los individuos que se muestrearon en la selva baja ( $100.4 \text{ mmol H}^+ \text{ m}^{-2}$ ) con respecto a la selva mediana y alta, de las cuales difirió significativamente ( $F=12.0488$ ;  $P=0.0014$ ). Lo mismo se observó durante la sequía cuando hubo diferencias significativas en la selva baja con respecto la selva mediana y alta (que no difirieron entre sí), ya que en la primera se encontraron los valores más altos de acidez para la temporada ( $240.3 \text{ mmol H}^+ \text{ m}^{-2}$ ;  $F=26.835$ ;  $P<0.05$ ).

Los datos indican una reducción general en la cantidad de ácidos orgánicos en la mayoría de bromeliáceas epífitas con la reducción en la disponibilidad de agua. En el caso de las especies que se encuentran en la selva alta, que cuentan con agua disponible la mayor

parte del año, la sombra producida por el dosel parece ser el factor más limitante para la acumulación de ácidos orgánicos, siendo el tipo de vegetación en el que se encontró el valor de acidez más bajo (*T. brachycaulos*) con 40.16 mmol H<sup>+</sup> m<sup>-2</sup>, seguido de *T. streptophylla* con 43.6 mmol H<sup>+</sup> m<sup>-2</sup> en el Petén, otro tipo de vegetación que proyecta mucha sombra a las especies que ahí se encuentran.



**Figura 3.4.** Valores  $\Delta$  de acidez titulable registrado para las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas de cada tipo de vegetación. Los valores son promedio  $\pm$  EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre temporadas para la misma especie por tipo de vegetación. Letras mayúsculas y minúsculas comparan especies diferentes.

---

**Contenido relativo de agua (CRA)**

El contenido relativo de agua (Figura 3.5) se redujo significativamente en la época de sequía con respecto a la de lluvias y nortes en algunas especies como *T. yucatanana* del manglar chaparro que pasó de 71.5% a 47.1% ( $F=7.892$ ;  $P=0.006$ ); *T. streptophylla* en el Petén que fue de 73.3% a 53.7% ( $F=7.651$ ,  $P=0.007$ ); ambas especies presentes en la selva mediana que redujeron su contenido relativo de agua entre un 23% y 29% ( $F=27.784$ ;  $P<0.05$ ) y las dos especies de la selva alta ( $F=22.702$ ;  $P<0.05$  y  $F=116.72$ ;  $P<0.05$ , para *T. brachycaulos* y *T. fasciculata*, respectivamente) que presentaron 62.9% en la temporada de sequía contra 90.2% y 85.6% registrados en la época de lluvias. *T. elongata* var. *subimbricata* de la selva baja, fue la única especie cuyo contenido relativo de agua difirió significativamente en las tres temporadas del año ( $F=32.251$ ,  $P<0.05$ ), mientras que *T. dasyliiriifolia* del matorral de duna costera y manglar chaparro fue la única especie que no difirió significativamente entre temporadas.

Al realizar comparaciones entre las especies que se encuentran en más de un tipo de vegetación, encontramos que *T. dasyliiriifolia* presentó los valores más altos de contenido relativo de agua durante la temporada de lluvias y nortes en el manglar chaparro ( $F=6.539$ ;  $P=0.0337$  y  $F=9.399$ ;  $P=0.0154$  respectivamente) con respecto al matorral de duna costera. Sin embargo, durante la sequía no se encontraron diferencias significativas entre ambos tipos de vegetación ( $F=2.5491$ ;  $P=0.1490$ ). *T. brachycaulos*, no difirió entre sitios en ninguna de las temporadas ( $F=1.764$ ;  $P=0.2129$ ;  $F=1.628$ ;  $P=0.2368$  y  $F=1.5059$ ;  $P=0.2609$  para lluvias, nortes y sequía, respectivamente) en los tres tipos de vegetación en los que se le puede encontrar. Lo mismo sucedió con *T. fasciculata* en la que no hubo diferencias significativas entre sitios (tipos de vegetación) al compararlos durante cada temporada.

Es de destacar que el contenido relativo de agua en todas las especies se mantuvo alto a lo largo del año, incluso durante la temporada de sequía cuando el valor más bajo se registró en *T. yucatanana* del manglar chaparro (47.1%) y *T. brachycaulos* de la selva mediana (54.2%). En la mayoría de las especies restantes, se mantuvo el promedio por arriba del 60% durante la sequía, época de mayor estrés hídrico y fisiológico en general para las bromeliáceas epífitas. Además, la máxima reducción en el contenido relativo de

agua fue de apenas el 37% en *T. elongata* var. *subimbricata* (selva baja) y 30% en *T. brachycaulos* (selva alta), indicando la existencia de posibles mecanismos fisiológicos para enfrentar exitosamente la reducción en la disponibilidad de agua durante la sequía, como podría ser un ajuste osmótico.

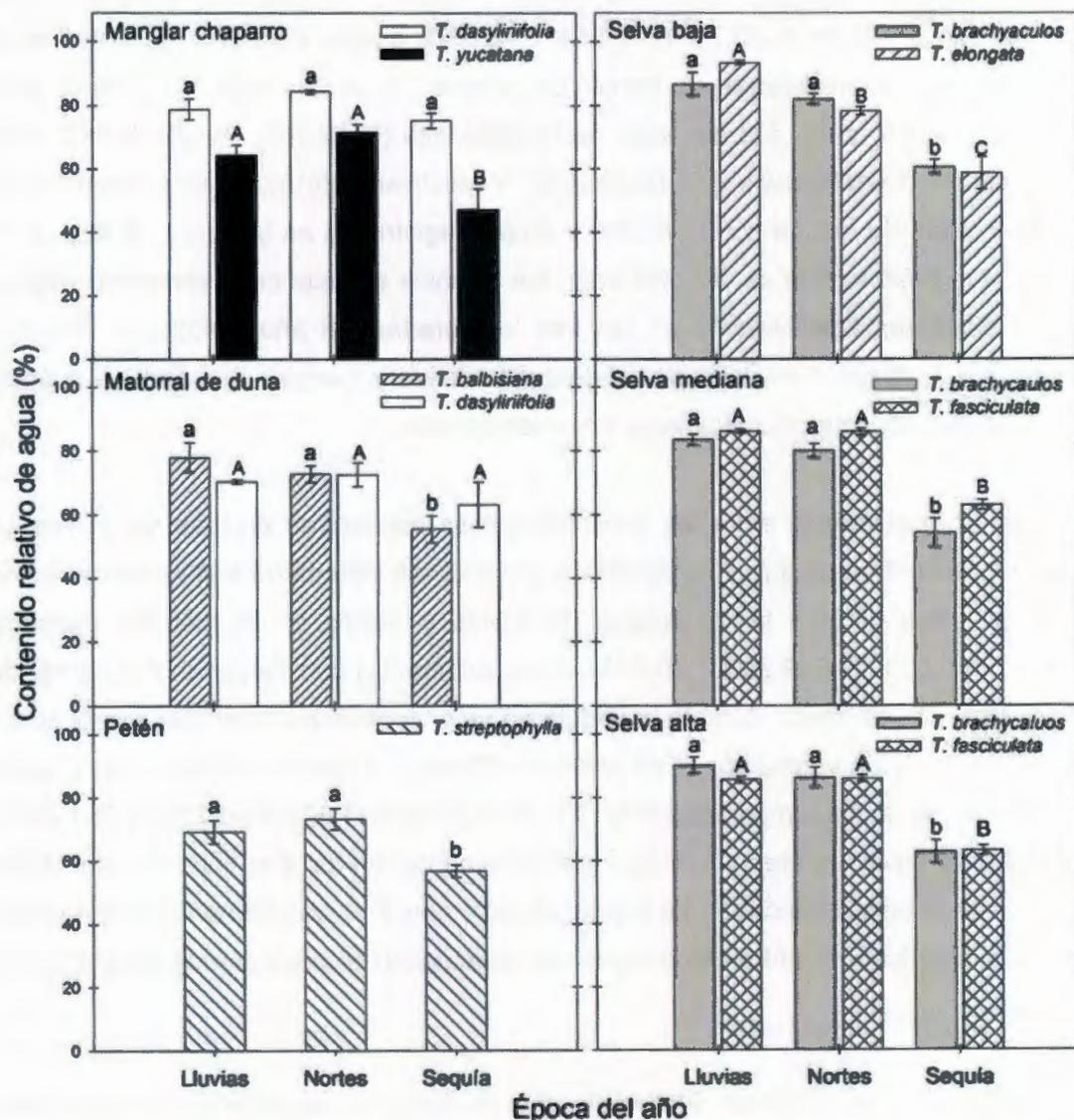


Figura 3.5. Contenido relativo de agua registrado para las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas de cada tipo de vegetación. Los valores son promedio  $\pm$  EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre temporadas por tipo de vegetación. Letras mayúsculas y minúsculas comparan especies diferentes.

---

### Potencial osmótico

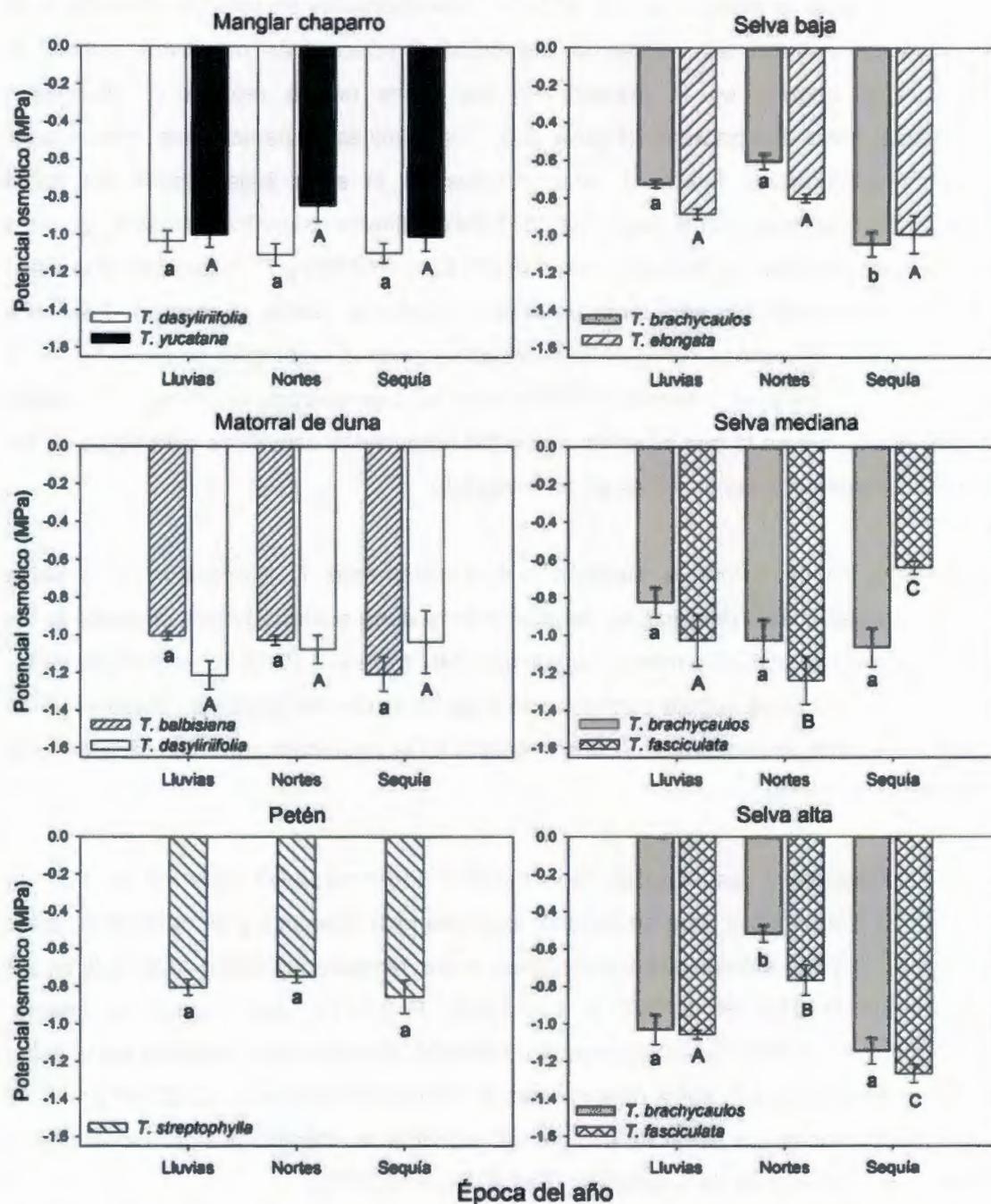
A pesar de que en la mayoría de las especies seleccionadas en los diferentes tipos de vegetación presentaron los valores de potencial osmótico más negativos durante la temporada de sequía, en la mayoría de los casos no se registraron diferencias significativas entre temporadas (Figura 3.6). Las únicas especies que presentaron diferencias significativas fueron *T. brachycaulos* en la selva baja, donde los datos registrados en la temporada seca (-1.05 MPa) difirieron significativamente con los registrados en la época de lluvias y nortes ( $F=25.821$ ;  $P<0.05$ ) y *T. fasciculata* que difirió en las tres temporadas del año, tanto en la selva mediana (donde se registró -1.24 MPa en la temporada de nortes), como en la selva alta (donde el valor más negativo fue en la sequía con -1.27 MPa, el potencial osmótico más bajo encontrado en el trabajo), siendo con esto, la especie en la que se encontraron los potenciales osmóticos más bajos de las siete bromeliáceas epífitas incluidas en este capítulo.

Sin embargo, es de llamar la atención que precisamente *T. fasciculata* de la selva mediana, al igual que *T. dasyliiriifolia* del matorral de duna costera, hayan presentado los valores de potencial osmótico menos negativos (-0.64 MPa y -1.03 MPa, respectivamente) durante la temporada de sequía con respecto a las otras dos temporadas. El valor menos negativo del trabajo se registró en *T. brachycaulos* en la selva baja con -0.61 MPa durante la temporada de nortes.

En lo que respecta a las especies que pueden encontrarse en más de un tipo de vegetación, *T. dasyliiriifolia* que se localiza en el manglar chaparro y el matorral de duna costera, no presentó diferencias significativas entre temporadas entre ambos tipos de vegetación ( $F=0.1010$ ;  $P=0.7587$  y  $F=0.1206$ ;  $P=0.7373$  para nortes y sequía, respectivamente). *T. brachycaulos* presentó potencial osmótico más negativo en la selva mediana con respecto a la selva baja durante la temporada de lluvias (-0.82 MPa y -0.73 MPa, respectivamente), a pesar de ello, no se encontraron diferencias significativas entre individuos de ambos tipos de vegetación ( $F=1.4754$ ;  $P=0.2591$ ).

Durante la temporada de nortes, no existieron diferencias significativas entre los individuos de la selva baja y la selva alta, pero si entre los de la selva baja y la selva

mediana, así como entre los de la selva mediana y la selva alta ( $F=13.9429$ ;  $P=0.0007$ ). No hubo diferencias significativas durante la sequía.



**Figura 3.6.** Potencial osmótico registrado para las especies de bromeliáceas epífitas seleccionadas de cada tipo de vegetación. Los valores son promedio  $\pm$  EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre temporadas por tipo de vegetación. Letras mayúsculas y minúsculas comparan especies diferentes.

## Suculencia

Al igual que con el contenido relativo de agua, los valores de la suculencia se mantuvieron muy similares durante las tres temporadas del año en la mayoría de las especies de bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación incluidos en el trabajo. Las pocas diferencias significativas que se encontraron fueron dadas por una reducción en la suculencia durante la temporada de sequía, periodo en el que se registró la suculencia más baja en todas las especies de estudio (con la única excepción de *T. fasciculata* que presentó el valor más bajo en la temporada de lluvias en la selva alta con  $64.5 \text{ mg/cm}^{-2}$ ; Figura 3.7). El valor de suculencia más bajo del trabajo se registró en *T. elongata* var. *subimbricata*, mientras que el más alto fue encontrado en *T. yucatanana* ( $31.9 \text{ mg/cm}^{-2}$  y  $159.6 \text{ mg/cm}^{-2}$ , respectivamente).

A pesar de que la suculencia disminuyó durante la temporada de sequía, sólo *T. balbisiana* del matorral de duna costera y *T. brachycaulos* en la selva baja y selva alta presentaron diferencias significativas entre la temporada de sequía con respecto a las otras dos ( $F=5.4805$ ;  $P=0.0203$ ;  $F=6.3645$ ;  $P=0.0131$ ;  $F=5.577$ ;  $P=0.030$  para el matorral de duna, selva baja y selva alta respectivamente). *T. dasyliirifolia* presentó la suculencia más alta (entre un 37% y 50%) durante todo el año en el manglar chaparro con respecto a las plantas del matorral de duna costera, por lo que se encontraron diferencias significativas para la temporada de lluvias ( $F=5.3362$ ;  $P=0.4968$ ), nortes ( $F=28.7174$ ;  $P=0.0007$ ) y sequía ( $F=18.2529$ ;  $P=0.0027$ ).

Por otro lado, *T. brachycaulos* no presentó diferencias significativas durante el año en los tres tipos de vegetación en los que pudo ser monitoreada (selva baja, mediana y alta), manteniendo valores de suculencia similares: entre  $65.9 \text{ mg/cm}^{-2}$  y  $83.6 \text{ mg/cm}^{-2}$  en lluvias,  $52.3 \text{ mg/cm}^{-2}$  y  $65.7 \text{ mg/cm}^{-2}$  en nortes y  $46.4 \text{ mg/cm}^{-2}$  y  $56.8 \text{ mg/cm}^{-2}$  en sequía ( $F=2.3494$ ;  $P=0.1377$ ;  $F=3.6472$ ;  $P=0.0578$  y  $F=1.3392$ ;  $P=0.2985$  para la temporada de lluvias, nortes y sequía, respectivamente).

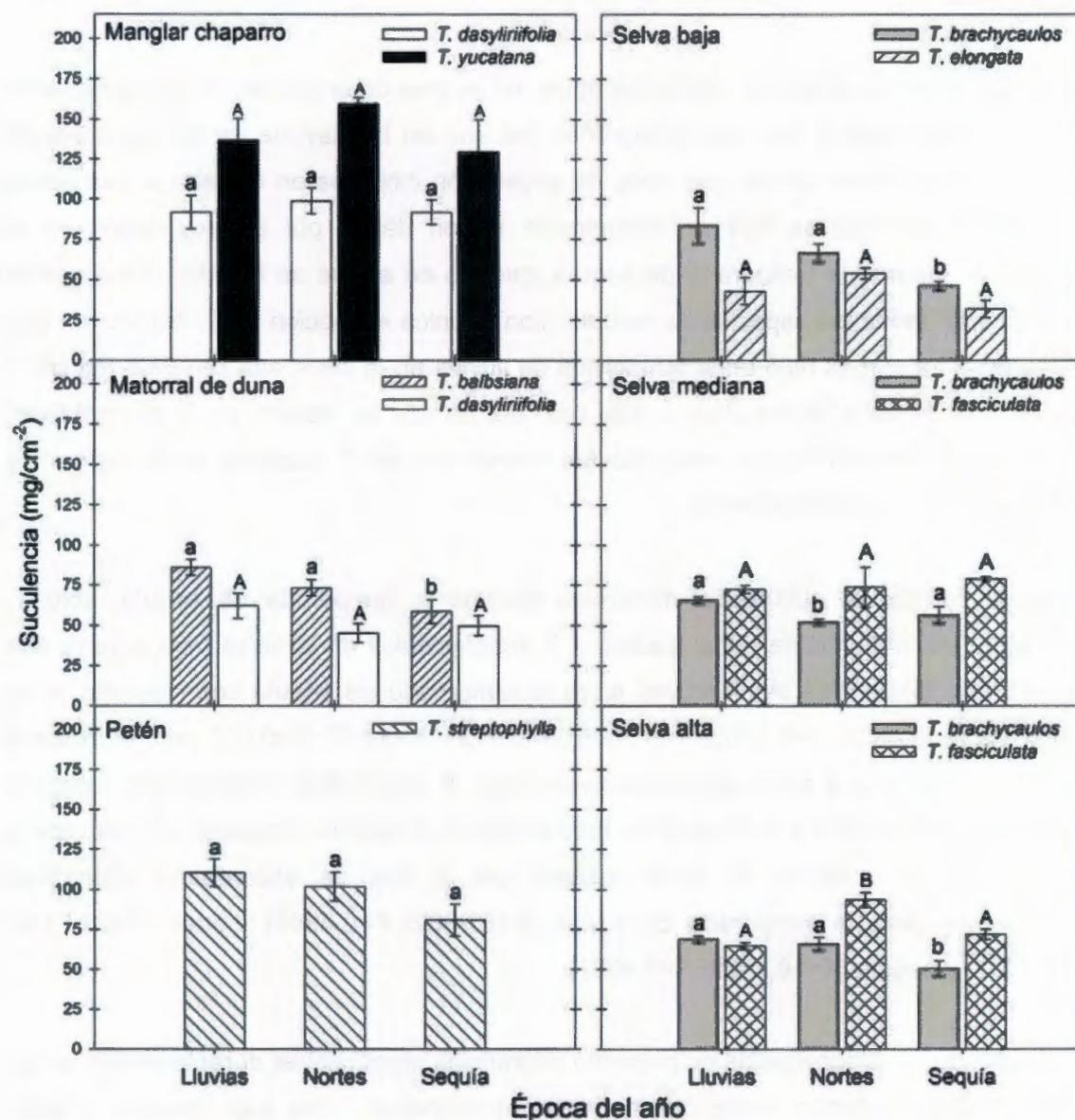
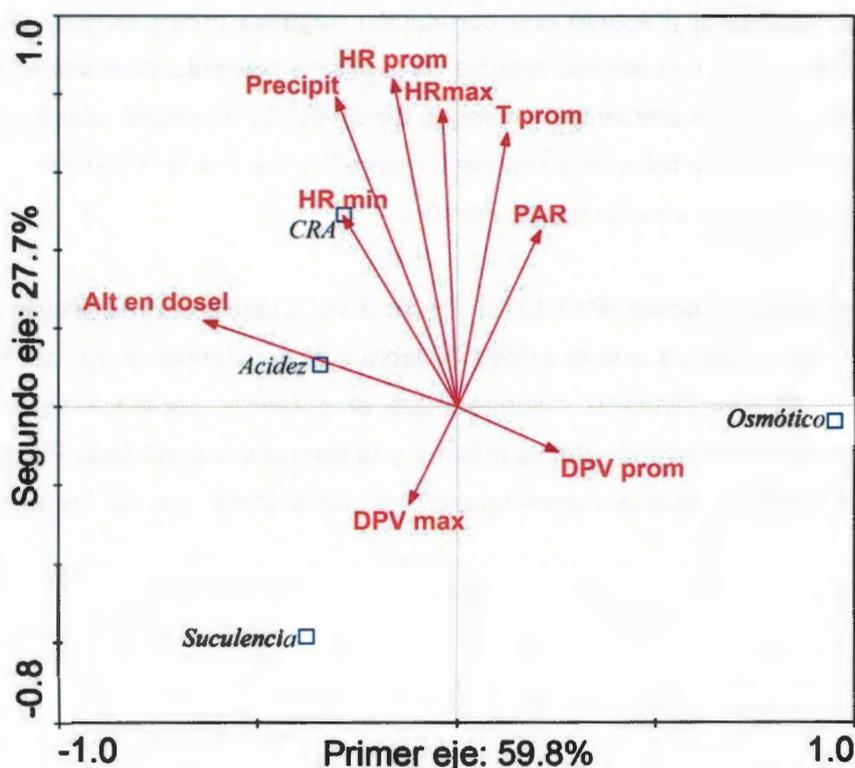


Figura 3.7. Suculencia registrada para las especies seleccionadas de cada sitio de estudio. Los valores son promedio  $\pm$  EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre temporadas por tipo de vegetación. Letras mayúsculas y minúsculas comparan especies diferentes.

### Análisis Canónico de Correspondencias (CCA)

A pesar de que el CCA para la temporada de lluvias (Figura 3.8; Cuadro 3.2) no dio valores significativos, ya que arrojó una  $P=0.4513$ , la proyección en los ejes 1 y 2 mostró que en el primero la acidez en las plantas se correlaciona positivamente y principalmente con la altura del dosel. Por su parte, el contenido relativo de agua se correlaciona positivamente con la humedad relativa mínima y la precipitación, la succulencia se correlaciona negativamente pero no significativamente con el DPV máximo. Finalmente, el potencial osmótico se correlacionó negativamente con el DPV promedio. Factores ambientales como el PAR, HR mínima, DPV mínimo, temperatura máxima y mínima, tuvieron poco efecto sobre las variables fisiológicas medidas durante la temporada de lluvias.



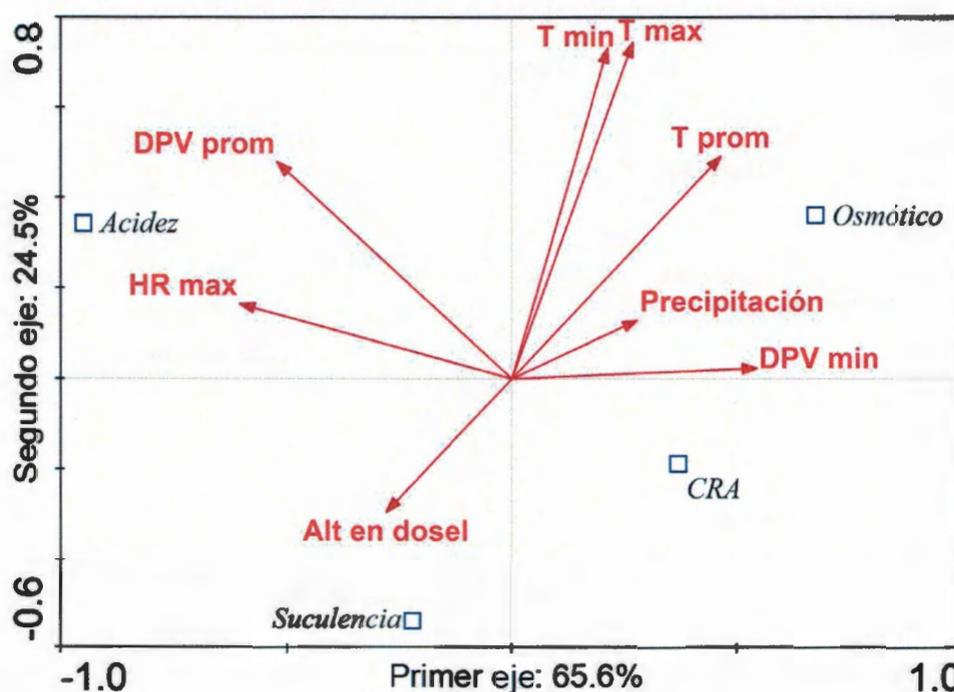
**Figura 3.8.** Gráfica de los dos primeros ejes del CCA correspondiente a la temporada de lluvias. Abreviaturas utilizadas: Alt en dosel.- altura en el dosel a la cual se encontró cada especie de bromeliácea epífita; DPV max, prom.- déficit de presión de vapor de agua máximo y promedio; HR max, min, prom.- humedad relativa máxima, mínima y promedio; Precipit.- Precipitación media anual; T prom.- temperatura promedio.

**Cuadro 3.2.** Eigenvalores, correlación fisiología - ambiente y porcentaje de la varianza explicada por la relación fisiología ambiente en los tres primeros ejes del CCA para la temporada de lluvias.

Eje	Eigenvalores	Correlación fisiología-ambiente	% acumulado de la varianza explicada por la relación fisiología-ambiente
1	0.138	0.954	59.8
2	0.064	0.817	87.5
3	0.029	0.399	100

En lo que respecta a la temporada de nortes ( $P=0.1567$ ; Figura 3.9; Cuadro 3.3), el CCA mostró que la acidez presentó una correlación positiva con la humedad relativa máxima y DPV promedio, mientras que el potencial osmótico se correlacionó con la temperatura promedio. La succulencia presentó una correlación negativa principalmente con la altura del dosel. Finalmente, el contenido relativo de agua no presentó correlación con ningún factor climático. Factores ambientales como la luz (PAR), la humedad relativa mínima y el DPV máximo parecen no tener una correlación significativa con la variación fisiológica de las bromeliáceas epífitas en esta época del año.

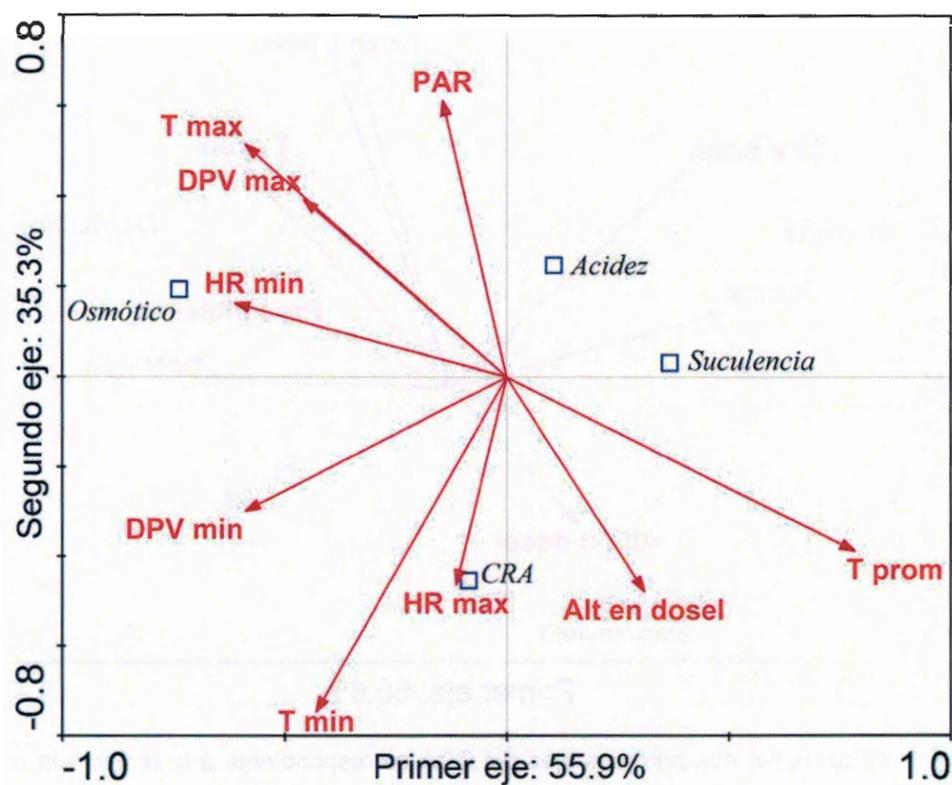
Para la temporada de sequía ( $P=0.1378$ ; Figura 3.10; Cuadro 3.4), la proyección en los ejes 1 y 2 mostró destaca que la acidez titulable y la succulencia no se correlacionaron con ningún parámetro climático, mientras que el potencial osmótico se correlacionó positivamente con la humedad relativa mínima y la temperatura máxima. Por su parte, el contenido relativo de agua se correlacionó negativamente con la humedad relativa máxima.



**Figura 3.9.** Gráfica de los dos primeros ejes del CCA correspondiente a la temporada de nortes. Abreviaturas utilizadas: Alt en dosel.- altura en el dosel a la cual se encontró cada especie de bromeliácea epífita; DPV min, prom.- déficit de presión de vapor de agua mínima y promedio; HR max.- humedad relativa máxima; T prom, max, min.- temperatura máxima, mínima y promedio.

**Cuadro 3.3.** Eigenvalores, correlación fisiología - ambiente y porcentaje de la varianza explicada por la relación fisiología ambiente en los tres primeros ejes del CCA para la temporada de nortes.

Eje	Eigenvalores	Correlación fisiología-ambiente	% acumulado de la varianza explicada por la relación fisiología-ambiente
1	0.099	0.849	65.6
2	0.037	0.565	90
3	0.015	0.628	100



**Figura 3.10.** Gráfica de los dos primeros ejes del CCA correspondiente a la temporada de sequía. Abreviaturas utilizadas: Alt en dosel.- altura en el dosel a la cual se encontró cada especie de bromeliácea epífita; DPV min, prom.- déficit de presión de vapor de agua mínima y promedio; HR max.- humedad relativa máxima; T prom, max, min.- temperatura máxima, mínima y promedio.

**Cuadro 3.4.** Eigenvalores, correlación fisiología - ambiente y porcentaje de la varianza explicada por la relación fisiología ambiente en los tres primeros ejes del CCA para la temporada de sequía.

Eje	Eigenvalores	Correlación fisiología-ambiente	% acumulado de la varianza explicada por la relación fisiología-ambiente
1	0.125	0.820	55.9
2	0.079	0.946	91.2
3	0.020	0.616	100

---

### Índice de plasticidad

El índice de plasticidad (RDPI por sus siglas en inglés) se calcula en una escala que va de cero (nada de plasticidad) a uno (alta plasticidad). Los resultados en el cálculo de este índice para cada variable fisiológica medida, por especie y por tipo de vegetación (Figura 3.11), mostraron que la plasticidad fisiológica fue baja en todos los casos, teniendo en cuenta la escala del índice, siendo la acidez titulable la variable fisiológica más plástica (alcanzando valores hasta de 0.6), mientras que el potencial osmótico presentó la menor plasticidad con valores máximos de 0.25. Dentro de estos resultados, la plasticidad más alta en la acidez titulable, se encontró particularmente en *T. dasyliiriifolia* (matorral de duna costera) y *T. brachycaulos* (selva baja). Cabe recalcar que los tipos de vegetación donde se distribuyen estas especies de bromeliáceas epífitas se encuentran dentro de la región más seca de la Península de Yucatán.

En particular, la plasticidad más baja se registró en el potencial osmótico en especies de bromeliáceas distribuidas en el matorral de duna costera, manglar chaparro y Petén, así como en el contenido relativo de agua de *T. dasyliiriifolia* (ambos sitios donde se encuentra) y *T. fasciculata* (selva mediana); de igual forma, la plasticidad en la succulencia fue baja en ésta última especie tanto en la selva mediana como selva alta.

Tomando en cuenta los datos mencionados anteriormente, se calculó el índice de plasticidad global para cada especie de bromeliácea epífita incluidos en este capítulo del trabajo (Figura 3.12). Esta información muestra que la plasticidad de las siete especies fue baja. La mayor plasticidad se encontró en *T. balbisiana* (0.29), seguida de *T. streptophylla* (0.22), *T. brachycaulos* y *T. elongata* var. *subimbricata* (0.21 en ambos casos). La especie que presentó la menor plasticidad fisiológica fue *T. yucatanana* (0.16).

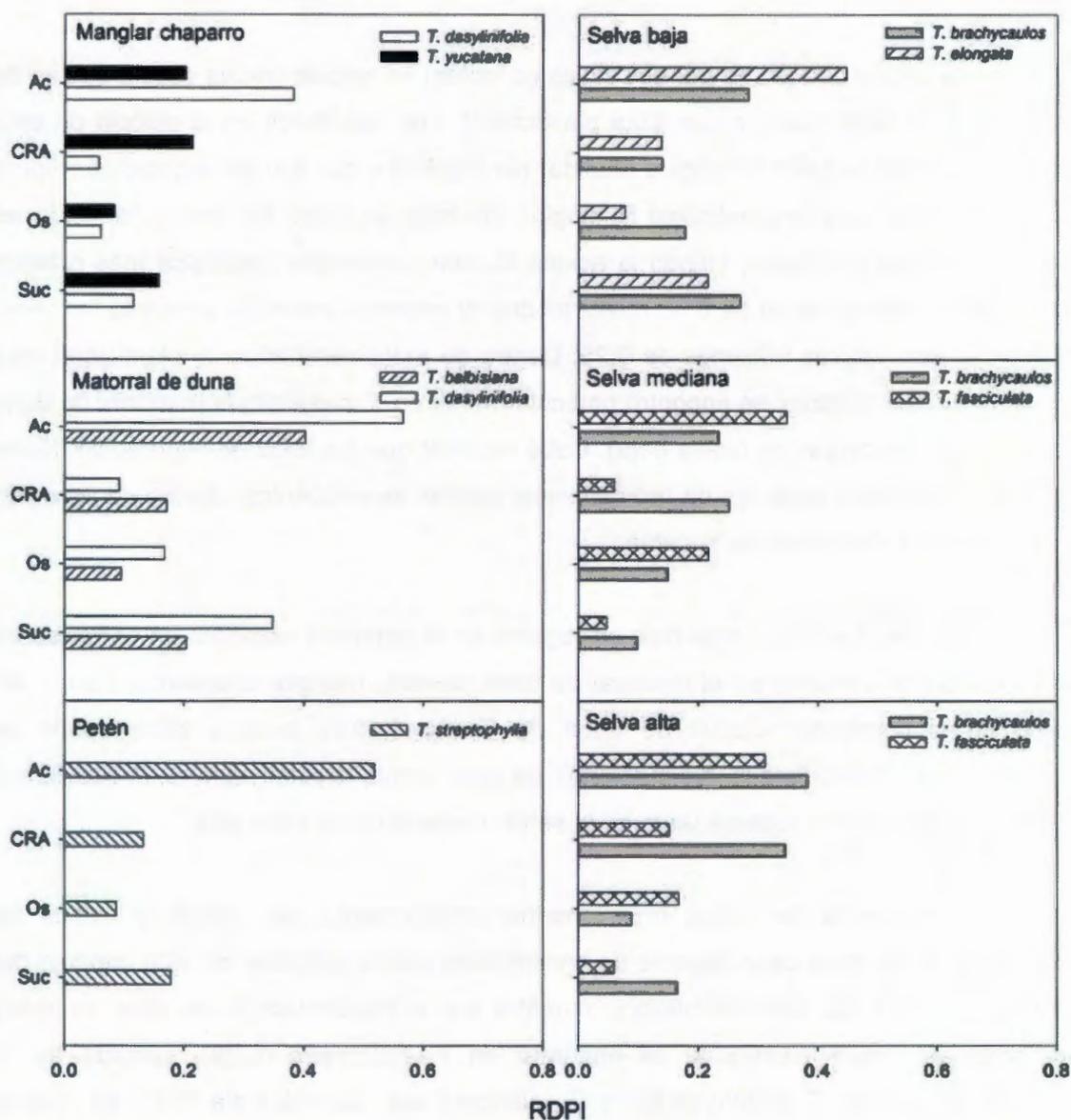
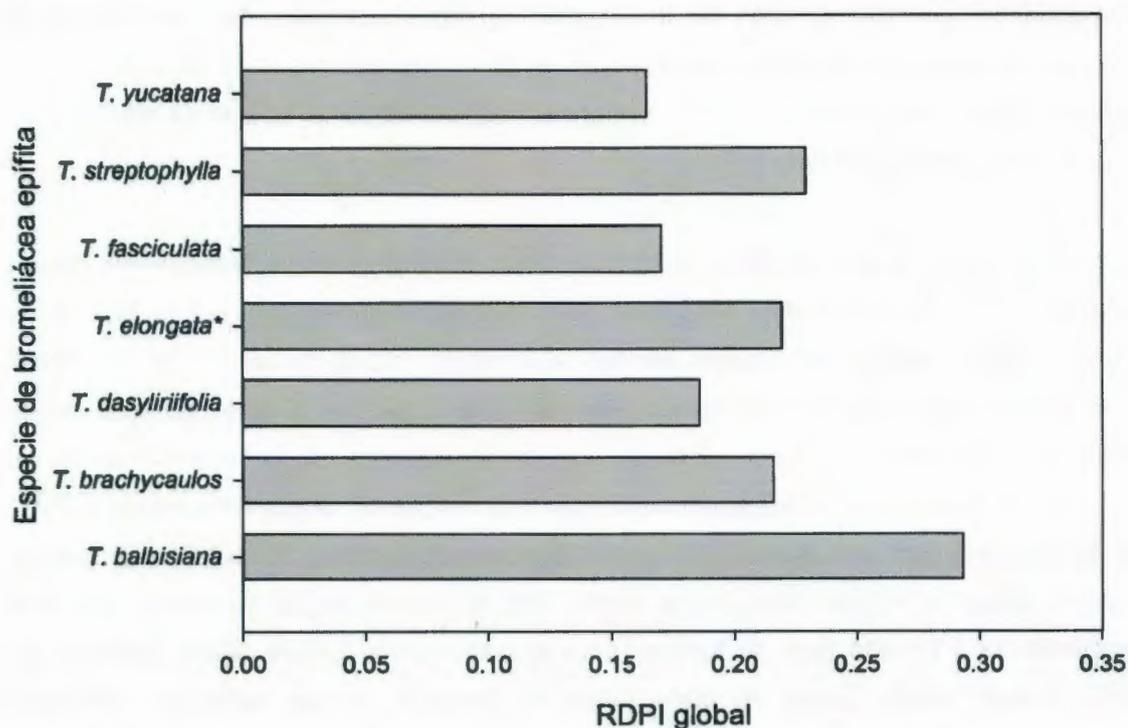


Figura 3.11. Índice de plasticidad de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) para todas las variables fisiológicas medidas en bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación. Variables: acidez titulable (Ac); contenido relativo de agua (CRA); potencial osmótico (Os) y suculencia (Suc).



**Figura 3.12.** Índice de plasticidad global de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) para las siete especies de bromeliáceas epífitas incluidas en este capítulo del trabajo. \* *Tillandsia elongata* var. *subimbricata*.

## DISCUSIÓN

### Efecto de la variabilidad ambiental sobre la fisiología de las bromeliáceas epífitas

Los resultados obtenidos en la caracterización microclimática permiten establecer que las especies seleccionadas de bromeliáceas epífitas en cada tipo de vegetación, están sometidas a variaciones estacionales importantes de radiación, DPV y disponibilidad de agua, las cuales difirieron, no solo entre temporadas del año, sino también entre tipos de vegetación. Por tanto, las especies que presentan una distribución amplia dentro de la Península se enfrentan a condiciones microambientales muy contrastantes. Como se esperaba, las condiciones microclimáticas más extremas para las bromeliáceas epífitas registradas en este trabajo fueron durante la temporada de sequía, sobre todo en cuanto a la demanda evaporativa que ejerce la atmósfera sobre las plantas durante el intercambio de gases. Apoyando a una de las hipótesis, esto se observó marcadamente

en vegetación como el matorral de duna costera y selva baja caducifolia, que fueron en los que se registraron la mayor variación en el DPV y los valores más altos de flujo de fotones para la fotosíntesis al interior del dosel, respectivamente, lo que se reflejó en el estado hídrico de las plantas.

Lo anterior está relacionado con la pérdida de hojas de la mayoría de especies de árboles durante la sequía, lo que deja expuestas a las bromeliáceas epífitas, sobre todo entre marzo y mayo cuando los árboles pierden sus hojas (Valdez-Hernández *et al.*, 2010). Esto sucede sobre todo en el estrato alto del dosel, que fue el que presentó mayor variación inter-estacional, tal y como se esperaba. Además de lo anterior, existe un aumento de temperatura y reducción en la humedad ambiental, lo que incrementa el DPV. Se ha documentado, por ejemplo, que durante la sequía algunas fases del ciclo CAM se pueden reducir o incluso desaparecer, sobre todo porque la sequía se asocia con altas temperaturas y un alto flujo de fotones para la fotosíntesis (Lüttge, 2004; Dood *et al.*, 2002; Nobel, 1988). Como se pudo observar, cambios en las variables climáticas, afectaron de manera negativa a la mayoría de variables fisiológicas evaluadas, en las siete especies de bromeliáceas epífitas de los diferentes tipos de vegetación incluidos en este trabajo.

El contenido de ácidos orgánicos en tejido foliar que reflejan la asimilación de CO<sub>2</sub> (Osmond *et al.*, 1994; Nobel, 1991; Osmond, 1987), presentó diferencias entre temporadas para la mayoría de las bromeliáceas en los seis tipos de vegetación. La falta de agua, el alto déficit de presión de vapor de agua y la alta incidencia lumínica durante la sequía son factores que provocan una reducción en la acidez titulable (Andrade *et al.*, 2009; Cervera *et al.*, 2007). Cuando las plantas se someten a estrés hídrico, los estomas tienden a cerrarse; lo mismo sucede con el incremento del DPV que provoca un decremento en la conductancia estomática (Lambers *et al.*, 1998). Este cierre estomático se reflejó en una menor fijación de CO<sub>2</sub> y, por tanto, en una menor acidez titulable durante la estación más seca del año, comparada con las otras dos. Otras especies de plantas CAM tienen una alta sensibilidad a la disponibilidad de agua, por ejemplo, muestran también un incremento en la acidez titulable cuando se encuentran bien hidratadas, y un decremento cuando se encuentran bajo condiciones de sequía (Andrade *et al.* 2009; 2007).

Los resultados obtenidos son similares a los reportados en otros trabajos, por ejemplo, González Salvatierra (2009) reporta valores de acidez titulable para *T. brachycaulos* en la selva baja de alrededor de 100 mmol H<sup>+</sup>m<sup>-2</sup> durante la temporada de lluvias, muy parecido a los 110 mmol H<sup>+</sup>m<sup>-2</sup> encontrados en este trabajo; por su parte, Ricalde *et al.* (2010) reportan valores de acidez más bajos que los encontrados para *T. dasyliriifolia* en el matorral de duna costera de San Benito. Sin embargo, esta diferencia puede deberse a que los autores del trabajo citado incluyeron plantas de la especie antes mencionada creciendo en el suelo (donde las condiciones microclimáticas de luz, humedad y temperatura seguramente son diferentes a las de las epífitas), mientras que en el presente estudio se utilizaron únicamente plantas epífitas. Tanto González Salvatierra (2009) como Ricalde *et al.* (2010), también encuentran diferencias significativas entre la temporada de lluvias y la sequía, realzando la alta sensibilidad de las bromeliáceas a la disponibilidad de agua.

La acidez titulable más alta se registró en especies de bromeliáceas epífitas distribuidas en el tipo de vegetación más seco de la región, mientras que la más baja se encontró en especies de la selva alta (el tipo de vegetación más húmedo de la Península de Yucatán), lo que sugiere que mientras mayor es el agua disponible, la acidez disminuye, algo aparentemente contradictorio a pesar de ser plantas CAM estrictas (como lo demuestran los datos de  $\delta^{13}\text{C}$  que se presentan en el siguiente capítulo). Sin embargo, esta respuesta a la disponibilidad de agua se relaciona con la cantidad de flujo de fotones para la fotosíntesis que reciben las bromeliáceas epífitas en cada tipo de vegetación. Ricalde *et al.* (2010), sugieren que en sitios secos, las plantas creciendo a baja intensidad lumínica presentan altas tasas de ganancia de carbono (reflejado en una alta acidez titulable), mientras que en sitios más húmedos, las plantas creciendo bajo condiciones de alta luminosidad son las que presentan una mayor asimilación de carbono, es decir que cuando la disponibilidad de agua se incrementa, las plantas son capaces de aumentar la acidez foliar bajo condiciones de alta luminosidad.

El contenido relativo de agua (CRA) varió de manera similar a la acidez titulable en todas las especies evaluadas, ya que, salvo dos excepciones, el CRA fue significativamente menor en la temporada de sequía con respecto a la de lluvias y nortes. Esto indica que las plantas responden marcadamente a la falta de agua, en este caso producto de la

estacionalidad, desde los sitios más secos (manglar chaparro y matorral de duna costera) hasta los más húmedos (selva mediana y alta). Las dos excepciones mencionadas fueron *T. dasyliriifolia* en el matorral de duna costera y *T. elongata* var. *subimbricata* en la selva baja. En el caso de la primera especie, a pesar de que fue la única que difirió significativamente en las tres temporadas del año en cuanto a la acidez titulable, en el caso del contenido relativo de agua fue la única que no presentó dichas diferencias entre temporadas, debido a que, probablemente, la planta redujo el tiempo de apertura estomática en respuesta a la falta de agua, como una medida para economizar el recurso, y como consecuencia, mantuvo el CRA pero redujo la acidez.

Contrario a la acidez, el mayor contenido relativo de agua se encontró en especies de bromeliáceas epífitas distribuidas en los tipos de vegetación más húmedos de la región. Aunque si bien la diferencia no fue muy grande en la mayoría de los casos, se puede suponer que las bromeliáceas epífitas que se encuentran en la selva alta pierden poca agua durante el intercambio de gases, ya que el DPV en este tipo de vegetación es mucho menor que en otros como el matorral de duna costera o la selva baja caducifolia, en donde la demanda evaporativa es alta. La consecuencia de un DPV elevado es que las plantas pierden gran cantidad de agua durante el intercambio de gases. Esta inevitable pérdida durante la apertura estomática, puede conducir a un decremento en el CRA si no hay agua suficiente para reponer la cantidad de agua perdida por transpiración (Lambers *et al.*, 1998).

La alta humedad relativa durante el intercambio nocturno de gases (fotosíntesis CAM), ayuda a las bromeliáceas epífitas a mantener un contenido de agua elevado por largos periodos a través de la época de sequía; la formación frecuente de neblina y/o rocío que se condensa en las hojas de estas plantas puede ser también una fuente importante de agua que ayuda a su mantenimiento (Reyes-García y Griffiths, 2009). Además, la traslocación de agua entre órganos puede ser otro mecanismo importante para mantener casi constante el contenido de agua en las hojas, incluso durante periodos de sequía, mientras existe una fluctuación substancial en el contenido de agua de otras estructuras de la planta (Zotz y Hietz, 2001). Ambos factores, pueden contribuir también a que el potencial osmótico se mantuviera relativamente constante a pesar de la variación en las condiciones ambientales producto de la estacionalidad, como lo demuestra el que sólo un

---

par de especies (*T. brachycaulos* y *T. fasciculata*) presentaron diferencias significativas durante la temporada de sequía.

Lüttge (1986, 1987) así como Smith y Lüttge (1985) sugieren que el decremento del potencial osmótico foliar en bromeliáceas es resultado de la acumulación nocturna de malato, lo que podría llevar a un decremento en el potencial hídrico total (más negativo), proveyendo a éstas plantas una gran capacidad de absorción de agua, la cual se mueve de un potencial hídrico más alto hacia uno más bajo. Además, el periodo de mayor concentración de ácidos orgánicos en el tejido foliar, coincide con el periodo de mayor formación de rocío (común antes del amanecer en la mayoría de los hábitos epífitos), por lo que la propuesta de los autores antes mencionados podría representar un beneficio adicional de la fotosíntesis CAM. Esto es, que el fenómeno antes mencionado, permitiría a las bromeliáceas recuperar parte del agua perdida durante el intercambio de gases, al aprovechar el rocío matutino que se incorpora tanto por los tricomas como por los estomas (Reyes-García *et al.* 2008; Kidron 2005; Alessio *et al.* 2004; Smith y Lüttge, 1985).

A pesar de no encontrar diferencias significativas, con las únicas excepciones mencionadas anteriormente, fue en la temporada de sequía cuando se presentaron los valores de potencial osmótico más negativos, que coincidieron con los valores de acidez más altos. Ante la falta de agua disponible, las bromeliáceas realizaron un ajuste osmótico para mantener el potencial lo más estable posible durante el año, lo que les permitiría seguir realizando fotosíntesis bajo condiciones de disponibilidad de agua muy limitada, tal y como se observó en especies como *T. dasyliiriifolia* (Figura A.1 y A.2 del Apéndice 1). Martin (1994) reporta que tanto el potencial hídrico como el osmótico de las bromeliáceas rara vez alcanzan valores por debajo de -1.0 MPa. Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con el dato anterior, pues la mayoría de las especies presentaron valores entre -0.5 MPa y -1.1 MPa.

Igual que con el potencial osmótico, y salvo dos excepciones (*T. balbisiana* en el matorral de duna costera y *T. brachycaulos* en la selva baja), todas las especies evaluadas mantuvieron valores similares de succulencia a lo largo del año, incluso durante la sequía cuando se encontraron los valores de succulencia más bajos. Esta tendencia de

regularidad en los valores de la succulencia a lo largo del año, coincide con lo encontrado por Andrade (2003) para *T. elongata* var. *subimbricata* y *T. brachycaulos* en la selva baja caducifolia, aunque en este trabajo, dichas especies difirieron significativamente durante la temporada de sequía, lo que no sucedió en el presente estudio.

La necesidad de acumular agua por parte de las bromeliáceas epífitas varía según la especie y el tipo de vegetación que habitan, y por tanto, según la cantidad de agua disponible en cada sitio (desde los más secos hasta los más húmedos). Las plantas que se encuentran en los sitios más húmedos tienen menos necesidad de acumular agua en el tejido foliar debido a que tienen agua disponible en diferentes formas (lluvia, neblina y/o rocío) la mayor parte del año, por lo que presentan una succulencia menor.

El análisis canónico de correlación arrojó resultados contrastantes en cuanto a los factores ambientales que influyen sobre el desempeño fisiológico de las bromeliáceas epífitas ante la variación inter-estacional. Mientras en la temporada de lluvias la precipitación y humedad relativa máxima juegan un papel importante sobre la variación fisiológica de las bromeliáceas epífitas, en la temporada de nortes son la temperatura y déficit de presión de vapor de agua los factores que más influyen la fisiología de las bromeliáceas epífitas. En contraste, durante la sequía, además de la temperatura y DPV máximo, la radiación solar incidente juega un papel importante en el funcionamiento de las plantas para ser que en la temporada de sequía es el déficit de presión de vapor de agua máximo el factor más estresante para las plantas, probablemente debido a que, además de los ya de por sí soleados matorral de duna costera y manglar chaparro, los arboles en otros tipos de vegetación como la selva baja caducifolia y mediana sub-caducifolia pierden sus hojas durante esta época del año, dejando más expuestas a las bromeliáceas epífitas.

Sin embargo, durante las tres temporadas del año, la humedad relativa y déficit de presión de vapor de agua son importantes para el desempeño fisiológico de las bromeliáceas. Se ha documentado (Reyes-García *et al.* 2012; Graham & Andrade 2004; Andrade, 2003; Lüttge, 1989) que la disponibilidad de agua en forma de neblina y rocío, son fundamentales para la supervivencia de las epífitas, por lo que si la humedad relativa mínima disminuye, la formación de neblina y rocío también lo hará, reduciendo la

---

disponibilidad de agua para las bromeliáceas epífitas.

Esta idea se sustenta al observar principalmente la reducción en la acidez titulable y contenido relativo de agua, mientras el potencial osmótico se mantiene similar, durante la sequía a los valores observados en lluvias y nortes, como una medida para tratar de mantener el estado hídrico de las plantas mediante un ajuste osmótico (como el observado en *T. dasyliiriifolia* en el manglar chaparro y matorral de duna costera).

Estos resultados apoyan la hipótesis sugerida en otros trabajos, de que la disponibilidad de agua es el factor primordial que determina la distribución (tanto vertical como horizontal) de las bromeliáceas epífitas (Reyes-García *et al.*, 2012; Graham & Andrade 2004; Griffiths & Maxwell 1999). Nuestros resultados sugieren también que otros factores como la luz, juegan un papel directo menos importante sobre el funcionamiento fisiológico de las bromeliáceas epífitas independientemente de la temporada del año. Esto explica que la mayoría de las especies de bosques tropicales, al menos de la Península de Yucatán, se distribuyan en los estratos medio y bajo del dosel (Capítulo II) donde están protegidas de la luz solar directa por la sombra del dosel, además de encontrar mayor estabilidad en otros factores microclimáticos como el déficit de presión de vapor de agua y la humedad relativa.

#### **Diferencias en la estrategia fisiológica ante la variación ambiental**

Si bien las siete especies de bromeliáceas epífitas incluidas en este capítulo presentaron un patrón general de comportamiento fisiológico similar ante la variación ambiental, la forma de afrontar el estrés fue distinta. En este sentido, son de destacar los contrastes en la variabilidad de respuestas entre especies que se pueden encontrar en algunos tipos de vegetación. Por ejemplo, *T. balbisiana* y *T. dasyliiriifolia* en el matorral de duna costera; éstas dos especies afrontan de manera muy distinta la variación en la disponibilidad de agua durante el año. Mientras la acidez en *T. balbisiana* fue relativamente constante en las tres temporadas del año, *T. dasyliiriifolia* presentó una alta fluctuación.

Esto puede relacionarse con las formas de crecimiento de ambas especies, ya que *T. balbisiana* es una especie atmosférica mientras que *T. dasyliiriifolia* es una especie tanque, siendo ésta última más sensible a la falta de agua (requiere mayor cantidad) que

la especie atmosférica (puede aprovechar muy bien la humedad relativa alta); además, se ha reportado que las bromeliáceas atmosféricas presentan una menor tasa de transpiración que les permite mantener los estomas abiertos más tiempo sin desecarse, mientras que las tanque presentan un cierre estomático más rápido que las primeras en respuesta a la falta de agua; al tener los estomas abiertos menos tiempo, las bromeliáceas tanque asimilan menor cantidad de CO<sub>2</sub> durante la sequía, aunque pueden compensar (mediante un incremento en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>) durante la temporada de lluvias (Reyes-García *et al.* 2012; Graham y Andrade, 2004; Zotz y Andrade, 1998; Adams y Martin, 1986).

Una planta tipo tanque presenta un área foliar relativamente grande para captar cierta cantidad de agua en forma de neblina o rocío, mientras que una planta atmosférica, por lo general, posee gran número de hojas angostas densamente cubiertas de tricomas especializados en la absorción de agua y nutrimentos (Martorell y Ezcurra, 2007; Benzing, 2000). Las hojas pequeñas de las atmosféricas tienen la ventaja de presentar una menor área expuesta para la transpiración, lo que puede conferir cierta ventaja a la especie atmosférica de la duna costera sobre la especie tanque (mencionadas anteriormente) para enfrentar la variación en la disponibilidad de agua, producto de la estacionalidad.

El contenido de agua en las hojas de las bromeliáceas epífitas puede presentar grandes fluctuaciones en algunas especies (Martin, 1994). Para el caso de *T. elongata* var. *subimbricata*, estas diferencias pueden estar relacionadas con la forma de vida de la planta (tipo tanque) ya que necesita al menos 1.8 mm de lluvia para rellenar ésta estructura (Andrade 2003). Por tanto, esta especie es más sensible que otras a la baja disponibilidad de agua si se compara con otra especie tanque, como *T. dasyliriifolia* que tiene mayor succulencia y podría tener mejor control estomático.

Se ha reportado que *T. elongata* var. *subimbricata* puede tolerar pérdidas de hasta el 62% del agua presente en el tejido foliar (el 100% es tejido a turgencia total) y recuperarse hasta un CRA del 90%, mientras que otras especies como *T. brachycaulos* puede perder hasta el 48% (Andrade, 2003). Sin embargo, en este trabajo encontramos una reducción de apenas el 37% del CRA en *T. elongata* var. *subimbricata* entre la temporada de lluvias, que presentó el valor más alto (96%), y la sequía donde se registró el valor más bajo

(59%), mostrando una fuerte adaptación de la especie a la estacionalidad de la región donde habita.

Por otro lado, y fuertemente relacionado con puntos anteriores, únicamente el potencial osmótico de *T. brachycaulos* (selva baja) y *T. fasciculata* (selva mediana y alta) fueron afectados negativamente por la falta de agua durante la temporada de sequía. El resto de las especies de los diferentes tipos de vegetación no presentaron diferencias significativas entre temporadas. La capacidad que tienen las bromeliáceas epífitas, comparadas con otras plantas, de mantener su potencial hídrico (y osmótico) relativamente constante, le permite a las plantas mantener niveles altos de actividad metabólica a pesar de la sequía, lo que les permite, por ejemplo, seguir fijando cierta cantidad de CO<sub>2</sub> aún bajo condiciones adversas (Martin, 1994).

Esta característica está relacionada con el ajuste osmótico que pueden realizar estas plantas para mantener el potencial hídrico constante durante las tres temporadas del año, esto es, que las células de las plantas ajustan su estado hídrico mediante la acumulación de compuestos osmóticamente activos, lo que reduce el potencial osmótico y por tanto, ayuda a mantener la turgencia de dichas células (Lambers *et al.*, 1998). En el caso de los resultados encontrados, este ajuste osmótico puede estar dado por la acumulación de ácidos orgánicos dentro de la vacuola celular producto de la asimilación nocturna de CO<sub>2</sub>.

Lo anterior se puede observar en *T. dasyliriifolia*, ya que fue la especie que presentó los valores de acidez titulable más altos, tanto en el matorral de duna costera como en el manglar chaparro (Figura 3.4), y que además fue la especie que presentó los valores más negativos de potencial osmótico durante las tres temporadas del año.

Como se mencionó en párrafos anteriores, existen especies de bromeliáceas epífitas que pueden encontrarse en más de un tipo de vegetación, como *T. brachycaulos* que puede localizarse en la selva baja, mediana y alta. A pesar de los contrastes en las condiciones microclimáticas entre tipos de vegetación, la especie no presentó diferencias significativas en la succulencia entre tipos de vegetación a lo largo del año. Esto posiblemente se deba a que la especie es capaz de aprovechar el agua disponible a través de la acumulación de rocío en la mayoría de las noches, incluso durante la temporada seca (Andrade, 2003), y

es que las epífitas tienen la capacidad de recuperar la succulencia en apenas unas horas después de tener agua disponible (Andrade y Nobel 1997), lo que podría representar una adaptación de la especie antes mencionada a ambientes altamente variables microclimáticamente.

La poca variación de ciertos parámetros fisiológicos, en algunas especies, como el potencial osmótico, succulencia y contenido relativo de agua, sugiere una alta plasticidad de las bromeliáceas epífitas ante cambios ambientales como la variación de temperatura, inherente a los diferentes tipos de vegetación, y sobre todo a la estacionalidad. La acidez fue la variable con la que se expresó la mayor plasticidad ante los cambios ambientales (entre la temporada de lluvias y la de sequía), indicando que la asimilación de CO<sub>2</sub> puede ser tan variable como los cambios climáticos, brindándole a las bromeliáceas epífitas la capacidad para afrontar exitosamente dichos cambios.

Sin embargo, la baja plasticidad en el resto de las variables evaluadas, sugiere una fuerte adaptación de la mayoría de las especies a las condiciones microclimáticas inherentes a los tipos de vegetación en los que se encuentran, lo que explica por qué la distribución de algunas especies se encuentra restringida únicamente a un tipo de vegetación en particular.

La plasticidad global también fue baja, sin embargo, fue muy parecida en la mayoría de las especies de bromeliáceas epífitas y similar a lo encontrado por Rosado (2012) para *T. utriculata* en ambientes contrastantes. Esta similitud en la plasticidad global de las especies se debió a que la plasticidad de cada variable fisiológica evaluada fue similar en todos los casos, independientemente del tipo de vegetación en el que se encontraran las plantas. Este dato apoya la idea de que las bromeliáceas epífitas se encuentran acopladas a los tipos de vegetación en los que se encuentran, lo que les confiere gran capacidad de afrontar los cambios ambientales producto de la estacionalidad, y por tanto realiza la alta sensibilidad de estas plantas a cambios en el clima.

Como se esperaba, las especies de bromeliáceas epífitas presentes en el matorral de duna costera y manglar chaparro, fueron las que presentaron la mayor plasticidad fisiológica, comparadas con el resto de las especies en los otros cuatro tipos de

vegetación.

### **Consideraciones finales del capítulo**

De acuerdo a los resultados obtenidos en este capítulo, se comprobaron las hipótesis de que: 1) el manglar chaparro, matorral de duna costera, y selva baja caducifolia son los tipos de vegetación microclimáticamente más estresantes para las bromeliáceas epífitas; 2) el estrato más alto del dosel es el que presentó la mayor variación microclimática inter-estacional; 3) la temporada de sequía fue la que ejerció mayor estrés ambiental sobre las bromeliáceas epífitas y 4) las especies de bromeliáceas epífitas que se distribuyen en el norte de la Península de Yucatán (matorral de duna costera y manglar chaparro) son las que presentaron la mayor plasticidad fisiológica y 5) las estrategias empleadas por las plantas para afrontar el estrés ambiental fueron diferentes en los distintos tipos de vegetación.

Los resultados anteriores pueden ayudar a identificar a las especies más sensibles a los cambios ambientales (parte fundamental del objetivo general de esta tesis), y que puedan ser utilizadas como indicadores de los posibles efectos del cambio climático global. En este sentido, destacan especies como *Tillandsia elongata* var. *subimbricata*, que fue de las más sensibles a la falta de agua, así como *Tillandsia brachycaulos* y *Tillandsia fasciculata*, que fueron severamente afectadas por la variación en el déficit de presión de vapor de agua y en la humedad relativa. Además, estas especies se encuentran distribuidas en más de un tipo de vegetación, lo que ayudaría a evaluar los cambios ambientales en un área geográfica importante (en cuanto a tamaño y diversidad biológica, al incluir varios tipos de vegetación).

### **REFERENCIAS**

- Alessio, G.A., M. De Lillis, E. Brugnoli y M. Lauteri (2004). Water sources and water-use efficiency in Mediterranean coastal dune vegetation. *Plant Biology*, 6, 350-357.
- Adams, W. III y C.E. Martin (1986). Physiological consequences of changes in life form of the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Oecologia*, 70, 298-304.
- Andrade, J.L., J. C. Cervera y E. A. Graham (2009). Microenvironments, water relations,

- and productivity of CAM plants. En: De la Barrera E. y W. K. Smith (eds) *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology. A Tribute to Park S. Nobel*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Andrade, J. L., E. De la Barrera, C. Reyes-García, M. F. Ricalde, G. Vargas-Soto y J. C. Cervera (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Andrade, J. L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 479-488.
- Andrade, J. L. y P.S. Nobel (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica*, 29, 261-270.
- Babu, R.; M. Pathan; A. Blum y H. Nguyen. (1999). Comparison of Measurement Methods of Osmotic Adjustment in Rice Cultivars. *Crop Science*, 39, 150-158.
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: a Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. 690p.
- Bustamante, W. O. (2007). Cálculo de la evapotranspiración de referencia diaria ( $ET_0$ ). Notas diplomado de agrometeorología COFUPRO-IMTA 2007.
- Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115-155.
- Bradshaw, A.D. (2006). Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist*, 170, 644-648.
- Cach-Pérez M.J. (2008). Influencia ambiental sobre la fisiología y anatomía foliar de *Tillandsia heterophylla*, bromelia endémica de México. Tesis de Maestría en Ciencias. División de Posgrado, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 80 p.
- Carnevali, G., J. L. Tapia, R. Duno e I. Ramírez (2010). *Flora Ilustrada de la Península de Yucatán. Listado Florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México. 326 p.
- Cervantes, S., E. Graham y J. L. Andrade (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Vegetatio*, 179, 107-118.
- Cervera J.C., J. L. Andrade, E. A. Graham, R. Durán; P. C. Jackson y J. L. Simá (2007). Photosynthesis and optimal light microhabitats for rare cactus, *Mammillaria gaumeri*, in two tropical ecosystems. *Biotropica*, 39, 620-627.

- González, C. (2009). Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 177 p.
- Graham, E. y J.L. Andrade (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 91, 699-706.
- González, L. y M. González-Vilar (2003). Determination of relative water content. En: Reigosa, R. (ed). 2003. *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. Kluwer academic Publishers. Dordrech, Holanda. 452 p.
- Griffiths, H. y J. Smith (1983). Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia*, 60, 176-184.
- Griffiths, H. y K. Maxwell (1999). In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads?. *Functional Ecology*, 13, 15-23.
- Hampe, A. (2004). Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 13, 469-476.
- Hernández, M. E. y G. Valdez (2004). Sequía meteorológica. En: Martínez, J. y Fernández, A. (compiladores). *Cambio Climático: una Visión Desde México*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. México. 525p.
- Kidron, G.J. (2005). Angle and aspect dependent dew and fog precipitation in the Negev desert. *Journal of Hydrology*, 301, 66-74
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. Nueva York, E.U.A. 540 p.
- Linares, J.R. y Fandiño, M.C.O. (2009). Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 33, 5-15.
- Lüttge, U. (1989). *Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology*. Ecological studies Vol. 76. Springer-Verlag. Alemania. 270 p.
- Lüttge, U. (1987). Carbon dioxide and water demand: Crassulacean acid metabolism (CAM), a versatile ecological adaptation exemplifying the need for integration in ecophysiological work. *New Phytologist*, 106, 593-629.

- Lüttge, U. (1986). Nocturnal water storage in plants having Crassulacean acid metabolism. *Planta*, 168, 287-289.
- Martin, C. E. (1994). Physiological ecology of the bromeliaceae. *The Botanical Review*, 60, 1-82.
- Martínez-Melendez, N., M.A. Pérez-Farrera y A. Flores-Palacios (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epifitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56, 2069-2086.
- Martorell, C. y E. Ezcurra (2007). The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia*, 151, 561-573.
- Miranda, F. y E. Hernandez X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-179.
- Nieder, J., J. Posperí y G. Michaloud (2001). Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology*, 153, 51-63.
- Nobel, P.S. (1991). Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *New Phytologist*, 119, 183-205
- Nobel, P. S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K. 280 p.
- Orellana, R., C. Espadas., C. Conde y C. Gay (2009). *Atlas. Escenarios de Cambio Climático en la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 111 p.
- Orellana, R., G. Islebe y C. Espadas (2003). Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán. En: P. Colunga y A. Larqué (eds.) *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya. Pasado, Presente y Futuro*. Academia Mexicana de Ciencias y CICY, Mérida, Yucatán, México. pp. 37-52.
- Osmond, C. B. (1987). Photosynthesis and carbon economy of plants. *New Phytologist*, 106, 161-175.
- Osmond, C. B., W. W. Adams III y S. D. Smith. (1994). Crassulacean acid metabolism. En: Pearcy R. W., J. R. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundel (eds) *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, Londres. 255-280 pp.
- Pittendrigh, C. (1948). The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I.- The bromeliad flora. *Evolution*, 2, 58:89.

- 
- Potvin, C. y D. Tousignant (1969). Evolutionary consequences of simulated global change: genetic adaptations or adaptive phenotypic plasticity. *Oecologia*, 108, 683-693.
- Ramírez, I., G. Carnevali y F. Chi (2004). *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. 124p.
- Rehfeldt, G., W.R. Wykoff y C.C. Ying (2001). Physiological plasticity, evolution and impacts of changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, 50, 355-376.
- Reyes-García, C., M. Mejía-Chang y H. Griffiths (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193, 745-754.
- Reyes-García, C. y H. Griffiths (2009). Ecophysiological studies of perennials of the Bromeliaceae family in a dry forest: strategies for survival. En: De la Barrera, E. y W. K. Smith (eds). *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology. A Tribute to Park S. Nobel*. Universidad Nacional Autónoma de México. 121-151 pp.
- Ricalde, M. F., J. L. Andrade, R. Durán, J. M. Dupuy, J. L. Simá, R. Us-Santamaría y L. Santiago (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871-880.
- Rosado, A. (2012). Plasticidad fisiológica de *Tillandsia utriculata* L. (Bromeliaceae) en dos ambientes contrastantes de temperatura y humedad relativa. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. 107 p.
- Rudas, A. (2006). *Análisis de los Datos de la Vegetación*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. 3 p.
- Smith, J. y U. Lüttge (1985). Day-night changes in leaf water relations associated with the rhythm of Crassulacean acid metabolism in *Kalanchoe daigremontiana*. *Planta*, 163, 272-282.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M.B. Araujo, M.T. Sykes e I.C. Prentice (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Science*, 102, 8245-8250.
- Valdez-Hernández, M., J. L. Andrade, P. Jackson y M. Rebolledo-Vieyra. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329, 155-171.
- Valladares, F., D. Sánchez y M. Zavala (2006). Quantitative estimation of phenotypic
-

plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1-14.

Valladares, F., W.J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima y R.W. Pearcy (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81, 1925-1936.

Zotz G. y J.L. Andrade (1998). Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads. *Journal of Plant Physiology*, 152, 545-554.

Zotz, G. y P. Hietz (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52, 2067-2078.

---

## DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO ISOTÓPICO DE $^{18}\text{O}$ y $^{13}\text{C}$ EN BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN EN MICROAMBIENTES CONTRASTANTES

### INTRODUCCIÓN

Los isótopos son átomos de un elemento con el mismo número de protones, pero con diferente número de neutrones. Los isótopos estables no se descomponen por medio de procesos radioactivos y se han convertido en herramientas útiles para el análisis de procesos fisiológicos y ecológicos como la determinación de la ruta fotosintética de una planta, su eficiencia en el uso del agua, el efecto del ambiente sobre el desempeño fisiológico así como la reconstrucción de las condiciones ambientales pasadas. Muchos elementos químicos poseen más de un isótopo estable, por ejemplo, el carbono existe como dos isótopos estables: el  $^{12}\text{C}$  y el  $^{13}\text{C}$ , mientras que el oxígeno existe como tres isótopos estables:  $^{16}\text{O}$ ,  $^{17}\text{O}$  y  $^{18}\text{O}$ , siendo el primero y último isótopo los más utilizados en diversos estudios (Mejía-Chang, 2009; Squeo y Ehleringer, 2004).

La abundancia natural de estos isótopos varía en la naturaleza, así el  $^{12}\text{C}$  es más abundante (98.89%) que el  $^{13}\text{C}$  (1.11%), mientras que para el oxígeno el  $^{16}\text{O}$  es el más abundante (99.759%) seguido del  $^{18}\text{O}$  (0.204%) (Ehleringer y Osmond, 1989). Debido a que los neutrones ejercen una influencia sobre la masa atómica, los isótopos pesados y ligeros se comportan de manera diferente durante las reacciones físicas y químicas; cuando esto ocurre, la firma isotópica de las sustancias (el valor  $\delta$ ) cambia, a ese proceso se le denomina fraccionamiento (Reyes-García y Andrade, 2007; Griffiths, 1998). Los isótopos más ligeros forman enlaces más débiles, son más reactivos y tienden a concentrarse en el producto de una manera más rápida y con más facilidad en comparación con los isótopos pesados (Mejía-Chang, 2009).

La materia orgánica que es producida mediante la fijación de  $\text{CO}_2$  durante la fotosíntesis, tiene un valor  $\delta^{13}\text{C}$  indicativo de la ruta metabólica de la planta. Las diferencias existentes en el  $\delta^{13}\text{C}$  de las plantas están íntimamente relacionadas con el grado de discriminación

de las enzimas carboxilasas que intervienen en la fotosíntesis, lo que permite discernir entre las diferentes rutas metabólicas mayormente utilizadas por las plantas, basándose en una simple medición isotópica del carbono (Santiago *et al.*, 2005).

Las investigaciones en la composición isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) pueden brindar información relacionada con cambios en la fijación de  $\text{CO}_2$  durante el día y la noche, debido a que la enzima PEPc, responsable de la fijación nocturna de  $\text{CO}_2$  en plantas CAM, no discrimina entre el  $^{12}\text{C}$  y el  $^{13}\text{C}$ , a diferencia de RUBISCO, la enzima responsable de la mayor fijación de  $\text{CO}_2$  durante el día y que discrimina el  $^{13}\text{C}$  (Griffiths, 1998; 1992). Por tanto, los cambios en el  $\delta^{13}\text{C}$  en plantas CAM dependen de: 1) la contribución del  $\text{CO}_2$  fijado directamente por RUBISCO en la luz (Fases II y IV del ciclo CAM); 2) la proporción del  $\text{CO}_2$  producto de la respiración fijado durante la fase I en la obscuridad por PEPc; y 3) el grado de disponibilidad durante la descaboxilación (fase III) permitiendo que se exprese la discriminación por RUBISCO (Griffiths, 1992).

Al ser plantas CAM, las bromeliáceas epífitas atmosféricas realizan el intercambio de gases con la atmósfera predominantemente por la noche, periodo durante el cual asimilan la mayor parte del  $\text{CO}_2$  que es fijado durante el siguiente periodo de luz. Sin embargo, estas plantas pueden asimilar parte de este  $\text{CO}_2$  durante las primeras horas de luz (Fase II del ciclo CAM) o antes del anochecer (Fase IV; Osmond, 1978). Esta asimilación dependerá de las condiciones ambientales prevalecientes antes y durante el intercambio de gases. Por ello, nos interesó saber cuál es el porcentaje de  $\text{CO}_2$  que es fijado exclusivamente durante la noche por las bromeliáceas epífitas en cada tipo de vegetación, ya que esperábamos encontrar una variación en respuesta a las diferencias microclimáticas en la que las plantas se encuentran creciendo.

Por otro lado, la medición de isótopos de carbono tiene gran importancia si consideramos que las actividades humanas están afectando la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico, aumentándolo a un ritmo promedio de 1.5 ppm por año debido a la quema de combustibles fósiles, producción de cemento y el cambio de uso del suelo. Así, la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico aumentó de 315 ppm en los años 60 hasta 355 ppm en 1992. La proporción  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  atmosférico está fuertemente influenciada por las perturbaciones antropocéntricas al ciclo del carbono (actividades industriales, quema de

---

combustibles fósiles). Es posible identificar este fenómeno mediante las mediciones de  $^{13}\text{C}$  basadas en el principio de que la proporción isotópica  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de los combustibles fósiles y la biomasa terrestre es menor que en la atmósfera. De esta forma se sabe que durante el último siglo ha habido un decremento de la proporción isotópica  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  del  $\text{CO}_2$  atmosférico (Schimel *et al.*, 2000).

Por su parte, la cuantificación del  $\delta^{18}\text{O}$  puede brindar información fisiológica de las plantas en las cuales se están midiendo. Por ejemplo, los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  pueden sugerir niveles de demanda evaporativa (en combinación con otros parámetros como el control estomático, succulencia), ya que durante la transpiración, el  $\delta^{18}\text{O}$  de las hojas tenderá a ser más enriquecido (mayor cantidad de isótopo pesado en relación al ligero), ya que el isótopo ligero ( $^{16}\text{O}$ ) será el primero en evaporarse de la hoja por su mayor gradiente de difusión. La señal de  $^{18}\text{O}$  en los tejidos de las plantas representa una marca del grado de evapo-transpiración o del estrés hídrico durante el crecimiento, siendo tejidos sometidos a menor humedad relativa y/o mayores temperaturas los más enriquecidos (Mejía-Chang, 2009).

Uno de los factores de imprecisión en los modelos de cambio climático actuales, es la ausencia de mediciones de  $\delta^{18}\text{O}$  del vapor de agua en la atmósfera, ya que es difícil de medir debido a la costosa y complicada metodología que ello implica (Helliker *et al.*, 2002). Sin embargo, estudios recientes muestran que epífitas sin tanque de reserva de agua y con fotosíntesis CAM pueden ser marcadores de la señal isotópica del vapor de agua de la atmósfera debido a que realizan el intercambio gaseoso bajo condiciones de alta humedad atmosférica y son además independientes del suelo y otras reservas permanentes de agua, por lo que el intercambio de moléculas de agua con la atmósfera es muy grande. Esto hace que el agua de sus hojas, cuyo oxígeno queda almacenado en la materia orgánica de las mismas, muestre la misma señal isotópica que el vapor atmosférico, información que puede ser utilizada para reconstrucciones paleoclimáticas y/o incluidas en modelos de cambio climático (Reyes-García *et al.*, 2008; Helliker y Griffiths, 2007; Reyes-García y Andrade 2007).

El grado de enriquecimiento isotópico, tanto de  $^{13}\text{C}$  como de  $^{18}\text{O}$ , está influenciado por la temperatura, humedad relativa y la fuente original de los isótopos:  $\text{CO}_2$  y agua en forma

de lluvia, neblina o rocío (Craig, 1961). De esta forma, el ambiente puede modificar las firmas isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de plantas creciendo bajo condiciones ambientales contrastantes, o que experimentan variaciones estacionales en dichos factores. Por ejemplo, se sabe que cuando la humedad atmosférica aumenta, tanto el  $\delta^{13}\text{C}$  como el  $\delta^{18}\text{O}$  decrecen, es decir, se hacen menos enriquecidos en los isótopos pesados (Farquhar *et al.*, 1998; Ferchi y Letolle, 1977).

De acuerdo a todo lo anterior, el objetivo general de éste capítulo fue el de cuantificar el contenido isotópico de  $^{13}\text{C}$  y  $^{18}\text{O}$  en las bromeliáceas epífitas de seis tipos de vegetación de la Península de Yucatán a través de un gradiente de precipitación, y su relación con la variación microambiental (inherente a cada tipo de vegetación incluido en el trabajo), es decir, ¿cuáles son los factores ambientales que podrían estar influenciando el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $^{18}\text{O}$  en las bromeliáceas epífitas?

Debido a que la baja disponibilidad de agua y altas temperaturas que provocan, entre otras cosas, el incremento en la tasa de transpiración, se esperaba que el  $\delta^{18}\text{O}$  fuera mayor (más enriquecido) en las bromeliáceas de los tipos de vegetación localizados al norte de la Península de Yucatán; además, debido a las condiciones antes mencionadas, se esperaba que la fijación de  $\text{CO}_2$  fuera casi exclusivamente por la noche (por PEPc) por lo que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  serán más enriquecidos en las bromeliáceas epífitas que se localizan en los tipos de vegetación más secos de la región. Esta información puede ser punto de partida para monitorear el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de manera permanente en las bromeliáceas epífitas de los diferentes tipos de vegetación de la Península, y con esto, evaluar cambios en la concentración atmosférica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{18}\text{O}$  debido a actividades humanas y al cambio climático.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Sitios de estudio y especies de bromeliáceas**

Los sitios de estudio fueron los seis tipos de vegetación descritos en el Capítulo II. Las especies de bromeliáceas incluidas en este capítulo fueron todas las que se pudieron encontrar dentro de los sitios de trabajo (no sólo las que se encontraban dentro de los

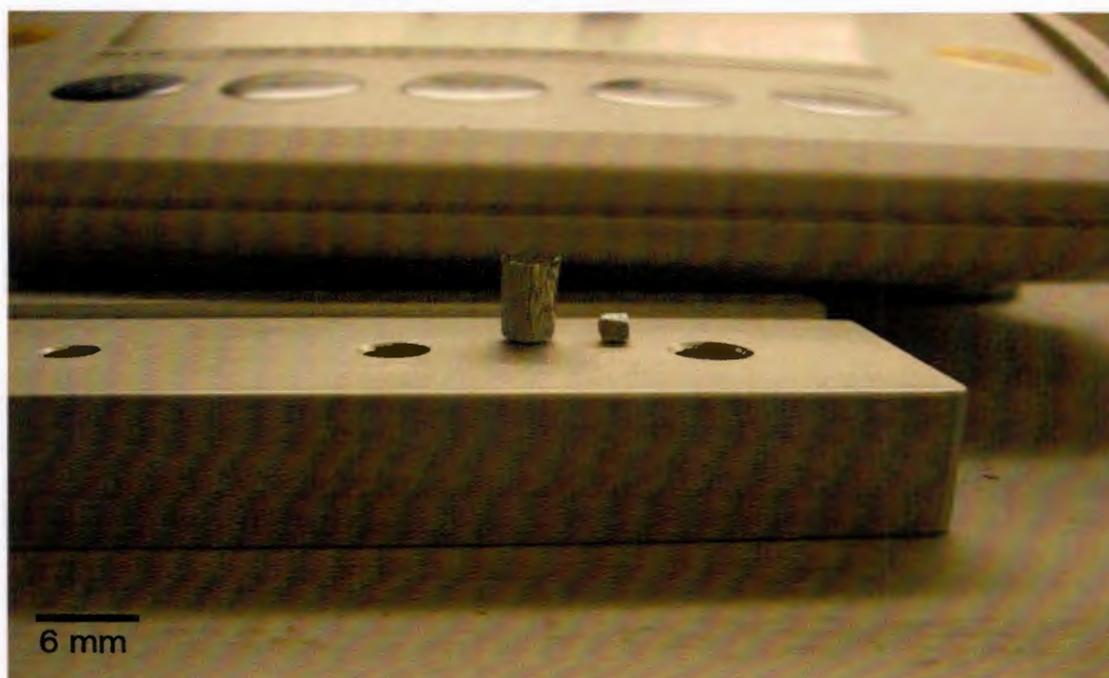
cuadrantes y el transecto mencionados en los Capítulos II y III).

### **Colecta de muestras, procesamiento y determinación del contenido isotópico**

Entre febrero y octubre de 2009, se realizaron recorridos en cada uno de los sitios de estudio (matorral de duna costera, manglar chaparro, manglar de Petén, selva baja caducifolia, selva mediana sub-caducifolia, selva alta-subperrenifolia (Figura 1.2 del Capítulo I), y se colectaron muestras de hojas de al menos cuatro individuos de todas las especies de bromeliáceas epífitas observadas. Las muestras de hoja fueron colocadas en un horno de secado a 65°C por 48 h, y posteriormente almacenadas en sobres de papel estraza en un contenedor libre de humedad, hasta ser enviadas para la determinación de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ . Una vez secas, las muestras fueron enviadas a la Universidad de California, Riverside (Departament of Botany and Plant Sciences) donde fueron maceradas, pesadas y colocadas en capsulas de estaño (Figura 4.1). Para la determinación del  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ , las muestras fueron analizadas en un espectrómetro de masas (ECS 4010, Costech Analytical Technologies, Inc. E.U.A.) en las instalaciones de la Universidad antes mencionada. El resultado se reporta como un valor  $\delta$ , calculado como:

$$\delta (\text{‰}) = \left[ \frac{\text{R de la muestra}}{\text{R del estándar}} - 1 \right] \times 1000$$

Donde R es el cociente del isótopo pesado entre el isótopo ligero. El estándar internacionalmente empleado para el Carbono es Belemnita Pee Dee o PDB (por sus siglas en inglés) y está basado en un fósil marino Cretácico Superior (*Belemnitella americana*). Este material tiene un relación anormalmente alta de  $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$  (0.0112372), y se estableció como valor  $^{13}\text{C}$  de cero (Ehleringer *et al.*, 2004). Para el  $\delta^{18}\text{O}$ , el estándar es el agua oceánica SVMOW (Viena-Standard Mean Ocean Water), cuya abundancia isotópica absoluta para el oxígeno es 99.76206 átomo por ciento de  $^{16}\text{O}$ , 0.03790 átomo por ciento de  $^{17}\text{O}$  y 0.20004 átomo por ciento de  $^{18}\text{O}$  (Baertschi, 1976).



**Figura 4.1.** Capsula de estaño vacía (izquierda) y después de ser compactada (derecha) con la muestras de hoja previamente macerada.

### **Cálculo del porcentaje de fijación nocturna de CO<sub>2</sub> mediante el $\delta^{13}\text{C}$**

Con ayuda de los datos obtenidos de  $\delta^{13}\text{C}$  (Cuadro 4.1), se pudo establecer que todas las bromeliáceas de la Península de Yucatán que fueron muestreadas presentan fotosíntesis CAM. Para calcular el porcentaje de CO<sub>2</sub> fijado por RUBISCO durante el día, se empleó la ecuación  $y = -5.4909x - 47.94$  producto de una regresión lineal propuesta por Winter y Holtum (2002).

### **Análisis estadístico**

Previo a los análisis estadísticos se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los diferentes datos obtenidos. Se utilizó una transformación logarítmica cuando fue necesario. Se realizó un ANOVA simple (con  $\alpha=0.05$ ) para identificar diferencias significativas entre tipos de vegetación para el  $\delta^{13}\text{C}$  y el  $\delta^{18}\text{O}$ . Se utilizó una prueba de

---

Tukey cuando fue necesario. Se aplicó una regresión lineal simple para identificar relaciones entre el valor  $\delta$  de las bromeliáceas epífitas y la precipitación de cada tipo de vegetación incluido en este trabajo. Cuando no fue posible ajustar una regresión lineal, se utilizó una regresión cuadrática que representara de mejor manera la relación entre los datos comparados. Los análisis estadísticos se realizaron con el software Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. 1984-2007. E.U.A.) y SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc. 2006. Alemania).

## RESULTADOS

### Cuantificación del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$

Se realizó la cuantificación isotópica en 142 muestras foliares correspondientes a 16 especies de bromeliáceas epífitas, de los seis tipos de vegetación. En el Cuadro 4.1 se presentan las especies muestreadas por tipo de vegetación, así como los valores delta ( $\delta$ ) para el  $^{13}\text{C}$  y el  $^{18}\text{O}$ . De acuerdo a los de  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos, todas las especies muestreadas presentan fotosíntesis CAM.

El mayor enriquecimiento isotópico del  $^{13}\text{C}$  se registró para las especies de bromeliáceas epífitas del matorral duna costera ( $-13.39 \pm 0.15\text{‰}$ ), mientras que el mayor empobrecimiento fue para las encontradas en la selva alta de Calakmul ( $-14.86 \pm 0.16\text{‰}$ ), coincidiendo con el gradiente de precipitación entre los tipos de vegetación incluidos en el trabajo (al ser el matorral de duna costera uno de los sitios más secos, y la selva alta el más húmedo de la región). Esta diferencia entre sitios se corroboró al comparar el  $\delta^{13}\text{C}$  promedio total de las bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación (Figura 4.2), ya que las especies del matorral de duna costera fueron las únicas que difirieron significativamente de las especies del resto de los sitios, mientras que las especies de la selva alta difirieron, además del matorral de duna costera, con la selva baja ( $-14.09 \pm 0.14\text{‰}$ ) y mediana ( $-14.18 \pm 0.17\text{‰}$ ;  $F=10.35$ ,  $P<0.05$ ).

Al comparar el contenido isotópico de las especies que se encuentran en más de un tipo de vegetación (Cuadro 4.1), se encontraron diferencias significativas para *T. dasyliriifolia*

entre los tres tipos de vegetación en los que se le puede encontrar (matorral de duna costera, manglar chaparro y selva alta;  $F=22.575$ ;  $P<0.05$ ) al presentar un mayor empobrecimiento de  $^{13}\text{C}$  en la selva alta; por su parte, *T. yucatanana* que se encuentra en tres tipos de vegetación, solo presentó diferencias significativas en el  $\delta^{13}\text{C}$  entre el manglar chaparro y el matorral de duna costera ( $-15.35 \pm 0.51\text{‰}$  y  $-14.05 \pm 0.2\text{‰}$ , respectivamente;  $F=4.856$ ;  $P=0.0336$ ), siendo igual en el contenido isotópico entre las plantas que se localizan en ambos tipos de vegetación con las de selva baja.

Sin embargo, otras especies presentes en más una localidad como *Aechmea bracteata*, *T. balbisiana*, *T. brachycaulos*, *T. fasciculata* y *T. schiedeana* (Cuadro 4.1.) no presentaron diferencias significativas entre plantas de los distintos tipos de vegetación en los que se les encuentra ( $F=1.822$ ,  $P=0.217$ ;  $F=1.766$ ,  $P=0.219$ ;  $F=0.579$ ,  $P=0.5797$ ;  $F=1.699$ ,  $P=0.237$ ;  $F=1.308$ ,  $P=0.317$ , respectivamente).

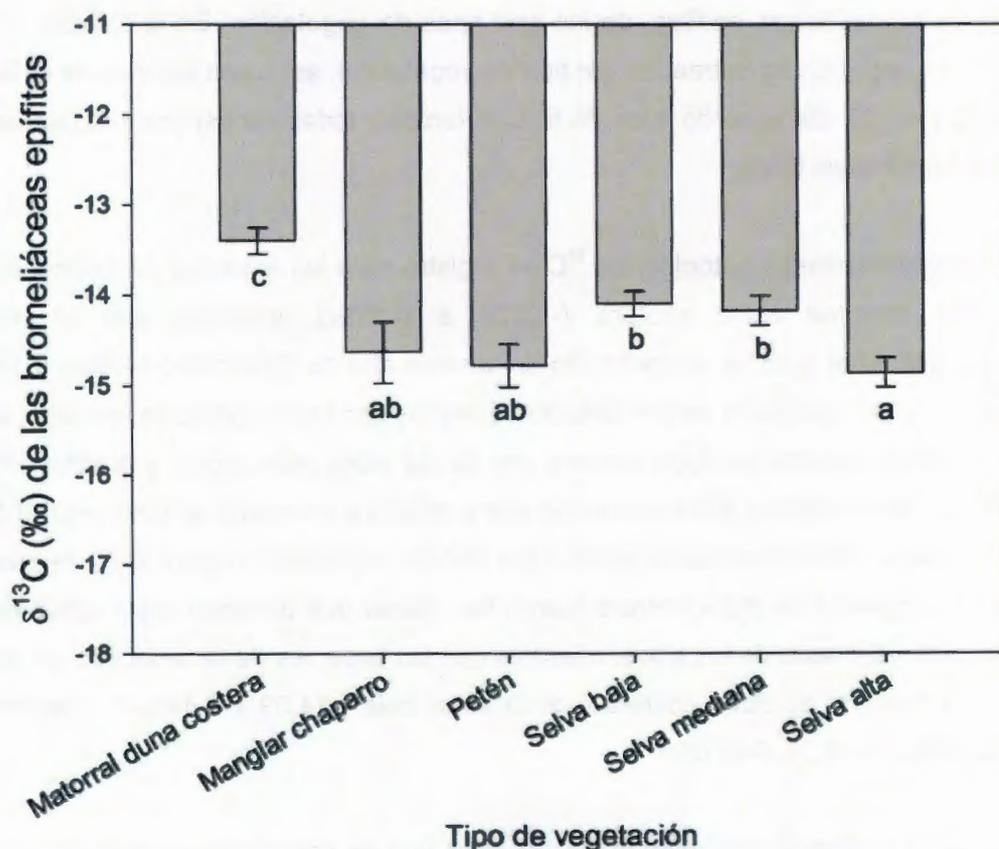


Figura 4.2. Promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

**Cuadro 4.1.**  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas en los seis tipos de vegetación. A= *Aechmea*; T= *Tillandsia*.

Vegetación y bromeliácea	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
<b>Matorral duna costera</b>		
<i>T. balbisiana</i>	-14.18 ± 0.41	26.40 ± 0.17
<i>T. dasyliiriifolia</i>	-12.96 ± 0.15	25.93 ± 0.25
<i>T. utriculata</i>	-13.22 ± 0.24	26.57 ± 0.31
<i>T. yucatanana</i>	-14.05 ± 0.2	25.71 ± 0.31
<b>Manglar chaparro</b>		
<i>T. dasyliiriifolia</i>	-14.06 ± 0.26	26.25 ± 0.21
<i>T. yucatanana</i>	-15.35 ± 0.51	26.23 ± 0.19
<b>Petén</b>		
<i>T. dasyliiriifolia</i>	-14.43 ± 0.57	26.49 ± 0.45
<i>T. streptophylla</i>	-14.90 ± 0.24	27.50 ± 0.29
<b>Selva baja caducifolia</b>		
<i>A. bracteata</i>	-14.40 ± 0.52	25.47 ± 1.03
<i>T. balbisiana</i>	-13.68 ± 0.17	25.75 ± 0.35
<i>T. brachycaulos</i>	-13.40 ± 0.24	25.84 ± 0.26
<i>T. elongata</i>	-13.44 ± 1.03	25.73 ± 0.75
<i>T. fasciculata</i>	-14.65 ± 0.75	26.17 ± 0.35
<i>T. recurvata</i>	-14.04 ± 0.25	24.50 ± 0.18
<i>T. schiedeana</i>	-13.95 ± 0.47	24.98 ± 0.28
<i>T. yucatanana</i>	-14.14 ± 0.22	25.79 ± 0.26
<b>Selva mediana sub-caducifolia</b>		
<i>A. bracteata</i>	-13.64 ± 0.48	27.01 ± 0.47
<i>T. balbisiana</i>	-14.62 ± 0.35	27.26 ± 0.50
<i>T. brachycaulos</i>	-14.59 ± 0.42	26.73 ± 0.45
<i>T. elongata</i>	-14.74 ± 0.21	26.97 ± 0.69
<i>T. fasciculata</i>	-14.24 ± 0.14	26.28 ± 0.18
<i>T. schiedeana</i>	-13.28 ± 0.18	26.74 ± 0.39
<b>Selva alta sub-perennifolia</b>		
<i>A. bracteata</i>	-15.11 ± 0.62	24.71 ± 0.72
<i>T. brachycaulos</i>	-15.17 ± 0.46	25.99 ± 0.45
<i>T. bulbosa</i>	-15.29 ± 0.61	25.84 ± 0.29
<i>T. dasyliiriifolia</i>	-15.5 ± 0.39	25.88 ± 0.24
<i>T. elongata</i>	-14.73	24.92
<i>T. fasciculata</i>	-13.61 ± 0.45	25.93 ± 0.98
<i>T. festucoides</i>	-14.73 ± 0.26	25.70 ± 0.21
<i>T. flexuosa</i>	-14.65	27.08
<i>T. juncea</i>	-15.66 ± 0.22	25.44 ± 0.31
<i>T. schiedeana</i>	-14.00 ± 0.39	25.79 ± 0.14

Se relacionaron los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  con la precipitación y el DPV máximo (Figura 4.3), factores que pueden afectar el tiempo de fijación de  $\text{CO}_2$  al influir sobre la apertura estomática. Se encontró una relación negativa entre el  $\delta^{13}\text{C}$  y la precipitación (Figura 4.3A). Esto implica que con el incremento en la disponibilidad de agua, hay un empobrecimiento en el  $\delta^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas epífitas. También se observó un enriquecimiento en el  $\delta^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas epífitas con el incremento del DPV máximo (Figura 4.3B) desde la selva alta (DPV más bajo) al matorral de duna costera y selva baja (DPV más alto).

Las otras variables ambientales analizadas (DPV mínimo, temperatura, humedad relativa) no presentaron una relación significativa con el contenido de  $\delta^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas.

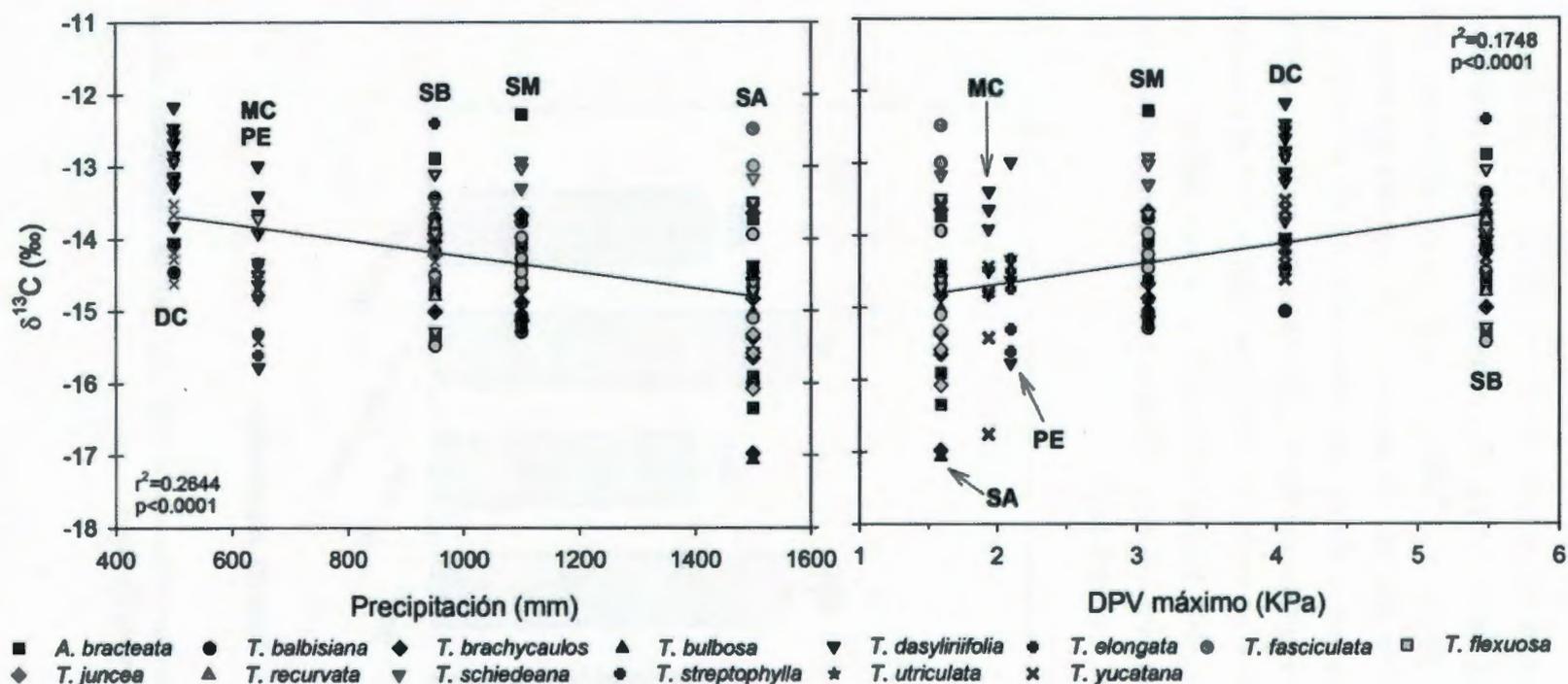


Figura 4.3. Regresión cuadrática que compara el  $\delta^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas epífitas contra la precipitación media anual y el DPV máximo promedio anual. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; PE.- petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta.

En lo que respecta al  $^{18}\text{O}$ , se encontró que al igual que en los valores  $\delta^{13}\text{C}$ , existe una relativa homogeneidad en cuanto al contenido de  $^{18}\text{O}$  en las especies de bromeliáceas epífitas dentro de cada tipo de vegetación (Cuadro 4.1). El mayor enriquecimiento isotópico de las bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación se presentó en la selva mediana ( $26.85 \pm 0.19 \text{‰}$ ), mientras que el mayor empobrecimiento fue en la selva baja ( $25.49 \pm 0.13 \text{‰}$ ). Las bromeliáceas epífitas del Petén y las de la selva mediana fueron muy parecidas entre sí (presentaron el contenido isotópico más enriquecido), al igual que las especies de la selva baja y mediana (presentaron los valores más negativos). Los contrastes más claros se observaron entre las especies del matorral de duna costera y las de la selva mediana ( $F=9.64$ ,  $P<0.05$ ; Figura 4.4).

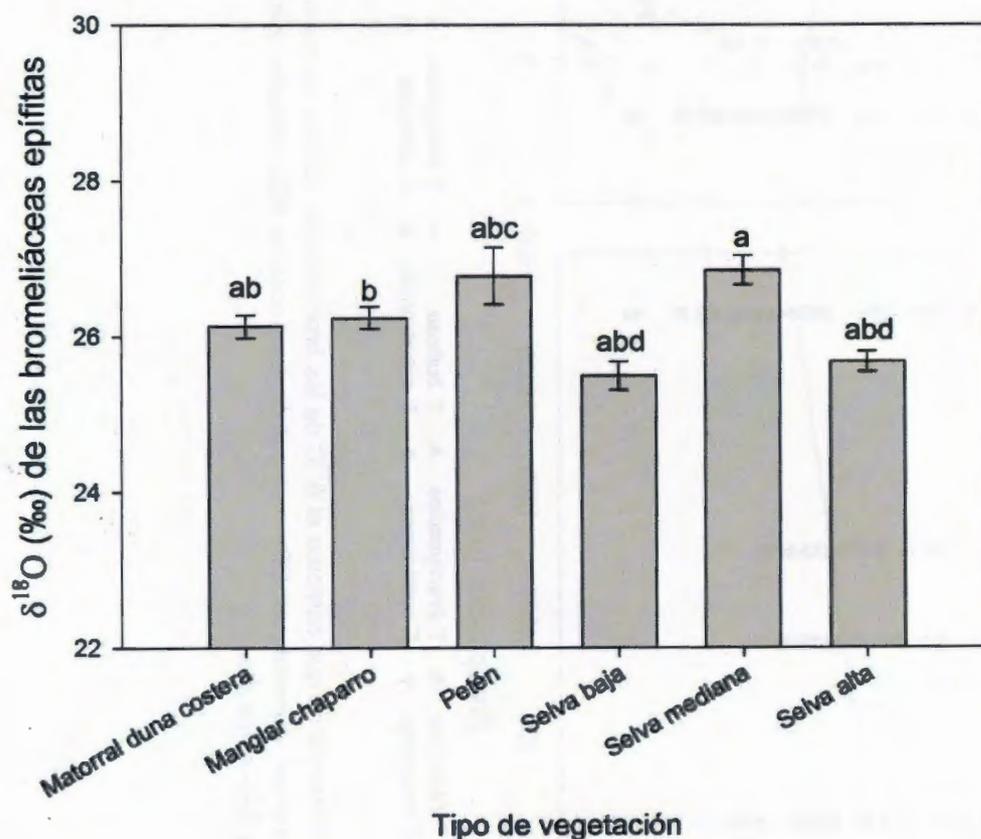
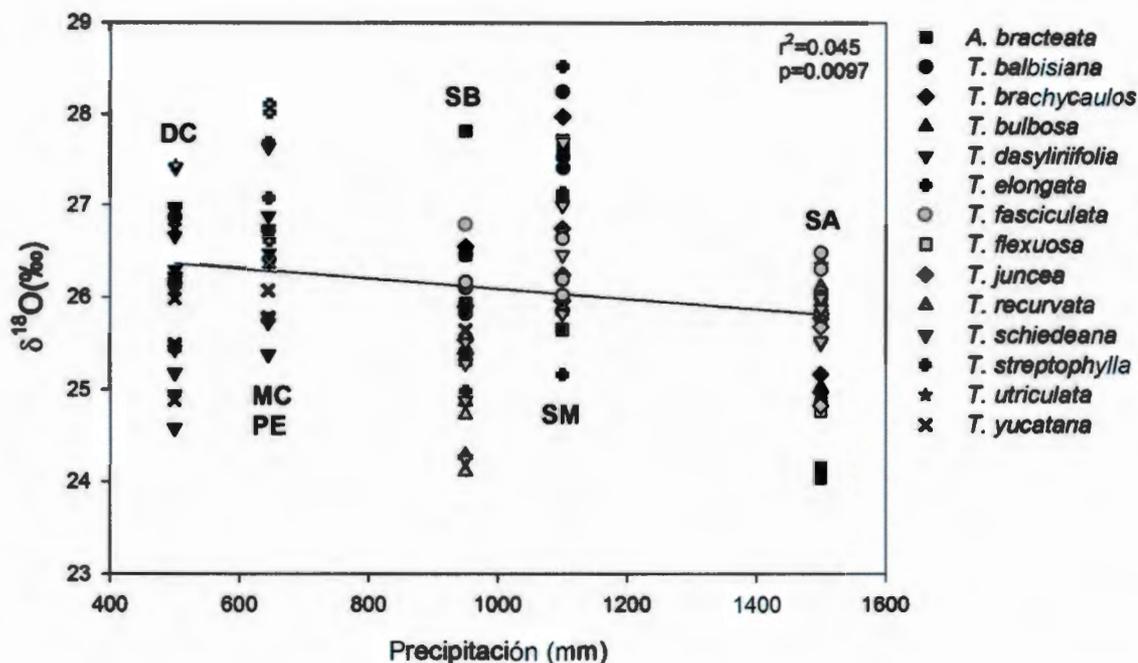


Figura 4.4. Promedio del  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En cuanto a las especies de bromeliáceas epífitas que se registraron en más de un tipo de vegetación, encontramos que el  $\delta^{18}\text{O}$  difirió entre la selva mediana y alta para *T. balbisiana* ( $F=4.86$ ,  $P=0.037$ ), y entre la selva baja y la selva mediana para *T. schiedeana* ( $F=8.44$ ,  $P=0.0106$ ).

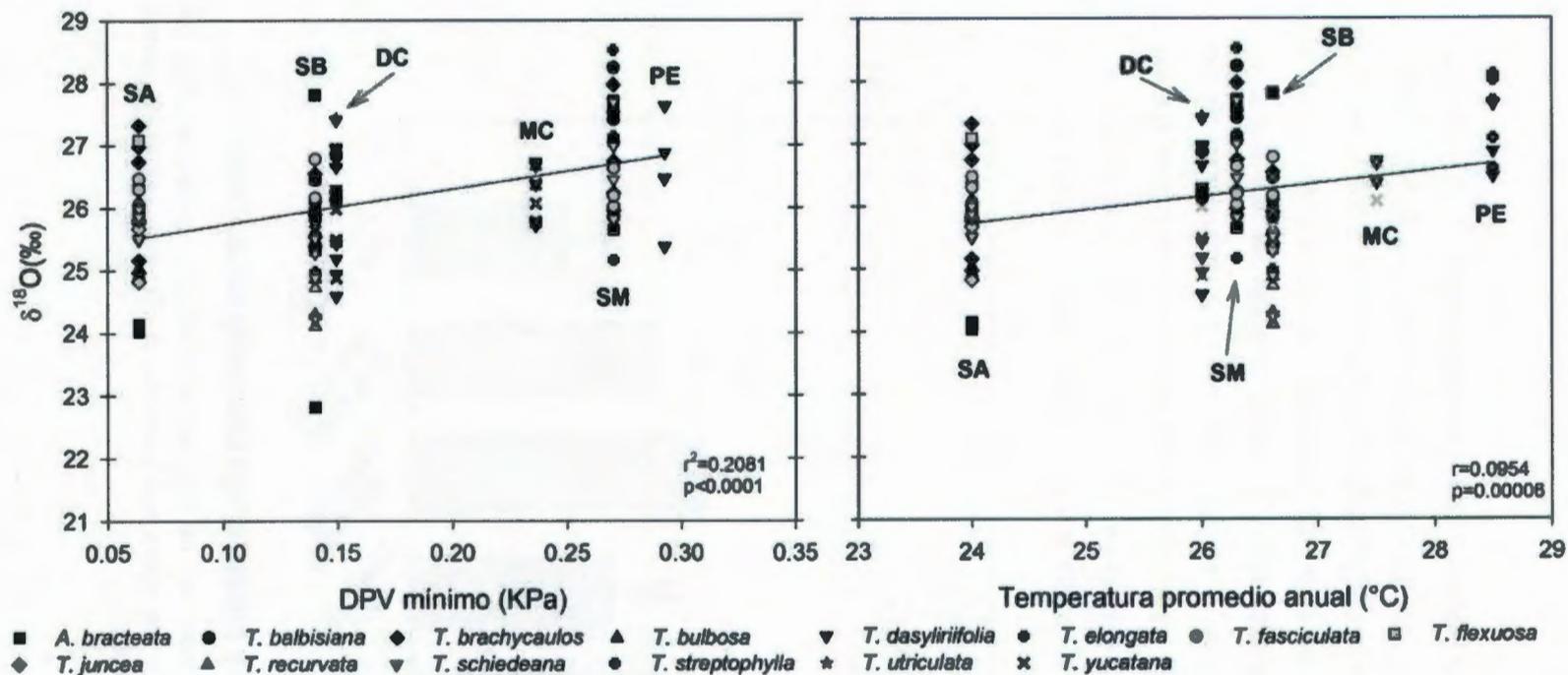
En el resto de las especies presentes en más de un tipo de vegetación no se encontraron diferencias significativas ( $F=0.08$ ,  $P=0.7851$ ;  $F=1.05$ ,  $P=0.3858$ ;  $F=1.27$ ,  $P=0.3233$ ;  $F=2.628$ ,  $P=0.1262$ ;  $F=1.86$ ,  $P=0.6564$  para *T. dasyliiriifolia*, *T. yucatanana*, *T. brachycaulos*, *A. bracteata* y *T. fasciculata*, respectivamente).

Se encontró una relación negativa entre el  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas y la precipitación media anual de los seis tipos de vegetación (Figura 4.5). Esto indica que conforme las bromeliáceas epífitas tienen mayor disponibilidad de agua (inherente a la ubicación de cada tipo de vegetación), hay un mayor empobrecimiento en los valores de  $\delta^{18}\text{O}$ .



**Figura 4.5.-** Regresión lineal simple que compara  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas contra la precipitación total anual. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; PE.- petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta.

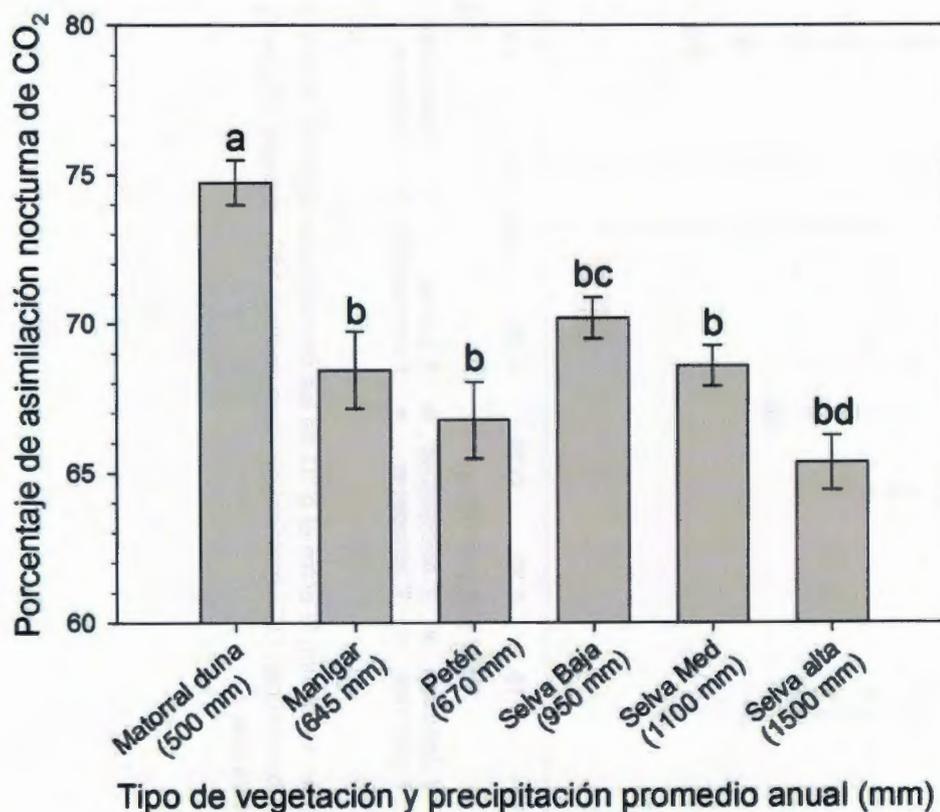
Se analizó la relación de factores DPV máximo, temperatura máxima y mínima, pero no se encontraron relaciones significativas entre el  $\delta^{18}\text{O}$  y éstas variables. Sin embargo, al comparar el  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas contra el déficit de presión de vapor de agua mínimo (Figura 4.6A), se encontró una relación positiva, lo que indica que con el incremento del DPV mínimo, hay un enriquecimiento en el contenido isotópico de las bromeliáceas epífitas. De igual forma, al hacer la comparación contra la temperatura media anual prevaleciente en cada tipo de vegetación (Figura 4.6B), también se encontró una relación positiva entre ésta y el  $\delta^{18}\text{O}$ , es decir, que el incremento en la temperatura, conlleva un incremento en el enriquecimiento del  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas. Las otras variables ambientales analizadas (DPV máximo, precipitación, humedad relativa) no presentaron una relación significativa con el contenido de  $\delta^{13}\text{C}$  de las bromeliáceas.



**Figura 4.6.-** Regresión lineal simple entre el  $\delta^{18}\text{O}$  de las bromeliáceas epífitas, el DPV mínimo promedio anual y la temperatura promedio anual. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; PE.- petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta.

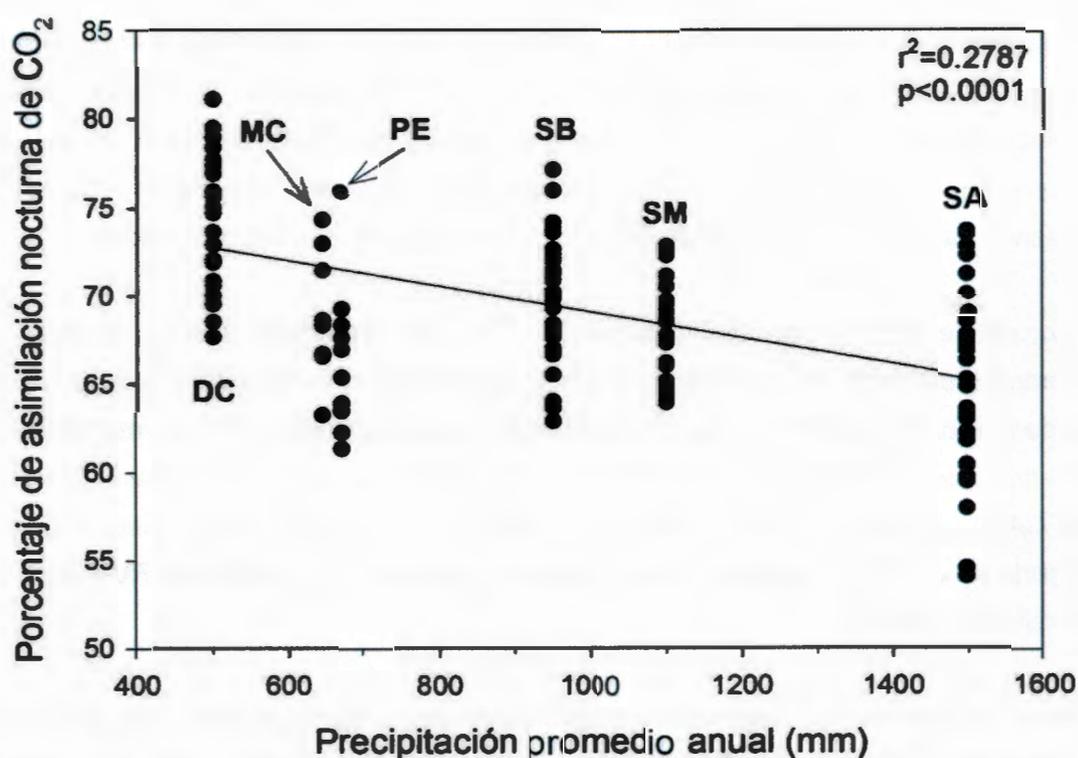
**Porcentaje de fijación nocturna de CO<sub>2</sub>**

De acuerdo a la fórmula de Winter y Holtum (2002; ver metodología) se encontró que el mayor porcentaje de asimilación nocturna de CO<sub>2</sub> en las bromeliáceas epífitas, ocurre en las plantas que se distribuyen en el matorral de duna costera (74.7 ± 0.8% del CO<sub>2</sub> es asimilado por la noche), mientras que el menor porcentaje de asimilación nocturna se encontró en las especies de selva alta (65.4 ± 0.9%), seguida de las especies de bromeliáceas del petén que asimilaron el 66.8 ± 1.3% del CO<sub>2</sub> exclusivamente por la noche (Figura 4.7; F=17.32; P<0.05). Lo anterior indica que hubo una menor fijación de CO<sub>2</sub> por RUBISCO (menor tiempo de apertura estomática en presencia de luz) en las especies del matorral de duna costera comparado con las especies de la selva alta.



**Figura 4.7.** Porcentaje de asimilación nocturna de CO<sub>2</sub> en bromeliáceas epífitas por tipo de vegetación (y precipitación). Los datos son promedio ± EE. n=4. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Los porcentajes de asimilación nocturna de  $\text{CO}_2$  de las bromeliáceas epífitas se relacionaron con la precipitación media anual inherente a la ubicación geográfica de cada tipo de vegetación. Los resultados indican una relación negativa, es decir, que existe un menor porcentaje de fijación nocturna en las bromeliáceas epífitas que tienen alta disponibilidad de agua con respecto a las que habitan en sitios relativamente secos, como en el matorral de duna costera y en el manglar chaparro (Figura 4.8).



**Figura 4.8.** Regresión lineal simple que relaciona el porcentaje de asimilación nocturna de  $\text{CO}_2$  de las bromeliáceas epífitas de cada tipo de vegetación con la precipitación promedio anual de cada sitio. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; PE.- petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta.

## DISCUSIÓN

El  $\delta^{13}\text{C}$  encontrado para todas las bromeliáceas epífitas en los diferentes tipos de vegetación incluidos en este trabajo van de  $-12.96\text{‰}$  a  $-15.66\text{‰}$  (Cuadro 4.1), indicando que todas las especies presentan una fotosíntesis CAM “fuerte”, ya que valores más

cercanos a 20‰ indicarían cierta actividad CAM, pero más cercana a una fotosíntesis C<sub>3</sub> (Smith y Winter, 1996; Winter y Smith, 1996). Además, según Winter y Holtum (2002) plantas típicas CAM con valores  $\delta^{13}\text{C}$  entre -13‰ y -14‰ obtienen entre el 71% y 77% de su carbono a través de la asimilación nocturna de CO<sub>2</sub>. Siguiendo el modelo propuesto por los autores antes mencionados, y según los valores  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos en este trabajo, las bromeliáceas epífitas de los distintos tipos de vegetación estarían obteniendo entre el 61% (*T. dasyliiriifolia* en el petén) y hasta el 81% (*T. dasyliiriifolia* en el matorral de duna costera) del carbono fijado a través de asimilación nocturna (por PEPc), y el porcentaje restante, durante cortos periodos en el día (por RUBISCO; Figura 4.7). Rosado (2012), utilizando un medidor de intercambio de gases, reporta que precisamente en el matorral de duna costera del norte de Yucatán, individuos de *Tillandsia utriculata* podrían estar asimilando hasta el 86% del total de CO<sub>2</sub> diario, exclusivamente durante la noche.

El porcentaje de asimilación nocturna de CO<sub>2</sub> es importante porque implica un compromiso por parte de la planta entre tener mayores tasas fotosintéticas, que incluirían algo de fijación por RUBISCO pero mayor pérdida de agua (mediante la permanencia de la apertura estomática durante las primeras de la mañana y de la tarde, fases II y IV del ciclo CAM), o ahorrar agua teniendo un control más estricto de los estomas, que implicaría su cierre en presencia de luz (limitando con esto, la actividad de RUBISCO en la asimilación de CO<sub>2</sub>).

A pesar de encontrarse creciendo en diferentes tipos de vegetación, las diferentes especies de bromeliáceas epífitas monitoreadas parecen, a primera vista, estar fijando CO<sub>2</sub> de manera similar, como lo sugiere el hecho de que sólo las bromeliáceas presentes en el matorral de duna costera difirieran del resto de los otros cinco tipos de vegetación, en cuanto al  $\delta^{13}\text{C}$ . Sin embargo, es posible encontrar diferencias interespecificas en plantas que se encuentran dentro de un mismo tipo de vegetación, como *T. balbisiana* y *T. dasyliiriifolia* que se encuentran en el matorral de duna costera o *T. brachycaulos* y *T. fasciculata* en la selva baja. Estas diferencias interespecificas dentro de un mismo tipo de vegetación, indica diferentes estrategias para afrontar la variación climática, relacionado con la plasticidad fisiológica de cada una de ellas (Capítulo III) ante cambios ambientales.

---

Por ejemplo Ricalde *et al.* (2010) encuentran que la mayor variabilidad en el  $^{13}\text{C}$  coincide con las plantas que tienen una distribución más amplia, por lo que sugieren que las especies más plásticas son las que se encuentran dominando varios ambientes. En este sentido, encontramos que *T. brachycaulos*, *T. dasyliirifolia* y *T. yucatanana* presentaron diferencias significativas entre los diferentes tipos de vegetación en los que se distribuyen, debido a la variabilidad en el  $\delta^{13}\text{C}$ , además de que *T. brachycaulos* es de las especies más exitosas en la región dado su alto número de individuos en todos los tipos de vegetación en los que se les puede encontrar (Cach-Pérez *et al.*, 2013; Capítulo II).

Adicionalmente, al analizar detalladamente los resultados obtenidos y relacionarlos con las variables ambientales inherentes a cada tipo de vegetación, se encuentra una influencia del ambiente sobre el enriquecimiento o empobrecimiento isotópico de las bromeliáceas epífitas. En particular, la precipitación tiene una relación negativa con el enriquecimiento en  $^{13}\text{C}$ , ya que en los sitios más secos, el valor del  $\delta^{13}\text{C}$  es más positivo. Se sabe que la fase II del ciclo CAM disminuye bajo condiciones de estrés hídrico, lo cual también reduce la discriminación isotópica por parte de RUBISCO, haciendo los valores  $\delta^{13}\text{C}$  más negativos (Ricalde *et al.*, 2010; Griffiths, 1992), ya que al tener esta enzima una discriminación de -40 ppm comparada con PEPc (que no discrimina entre el isótopo pesado y el ligero del carbono), una reducción en su actividad se reflejará en valores  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecidos.

En otras palabras, mientras las bromeliáceas epífitas tengan agua disponible, pueden extender el tiempo de asimilación de  $\text{CO}_2$ , que puede iniciarse a finales de la tarde por medio de RUBISCO, provocando valores de  $\delta^{13}\text{C}$  empobrecidos en el isótopo pesado; por otro lado, las plantas que se encuentran sometidas a sequía o creciendo de forma natural bajo estas condiciones, se limitan a asimilar  $\text{CO}_2$  exclusivamente durante la noche, por medio de PEPc, cuyo producto es un  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecidos con el isótopo pesado. Este fenómeno se observa claramente en la figura 4.7.

Reyes-García (2005) observó que las bromeliáceas epífitas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, no presentaban la Fase II del ciclo CAM. Por tanto, es de suponerse que en nuestro caso, probablemente existe una supresión de ésta fase durante la sequía, lo que además coincide con el hecho de las especies que se encuentran en los tipos de

vegetación más secos, son las que presentaron el mayor enriquecimiento, resaltando la importancia de la disponibilidad de agua en el funcionamiento fisiológico de éstas plantas.

La influencia de la disponibilidad de agua afectó el  $\delta^{18}\text{O}$ , ya que en los tipos de vegetación con alta disponibilidad de agua, las bromeliáceas epífitas presentaron un empobrecimiento en  $^{18}\text{O}$ . La alta evaporativa de la atmósfera en sitios secos (comparada con los sitios más húmedos), provoca que haya salida de agua de la hoja en forma de vapor, que va enriquecido en  $^{16}\text{O}$ , dejando al isótopo pesado dentro de la hoja, por lo que ésta presenta un  $\delta^{18}\text{O}$  enriquecido en  $^{18}\text{O}$  (Mejía-Chang, 2009; Reyes-García *et al.*, 2008a; Yakir, 1998). Lo anterior cobra sentido al observar los valores del CRA encontrados para las bromeliáceas epífitas de los diferentes tipos de vegetación (Figura 3.5, Capítulo III), en donde observamos valores más altos en la selvas mediana y alta (los más húmedos incluidos en el trabajo), en comparación con el manglar chaparro y el matorral de duna costera (sitios más secos) que son ligeramente más bajos.

Directamente relacionado con lo anterior, y demostrando la alta sensibilidad de las bromeliáceas epífitas a la variación ambiental, encontramos que el incremento en DPV mínimo produce un incremento en el enriquecimiento del  $\delta^{18}\text{O}$  (por efecto del incremento en la demanda evaporativa explicado en el párrafo anterior; Figura 4.6A); el mismo efecto se observa sobre el  $\delta^{13}\text{C}$  con incremento en el DPV máximo (Figura 4.3B), mientras que el incremento en la precipitación conlleva un empobrecimiento en el contenido de ambos isótopos pesados, así como en el porcentaje de asimilación nocturna de  $\text{CO}_2$ .

Además, un incremento en la temperatura seguramente conllevará a un incremento en el DPV, lo que provoca una reducción en la conductancia estomática que conduce a un decremento en la concentración interna de  $\text{CO}_2$ ; si a pesar de ello las plantas mantuvieran su tasa fotosintética, habría un incremento foliar en los valores  $\delta^{13}\text{C}$  (Farquhar y O'Leary, 1982), lo que no sucedió con los datos aquí presentados, ya que la acidez titulable, reportada en el Capítulo III (Figura 3.4), fue menor durante la estación seca (que implica altas temperaturas y elevado DPV), indicando que la fijación de  $\text{CO}_2$  se redujo durante esta época del año.

Al igual que con el  $\delta^{13}\text{C}$ , las especies de bromeliáceas que se encuentran en más de un

tipo de vegetación, no presentaron diferencias significativas en el  $\delta^{18}\text{O}$  (con excepción de *T. balbisiana* y *T. schiedeana*), indicando que en todos los casos el intercambio de gases y la pérdida (o ganancia) de agua es muy similar en todas las especies de bromeliáceas evaluadas. Sin embargo, es posible encontrar diferencias inter-específicas dentro de un mismo tipo de vegetación (como entre *T. utriculata* y *T. yucatanana* en el matorral de duna costera o entre *T. recurvata* y *T. schiedeana* en la selva baja), por lo que es de llamar la atención que especies que se encuentran en más de un tipo de vegetación (con las únicas excepciones mencionadas) no presenten diferencias significativas a pesar del hecho de encontrarse creciendo bajo condiciones ambientales contrastantes.

### Consideraciones finales del capítulo

Los resultados obtenidos apoyan las hipótesis de que: 1) existe un mayor enriquecimiento en uno de los tipos de vegetación más secos de la región (matorral de duna costera); 2) en esta misma región fue donde se encontró el mayor porcentaje de asimilación de  $\text{CO}_2$  nocturno.

Además, respondiendo a la pregunta planteada dentro de nuestro objetivo general, los datos sugieren que factores ambientales como la precipitación y el DPV son los factores climáticos que ejercen la mayor influencia en el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  (comparados con otros como la luz, humedad relativa máxima y mínima), sobre todo en especies como *Tillandsia brachycaulos*, *Tillandsia balbisiana*, *Tillandsia dasyliriifolia*, *Tillandsia schiedeana* y *T. yucatanana*, que fueron las especies más sensibles a la variación ambiental.

### REFERENCIAS

- Baertschi, P. (1976). Absolute  $^{18}\text{O}$  content for standard mean ocean water. *Earth and Planetary Science Letters*, 31, 341-344.
- Cach-Pérez, M. J., J. L. Andrade, N. Chilpa-Galván, M. Tamayo-Chim, R. Orellana y C. Reyes-García (2013). Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 6, 283-302.

- Craig, H. (1961). Isotopic variations in meteoric waters. *Science*, 133, 1702-1703.
- Ehleringer, J. R. y C. B. Osmond (1989). Stable isotopes. En: Pearcy, R. W., J. R. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundell (eds). *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman & Hall, Londres. 281-300 pp.
- Ehleringer, J.R., D.M. Crayn y M. Lott (2004). Stable isotope methods. Stable isotope ratio facility for environmental research. University of Utah, Stable isotope ecology course, Salt Lake City.
- Farquhar, G.D., M.M. Barbour y B.K. Henry (1998). Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. En: Griffiths, H. (ed). *Stable Isotopes. Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. Bios Scientific Publishers, Reino Unido. pp. 27-62.
- Farquhar, G.D. y M. O'Leary (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration of leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121–137.
- Griffiths, H. (1998). *Stable Isotopes. Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. Bios Scientific Publishers, Reino Unido. 438 p.
- Griffiths, H. (1992). Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants. *Plant Cell and Environment*, 15, 1051–1062.
- Helliker, B. R. y H. Griffiths (2007). Toward a plant-based proxy for the isotope ratio of atmospheric water vapor. *Global Change Biology*, 13, 723-733.
- Helliker, B. R., J. S. Roden, C. Cook y J. R. Ehleringer (2002). A rapid and precise method for sampling and determining the oxygen isotope ratio of atmospheric water vapor. *Rapid communications in mass spectrometry*, 16, 929-932.
- Mejía-Chang, M. (2009). Los isótopos estables del oxígeno como indicadores del uso y el intercambio de agua en las epífitas vasculares tropicales. *Acta Biológica Panamensis*, 1: 46-67.
- Osmond, C. B. (1978). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review Plant Physiology*, 29, 379-414.
- Reyes-García, C. (2005). Niche Differentiation in Contrasting Life-forms of Epiphytic Bromeliads from the Seasonally Dry Forest of Chamela, Mexico. Light and Water use. Tesis de Doctorado. Universidad de Cambridge. 205 p.
- Reyes-García C., Mejia-Chang M. y Griffiths H. 2012. High but not dry: diverse epiphytic

- bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193:745-754.
- Reyes-García, C., M. Mejía-Chang, G. Jones y H. Griffiths (2008a). Water vapor isotopic exchange by epiphytic bromeliads in tropical dry forest reflects niche differentiation and climatic signals. *Plant, Cell and Environment*, 31, 828-841.
- Reyes-García, C., H. Griffiths, E. Rincón y P. Huante (2008b). Niche differentiation in tank and atmospheric bromeliads of seasonally dry forest. *Biotropica*, 40, 168-175.
- Reyes-García, C. y J. L. Andrade. (2007). Los isótopos estables del hidrógeno y el oxígeno en los estudios ecofisiológicos de plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80, 19-28.
- Ricalde, M. F., J. L. Andrade, R. Durán, J. M. Dupuy, J. L. Simá, R. Us-Santamaría y L. Santiago (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871-880.
- Santiago, L., K. Silvera., J. L. Andrade y E. Dawson. (2005). El uso de isótopos estables en biología tropical. *Interciencia*, 30, 536-542.
- Schimmel, D., I. Enting, M. Heimann, T. Wigley, D. Raynaud, D. Alves y U. Siegenthaler (2000). CO<sub>2</sub> and the carbon cycle (Extract from the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) Report, "Climate Change", 1994). En: Wigley, T. y Schimmel, D. (eds). *The Carbon Cycle*. Cambridge University Press. 7-36 pp.
- Smith, J. A. C. y K. Winter (1996). Taxonomic distribution of Crassulacean acid metabolism. En: Winter, K. y J.A.C. Smith (eds). *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer, Berlin. 427-436 pp.
- Squeo, F. y J. Ehleringer. (2004). Isótopos estables: una herramienta común para la ecofisiología animal y vegetal. En: Marino, H. (Ed). *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas al Estrés en los Ecosistemas*. EUV. Valparaíso, Chile. 59-80 pp.
- Winter, K. y J. A. M. Holtum (2002). How closely do the  $\delta^{13}\text{C}$  values of crassulacean acid metabolism plants reflect the proportion of CO<sub>2</sub> fixed during day and night?. *Plant Physiology*, 129, 1843-1851.
- Winter, K. y J. A. C. Smith (1996). An introduction to Crassulacean acid metabolism: biochemical principles and ecological diversity. En: Winter, K. y J.A.C. Smith (eds). *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer, Berlin. 1-13 pp.

Yakir, D. (1998). Oxygen-18 of leaf water: a crossroad for plant-associated isotopic signals. En: Griffiths, H. (ed). *Stable Isotopes. Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes*. Bios Scientific Publishers, Reino Unido. pp. 147-168.

---

## DENSIDAD Y MORFOLOGÍA DE ESTOMAS Y TRICOMAS FOLIARES EN BROMELIÁCEAS EPÍFITAS DE SEIS TIPOS DE VEGETACIÓN

### INTRODUCCIÓN

Debido a la falta de raíces en el suelo, las epífitas tienen una extraordinaria dependencia de la atmósfera para adquirir el agua y nutrientes necesarios para su crecimiento y desarrollo, por lo que son plantas excepcionalmente sensibles a la calidad del aire (Benzing, 2000). Además, plantas como las bromeliáceas epífitas son altamente sensibles a variaciones en las condiciones microambientales como la disponibilidad de agua (en forma de lluvia, neblina o rocío), la cantidad de luz que reciben, así como de los nutrientes que adquieren de la atmósfera, elementos climáticos que pueden variar de manera importante a lo largo del año (Zotz y Asshoff, 2009; Graham y Andrade, 2004; Mondragón *et al.* 2004; Andrade, 2003).

Estos elementos climáticos presentan una variabilidad importante en la Península de Yucatán, ya que en esta región de México existe una estacionalidad, además de un gradiente de precipitación que va de noroeste (que recibe menos de 500 mm de precipitación media anual) a sur (que recibe aproximadamente 1600 mm de precipitación media anual; Orellana *et al.* 2009) como se aprecia en la figura 1.3 del Capítulo I. Es posible encontrar diversos tipos de vegetación a lo largo de este gradiente, lo que ofrece condiciones altamente contrastantes para las 27 especies de bromeliáceas epífitas que ahí se distribuyen (Carnevali *et al.* 2010; Ramírez *et al.*, 2004). En este sentido, la respuesta fisiológica de ciertas especies de bromeliáceas epífitas ante variaciones en las condiciones climáticas ha sido bien documentado (Reyes-García *et al.* 2012; Cach-Pérez, 2008; Cervantes *et al.* 2005; Graham y Andrade, 2004; Andrade, 2003), sin embargo, se sabe poco sobre la respuesta fenotípica de estas plantas cuando se encuentran creciendo bajo condiciones ambientales contrastantes.

Dentro de la familia Bromeliaceae, las hojas son el componente principal del cuerpo vegetativo de la planta, y las funciones que se dan exclusivamente en las raíces u hojas en otras plantas, operan juntos en las hojas de las bromeliáceas. En estas estructuras, se

encuentran los tricomas, estructuras altamente especializados en la absorción de agua y nutrimentos, que además cubren y protegen a los estomas. La composición de los tricomas y estomas en las hojas de las Bromeliaceae, determina la forma en que las plantas obtienen los recursos necesarios para su crecimiento de manera más marcada que en otros grupos de plantas. Por tanto, la relación entre los tricomas y los estomas ayuda a explicar cómo miembros de la familia Bromeliaceae están presentes en un amplio rango de ambientes, incluso los que pueden ser considerados adversos (Benzing, 2000).

La importancia de ambas estructuras foliares ha sido demostrada, debido a que, por ejemplo, de acuerdo a la densidad, tamaño, simetría y flexibilidad de los tricomas existen especies de bromeliáceas epífitas confinadas a ciertos hábitats con características muy particulares (Stefano *et al.* 2008; Benzing *et al.* 1978). Por otro lado, es sabido que la forma de vida en miembros del género *Tillandsia*, influye sobre la densidad de tricomas en la superficie foliar: especies que forman un tanque para la acumulación de agua, presentan mayor densidad de tricomas en la base de la hoja, por otro lado, especies atmosféricas presentan una distribución uniforme de los tricomas a lo largo de la superficie foliar (Benzing, 2000).

Sin embargo, no es solo la forma de vida de la planta lo que afecta la estructura y densidad de los tricomas y estomas. Fluctuaciones ambientales pueden influir sobre el desarrollo de los estomas. Por ejemplo, la calidad y cantidad de luz producen diferencias en la densidad de estomas: plantas creciendo bajo condiciones de alta luminosidad tienen menor número de estomas que plantas creciendo en la sombra; la exposición a la sequía durante la producción de hojas nuevas, produce una reducción en la densidad estomática en relación a las hojas viejas de la planta (Cach-Pérez-2008; Awada *et al.* 2002; Liu-Gitz *et al.* 2000; Ceulemans *et al.* 1995; Ciha y Brun, 1975).

Aún especies conespecíficas, creciendo bajo condiciones contrastantes de exposición lumínica y de humedad relativa, muestran respuestas acordes a dichas condiciones, especialmente en respuesta a la densidad de flujo de fotones (Dimmitt, 1985). También es

posible observar una reducción en el número de tricomas en especies méxicas<sup>4</sup>, así como un desarrollo importante de los escudos<sup>5</sup> de estos en especies de zonas secas (Benzing, 2000). Por tanto, varios autores sugieren que diferentes combinaciones de condiciones abióticas como radiación solar, temperatura, precipitación, humedad relativa, influyen de manera importante en el desarrollo vegetal, particularmente sobre su morfología (Molina-Montenegro *et al.* 2005; Körner, 2003; Lambers *et al.* 1998; Gianfagna *et al.* 1992).

Por tanto, el objetivo de este trabajo fue el de caracterizar la posible variación morfológica (densidad de estomas y tricomas, tamaño y forma de los mismos) en las bromeliáceas epífitas de seis ambientes contrastantes de la Península de Yucatán. En particular, 1) se comparó la densidad de estomas y tricomas en diferentes secciones (base, parte media y punta) y caras (haz y envés) de hojas de bromeliáceas epífitas creciendo bajo condiciones ambientales contrastantes; 2) se comparó la densidad total de tricomas y estomas entre especies y ambientes; 3) se describió y comparó la morfología de los estomas y tricomas (forma y tamaño) en especies de bromeliáceas epífitas de seis tipos de vegetación diferentes.

Dado que la modificación en el número de estomas y tricomas foliares puede ser considerada como una medida para afrontar el estrés ambiental, se esperaba encontrar diferencias en la densidad, forma y tamaño de los estomas y tricomas de las diferentes especies de bromeliáceas epífitas que se encuentran en los distintos tipos de vegetación de la Península de Yucatán, ya que estas plantas se encontrarán creciendo bajo condiciones microclimáticas altamente contrastantes.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Colecta**

Se colectaron cinco individuos de todas las especies de bromeliáceas epífitas encontradas dentro de los cuadrantes previamente establecidos en seis tipos de

---

<sup>4</sup> Especies creciendo en zonas húmedas.

<sup>5</sup> Se llama escudo del tricoma al disco central de este, del cual se desprenden las alas.

vegetación diferentes (Figura 1.2 del Capítulo I). La colecta de plantas se realizó entre octubre de 2011 y febrero de 2012. Las plantas colectadas fueron trasladadas a Laboratorio de Anatomía Vegetal de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).

### **Impresiones foliares y determinación de la densidad de estomas y tricomas**

Una hoja de la parte media de la roseta de cada individuo colectado, fue cortada desde la base y se le aplicó barniz para uñas comercial sobre toda la superficie del haz y del envés, mismo que produce impresiones de las hojas, sin modificar el tamaño de sus estructuras anatómicas. El envés de la hoja se raspó cuidadosamente con ayuda de pinzas de relojero, con la finalidad de eliminar las alas de los tricomas y, de esta forma, hacer visibles a los estomas. Una vez hecho esto, se aplicó barniz de uñas comercial sobre toda la superficie del haz y del envés de la hoja, el cual, una vez seco, formó una capa que fue removida cuidadosamente con las pinzas para relojero. La impresión de cada cara de la hoja fue dividida en tres secciones: base, parte media y punta de la hoja. Cada sección fue montada en un portaobjetos, y sobre la muestra, se le colocó un cubreobjetos, para ser observada y fotografiada en un microscopio óptico (DME, Leica Microsystems GmbH, Weitzlar, Alemania) con un objetivo 10x, y con una cámara digital (Moticam 2500, Motic China Group Co. LTD. China) montada en él. Cada fotografía obtenida, cubrió un área de  $0.3639 \text{ mm}^2$ ; en cada fotografía del haz se contó el número de tricomas presentes, mientras que en las fotografías del envés se contó el número de estomas y tricomas. La densidad de ambas estructuras se presenta por  $\text{mm}^2$ .

### **Morfología de estomas y tricomas foliares**

Para la caracterización de la morfología de estomas y tricomas, una segunda hoja de la parte media de la roseta de cada planta fue cortada ( $n=3$ ). Se cortó un centímetro de la parte media de la hoja y se deshidrató en etanol. Para ello, cada muestra fue colocada en diferentes concentraciones de etanol (20%, 40%, 60%, 70%, 80%, 90%, 100%) por 20 minutos en cada concentración. Posteriormente, las muestras fueron secadas a punto crítico en una secadora SAMDRI 795 (Tousimis, E.U.A.), y fijadas a soportes para muestras de cobre con ayuda de cinta doble cara. Cada muestra fue recubierta de oro en

un metalizador Denton Vacuum Desk II (Denton Vacuum LLC, U.S.A.). Una vez metalizadas, las muestras se observaron en un microscopio electrónico de barrido JEOL-JSM-6360LV (Jeol LTD, Japon) a 15 Kw de voltaje. Para hacer posible la visibilidad de los estomas, las alas de los tricomas fueron eliminadas con ayuda de la cinta doble cara una vez que las muestras fueron secada a punto crítico. La descripción de los estomas y tricomas se basó en la establecida por Benzing (2000), resaltando algunas particularidades en las alas de los tricomas no presentadas en la descripción antes mencionada. La caracterización morfológica de ambas estructuras consistió en la medición del largo, ancho y área del escudo, y del tricoma completo (incluyendo las alas); así como en la medición del largo, ancho y área del poro estomático y del estoma completo. Las mediciones se realizaron con ayuda del software CeleraScope V.1.0 CeleraScope V.1.0.

### **Formas de vida y precipitación**

Para identificar posibles relaciones (influencia) de la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación incluido en este trabajo sobre bromeliáceas epífitas tipo tanque y tipo atmosféricas (y de esta forma evaluar su respuesta), se ajustó una regresión lineal del parámetro antes mencionado con el tamaño del centro del tricoma, el tricoma completo (incluyendo alas), del estoma y del poro estomático. Para estas regresiones se utilizó el programa SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc. 2006. Alemania).

### **Índice de plasticidad**

A partir de las medidas del tamaño del centro del tricoma, tricoma completo (incluyendo alas), tamaño del estoma y tamaño del poro estomático, se calculó el índice de plasticidad morfológica para las especies de bromeliáceas epífitas que se pudieron encontrar en más de un tipo de vegetación. Detalles de la metodología para el cálculo del parámetro aparecen en la metodología del Capítulo III.

### **Análisis estadístico**

Se usó un análisis de varianza factorial (ANOVA;  $\alpha=0.05$ ) para identificar posibles

diferencias en la densidad de estomas y tricomas entre partes y caras de las hojas, así como entre especies y tipos de vegetación (en los que se encontró a las especies). Un ANOVA simple se usó para evaluar diferencias en la densidad de ambas estructuras entre formas de vida de las bromeliáceas epífitas (tanque vs atmosférica). Otro ANOVA factorial se empleó para comparar los diferentes parámetros morfológicos medidos en cada estructura. Se usó la prueba de Tukey en todos los casos. Se comprobó la normalidad de los datos previo a los análisis. El software Statistica 8 (Statsoft, Inc. 1984-2007, E.U.A.) fue usado en todos los casos.

## RESULTADOS

### Densidad de estomas y tricomas

Se caracterizaron 14 especies de bromeliáceas epífitas en los seis tipos de vegetación incluidos en la tesis. Ocho especies se encontraron en más de un tipo de vegetación (Cuadro 5.1). Se encontró que para el haz de la hoja *Tillandsia balbisiiana* (selva alta), *Tillandsia fasciculata* (selva mediana), *Tillandsia recurvata*, *Tillandsia schiedeana* y *Tillandsia yucatanana* (las tres especies en la selva baja y mediana) presentaron mayor densidad de tricomas en la base de la hoja, con respecto a las otras secciones (F=9.483, P=0.0033; F=3.466, P=0.0065; F=20.881, P=0.0001; F=12.294, P=0.0043 and F=4.01, P=0.0464, respectivamente). *Tillandsia juncea* (selva alta) y *T. yucatanana* (matorral de duna costera) tuvieron mayor densidad de tricomas en la parte media de la hoja (F=7.522, P=0.0076; F=0.234, P=0.0021, respectivamente), *T. brachycaulos* (selva mediana) no difirió en el número de tricomas entre la parte media y punta de la hoja (F=0.845; P=0.4537). No se encontraron especies que presentaran la mayor densidad de tricomas en la punta de la hoja (Cuadro 5.1).

Por otro lado, para el envés de la hoja, sólo *T. schiedeana* (selva baja) presentó mayor densidad de tricomas en la base de la hoja ( $47.8 \pm 2.4$ ; F=19.212; P=0.0088), mientras que *T. balbisiiana* (selva alta) presentó mayor densidad en la parte media ( $49.5 \pm 1.6$ ; F=3.924; P=0.0071). Esta misma especie, junto con *T. schiedeana* en la selva alta, tuvieron el menor número de tricomas en la base de la hoja ( $33.9 \pm 3.3$  y  $32.1 \pm 0.9$ , respectivamente), *T. brachycaulos* (selva baja) en la parte media de la hoja ( $35.7 \pm 1.9$ ),

mientras que *T. recurvata* (en la selva baja) presentó el menor número de tricomas en la punta de la hoja ( $20.2 \pm 2.4$ ; Cuadro 5.2).

En cuanto a las especies que pueden encontrarse en más de un tipo de vegetación, *Aechmea bracteata*, *T. brachycaulos* y *T. dasyliriifolia* no difirieron el número total de tricomas entre los respectivos tipos de vegetación en los que se distribuyen ( $F=0.4316$ ,  $F=0.5174$ ;  $F=3.104$ ,  $P=0.0570$ ;  $F=0.889$ ,  $P=0.4802$ , respectivamente). Por otro lado, *T. balbisiana*, *T. fasciculata* y *T. recurvata* tuvieron menor densidad de tricomas en la selva alta, mientras que *T. schiedeana* tuvo mayor número de tricomas por  $\text{mm}^2$  en este mismo tipo de vegetación ( $39.8 \pm 2.3$ ).

**Cuadro 5.1.** Número de tricomas por mm<sup>2</sup> en las diferentes partes del haz de la hoja. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; P.- Petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta. Los datos son promedio ± EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre partes de la hoja. N=3.

Espece de bromeliácea	Sitio	Base	Parte media	Punta	Promedio del haz
<i>Aechmea bracteata</i>	SB	4.6 ± 0.5 <sup>a</sup>	3.8 ± 0.9 <sup>a</sup>	3.7 ± 0.5 <sup>a</sup>	3.8 ± 0.5
<i>Aechmea bracteata</i>	SA	4.9 ± 0.9 <sup>a</sup>	3.7 ± 0.5 <sup>a</sup>	4.6 ± 1.0 <sup>a</sup>	4.5 ± 0.8
<i>Catopsis nutans</i>	SA	39.4 ± 9.7 <sup>a</sup>	27.5 ± 2.7 <sup>a</sup>	29.3 ± 3.7 <sup>a</sup>	32 ± 10.8
<i>Tillandsia balbisiana</i>	DC	103.7 ± 8.7 <sup>a</sup>	102.8 ± 7.4 <sup>a</sup>	96.4 ± 8.0 <sup>a</sup>	101 ± 4.2
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SB	89 ± 0.6 <sup>a</sup>	75.2 ± 5.6 <sup>a</sup>	77 ± 4.3 <sup>a</sup>	80.4 ± 2.9
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SA	67.8 ± 5.6 <sup>a</sup>	56.8 ± 3.9 <sup>a</sup>	48.5 ± 1.8 <sup>b</sup>	57.7 ± 3.6
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SB	45.2 ± 5.3 <sup>a</sup>	36.8 ± 4.3 <sup>a</sup>	38.82 ± 3.1 <sup>a</sup>	40.3 ± 2.6
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SM	33 ± 1.6 <sup>b</sup>	40.3 ± 6.4 <sup>a</sup>	36.7 ± 1.8 <sup>ab</sup>	36.7 ± 2.2
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SA	33.9 ± 8.8 <sup>b</sup>	47.7 ± 0.9 <sup>a</sup>	49.5 ± 5.7 <sup>a</sup>	43.7 ± 3.9
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	DC	38.8 ± 8.4 <sup>a</sup>	40.4 ± 5.1 <sup>a</sup>	32.1 ± 5.6 <sup>a</sup>	37 ± 3.5
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	MC	35 ± 5.20 <sup>a</sup>	30.6 ± 2.7 <sup>a</sup>	34.8 ± 3.6 <sup>a</sup>	33.5 ± 2.1
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	SA	26.6 ± 0.9 <sup>a</sup>	30.3 ± 4.2 <sup>a</sup>	31.2 ± 31.9 <sup>a</sup>	26.4 ± 2
<i>Tillandsia elongata</i> var. <i>subimbricata</i>	SB	27.6 ± 3.2 <sup>a</sup>	26.6 ± 2.4 <sup>a</sup>	26.6 ± 1.8 <sup>a</sup>	26.9 ± 1.3
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SB	70.5 ± 5.3 <sup>a</sup>	77.1 ± 5.6 <sup>a</sup>	67.7 ± 3.9 <sup>a</sup>	71.7 ± 2.9
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SM	79.8 ± 6.4 <sup>a</sup>	70.6 ± 2.4 <sup>a</sup>	59.6 ± 5.6 <sup>b</sup>	69.9 ± 3.9
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SA	61.4 ± 5.1 <sup>a</sup>	50.4 ± 4.1 <sup>a</sup>	57.8 ± 2.8 <sup>a</sup>	56.5 ± 2.6
<i>Tillandsia juncea</i>	SA	32.1 ± 3.9 <sup>b</sup>	55.9 ± 4.6 <sup>a</sup>	29.4 ± 4.8 <sup>b</sup>	39.1 ± 4.8
<i>Tillandsia recurvata</i>	SB	59.8 ± 6.4 <sup>a</sup>	45.3 ± 5.6 <sup>ab</sup>	33.7 ± 3.8 <sup>b</sup>	46.3 ± 4.3
<i>Tillandsia recurvata</i>	SM	74.2 ± 3.2 <sup>a</sup>	58.6 ± 5.1 <sup>b</sup>	39.4 ± 2.4 <sup>c</sup>	57.4 ± 5.4
<i>Tillandsia recurvata</i>	SA	19.2 ± 1.6 <sup>a</sup>	26.3 ± 3.5 <sup>a</sup>	22.7 ± 2.5 <sup>a</sup>	22.7 ± 1.7
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SB	54.2 ± 2.4 <sup>a</sup>	35.8 ± 3.2 <sup>b</sup>	36.7 ± 2.4 <sup>b</sup>	42.3 ± 3.3
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SM	47.8 ± 4.9 <sup>a</sup>	46.8 ± 5.5 <sup>ab</sup>	37.7 ± 3.3 <sup>b</sup>	44.1 ± 2.8
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SA	56.1 ± 3.3 <sup>a</sup>	59.7 ± 2.4 <sup>a</sup>	53.3 ± 0.9 <sup>a</sup>	56.3 ± 1.5
<i>Tillandsia streptophylla</i>	P	39.4 ± 3.9 <sup>a</sup>	33 ± 1.6 <sup>a</sup>	35.6 ± 2.8 <sup>a</sup>	36.1 ± 1.7
<i>Tillandsia usneoides</i>	DC	37.6 ± 2.9 <sup>a</sup>	26.6 ± 1.9 <sup>a</sup>	26.6 ± 2.6 <sup>a</sup>	30.3 ± 2.9
<i>Tillandsia utriculata</i>	SA	25.7 ± 2.4 <sup>a</sup>	22.9 ± 3.3 <sup>a</sup>	25.7 ± 3.7 <sup>a</sup>	24.8 ± 1.7
<i>Tillandsia yucatanana</i>	DC	51.4 ± 5.1 <sup>b</sup>	63.4 ± 2.9 <sup>a</sup>	54.2 ± 4.3 <sup>a</sup>	56.3 ± 2.6
<i>Tillandsia yucatanana</i>	MC	70.9 ± 4.1 <sup>a</sup>	45.5 ± 3.9 <sup>b</sup>	52.4 ± 4.5 <sup>b</sup>	56.3 ± 3.9
<i>Tillandsia yucatanana</i>	SB	64.1 ± 1.7 <sup>a</sup>	59.9 ± 5.2 <sup>a</sup>	50.3 ± 2.8 <sup>b</sup>	58.1 ± 2.5

**Cuadro 5.2.** Número de tricomas por mm<sup>2</sup> en las diferentes partes del envés de la hoja. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; P.- Petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta. Los datos son promedio ± EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre partes de la hoja. N=3

Especie de bromeliácea	Sitio	Base	Parte media	Punta	Promedio del haz
<i>Aechmea bracteata</i>	SB	22.9 ± 1.4 <sup>a</sup>	26.6 ± 1.4 <sup>a</sup>	26.6 ± 1.9 <sup>a</sup>	25.4 ± 1.5
<i>Aechmea bracteata</i>	SA	26.6 ± 1.9 <sup>a</sup>	32 ± 2.3 <sup>a</sup>	22.9 ± 0.6 <sup>a</sup>	27.2 ± 2
<i>Catopsis nutans</i>	SA	25.6 ± 1.8 <sup>a</sup>	24.7 ± 4.1 <sup>a</sup>	19.2 ± 1.6 <sup>a</sup>	23.2 ± 5.1
<i>Tillandsia balbisiana</i>	DC	55 ± 1.63 <sup>b</sup>	51.3 ± 3.3 <sup>b</sup>	66.9 ± 3.2 <sup>a</sup>	57.6 ± 2.7
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SB	55 ± 4.2 <sup>a</sup>	55 ± 1.5 <sup>a</sup>	56.9 ± 0.9 <sup>a</sup>	55.7 ± 1.3
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SA	33.9 ± 3.3 <sup>b</sup>	49.5 ± 1.6 <sup>a</sup>	39.4 ± 2.4 <sup>b</sup>	40.9 ± 2.6
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SB	39.1 ± 1.5 <sup>ab</sup>	35.7 ± 1.9 <sup>b</sup>	43.6 ± 2.2 <sup>a</sup>	39.5 ± 1.3
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SM	40.3 ± 3.9 <sup>a</sup>	41.2 ± 1.6 <sup>a</sup>	37.6 ± 2.5 <sup>a</sup>	39.7 ± 1.5
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SA	42.2 ± 3.4 <sup>a</sup>	39.5 ± 2.4 <sup>a</sup>	40.4 ± 3.3 <sup>a</sup>	40.7 ± 1.4
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	DC	34.9 ± 2.9 <sup>a</sup>	42.3 ± 3.3 <sup>a</sup>	39.5 ± 2.4 <sup>a</sup>	38.9 ± 1.7
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	MC	35.8 ± 1.6 <sup>a</sup>	36.7 ± 0.9 <sup>a</sup>	36 ± 0.25 <sup>a</sup>	36.2 ± 0.6
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	SA	31.3 ± 0.9 <sup>a</sup>	30.3 ± 1.6 <sup>a</sup>	28.5 ± 1.8 <sup>a</sup>	30 ± 0.9
<i>Tillandsia elongata</i> var. <i>subimbricata</i>	SB	26.6 ± 1.8 <sup>a</sup>	34.9 ± 3.3 <sup>a</sup>	27.6 ± 3.1 <sup>a</sup>	29.7 ± 1.9
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SB	66.6 ± 3.6 <sup>a</sup>	72.1 ± 3.1 <sup>a</sup>	60.5 ± 3.1 <sup>a</sup>	66.4 ± 2.2
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SM	61.7 ± 3.6 <sup>a</sup>	60.9 ± 2.7 <sup>a</sup>	64.2 ± 3.7 <sup>a</sup>	62.3 ± 1.8
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SA	56.8 ± 0.9 <sup>a</sup>	53.2 ± 3.3 <sup>a</sup>	62.3 ± 3.3 <sup>a</sup>	57.4 ± 1.9
<i>Tillandsia juncea</i>	SA	44.9 ± 2.4 <sup>a</sup>	43.1 ± 1.8 <sup>a</sup>	43.1 ± 3.3 <sup>a</sup>	43.7 ± 1.3
<i>Tillandsia recurvata</i>	SB	37.6 ± 2.4 <sup>a</sup>	32.9 ± 3.2 <sup>a</sup>	20.2 ± 2.4 <sup>b</sup>	30.2 ± 2.9
<i>Tillandsia recurvata</i>	SM	22.9 ± 2.4 <sup>a</sup>	23.8 ± 2.4 <sup>a</sup>	27.9 ± 1.6 <sup>a</sup>	24.7 ± 1.3
<i>Tillandsia recurvata</i>	SA	19.2 ± 2.7 <sup>a</sup>	21.1 ± 1.8 <sup>a</sup>	19.2 ± 2.7 <sup>a</sup>	19.8 ± 1.2
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SB	47.8 ± 2.4 <sup>a</sup>	35.8 ± 3.2 <sup>b</sup>	37.7 ± 2.4 <sup>a</sup>	40.1 ± 2.3
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SM	35.5 ± 1.3 <sup>a</sup>	33.5 ± 1.3 <sup>a</sup>	33.9 ± 1.2 <sup>a</sup>	34.3 ± 0.7
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SA	32.1 ± 0.9 <sup>b</sup>	45.9 ± 2.4 <sup>a</sup>	41.8 ± 3 <sup>a</sup>	39.8 ± 2.3
<i>Tillandsia streptophylla</i>	P	20.2 ± 2.4 <sup>a</sup>	16.5 ± 1.6 <sup>a</sup>	22.9 ± 0.9 <sup>a</sup>	19.9 ± 1.3
<i>Tillandsia usneoides</i>	DC	29.3 ± 1.1 <sup>a</sup>	28.4 ± 1.1 <sup>a</sup>	26.6 ± 1.9 <sup>a</sup>	28.1 ± 1.3
<i>Tillandsia utriculata</i>	SA	32.1 ± 3.3 <sup>a</sup>	29.4 ± 2.4 <sup>a</sup>	25.7 ± 2.4 <sup>a</sup>	29.1 ± 1.6
<i>Tillandsia yucatana</i>	DC	34.9 ± 3.3 <sup>a</sup>	33.1 ± 2.8 <sup>a</sup>	35.8 ± 3.2 <sup>a</sup>	34.6 ± 1.6
<i>Tillandsia yucatana</i>	MC	45.9 ± 1.8 <sup>a</sup>	43.2 ± 3.3 <sup>a</sup>	43.2 ± 1.8 <sup>a</sup>	44.1 ± 1.3
<i>Tillandsia yucatana</i>	SB	40.17 ± 0.9 <sup>a</sup>	38.2 ± 1.7 <sup>a</sup>	37.8 ± 1.8 <sup>a</sup>	38.7 ± 0.9

En la densidad de estomas (Cuadro 5.3), se encontró que algunas especies presentaron mayor densidad en la parte media de la hoja, éstas fueron: *T. elongata* var. *subimbricata* (17.05 ± 0.9), *T. fasciculata* (selva mediana y alta, 20.2 ± 2.4 y 15.6 ± 1.8, respectivamente), *T. recurvata* (selva baja, 11.9 ± 1.8) y *T. streptophylla* (12.8 ± 1.8). Por

otro lado, *Aechmea bracteata* y *Catopsis nutans* (ambas en la selva alta) presentaron mayor número de estomas por mm<sup>2</sup> en la punta de la hoja ( $21.4 \pm 0.3$  y  $13.7 \pm 1.6$ , respectivamente).

Por su parte, las especies que se encuentran en más de un tipo de vegetación, *T. brachycaulos*, *T. recurvata*, *T. schiedeana* y *T. yucatanana* no difirieron en cuanto a la densidad total de estomas entre los diferentes tipos de vegetación en los que se encuentran. Por otro lado, *A. bracteata* ( $25.7 \pm 2$ ), *T. balbisiana* ( $15.3 \pm 1.1$ ), y *T. fasciculata* ( $24.8 \pm 1.7$ ) tuvieron mayor densidad de estomas en la selva baja con respecto a la selva mediana y selva alta.

Finalmente, la comparación entre formas de vida de las bromeliáceas epífitas (tanque vs atmosféricas), mostró que las especies atmosféricas tienen en promedio hasta 42% más tricomas por mm<sup>2</sup> que las especies tanque, sin embargo, éstas últimas tienen en promedio hasta 34% más estomas por mm<sup>2</sup> que las especies atmosféricas.

**Cuadro 5.3.** Número de estomas por mm<sup>2</sup> en las diferentes partes de la hoja. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; P.- Petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta. Los datos son promedio  $\pm$  EE. Letras diferentes indican diferencias significativas entre partes de la hoja. N=3

Espece de bromeliácea	Sitio	Base	Parte media	Punta	Promedio
<i>Aechmea bracteata</i>	SB	23.7 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>	25.7 $\pm$ 2.3 <sup>a</sup>	27.5 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	25.7 $\pm$ 2
<i>Aechmea bracteata</i>	SA	6.8 $\pm$ 0.6 <sup>c</sup>	10.9 $\pm$ 0.9 <sup>b</sup>	21.4 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	13.1 $\pm$ 2.2
<i>Catopsis nutans</i>	SA	5.5 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	10.1 $\pm$ 1.8 <sup>ab</sup>	13.7 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	9.8 $\pm$ 4.4
<i>Tillandsia balbisiana</i>	DC	16.5 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	13.6 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	15.6 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	15.3 $\pm$ 1.1
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SB	16.5 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	19.3 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	18.4 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	15.9 $\pm$ 1.3
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SA	5.5 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	6.4 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	8.2 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	6.7 $\pm$ 0.8
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SB	12.1 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	9.6 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	11.3 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>	11 $\pm$ 0.6
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SM	12.8 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	12.8 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	11.9 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	12.5 $\pm$ 0.8
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SA	10.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	11.9 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	11.9 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	11.3 $\pm$ 0.7
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	DC	18.4 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	23.9 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	19.3 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	20.5 $\pm$ 1.2
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	MC	16.5 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	16.2 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	17.7 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	16.8 $\pm$ 0.7
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>	SA	20.2 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	18.4 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	13.8 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	17.4 $\pm$ 1.2
<i>Tillandsia elongata</i> var. <i>subimbricata</i>	SB	8.3 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	17.5 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	11.9 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	12.6 $\pm$ 1.5
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SB	23.1 $\pm$ 2.2 <sup>a</sup>	21.5 $\pm$ 2.5 <sup>a</sup>	29.7 $\pm$ 2.8 <sup>a</sup>	24.8 $\pm$ 1.7
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SM	11.9 $\pm$ 2.4 <sup>b</sup>	20.2 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	13.7 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	15.3 $\pm$ 1.7
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SA	6.4 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	15.6 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	11.1 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	11 $\pm$ 1.6
<i>Tillandsia juncea</i>	SA	4.6 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	4.6 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	6.1 $\pm$ 1.1
<i>Tillandsia recurvata</i>	SB	4.6 $\pm$ 0.9 <sup>b</sup>	11.9 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	8.5 $\pm$ 1.3
<i>Tillandsia recurvata</i>	SM	10.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	9.5 $\pm$ 1.1
<i>Tillandsia recurvata</i>	SA	6.4 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	8.2 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	10.1 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	8.2 $\pm$ 0.9
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SB	8.3 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	10.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	7.4 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	8.6 $\pm$ 0.9
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SM	6.6 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	8.9 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	8.2 $\pm$ 0.7
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SA	6.4 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	8.3 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	8.6 $\pm$ 1.1 <sup>a</sup>	7.8 $\pm$ 0.7
<i>Tillandsia streptophylla</i>	P	7.3 $\pm$ 0.9 <sup>b</sup>	12.8 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	8.3 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	9.5 $\pm$ 1.1
<i>Tillandsia usneoides</i>	DC	6.4 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 1.4 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	8.2 $\pm$ 0.9
<i>Tillandsia utriculata</i>	SA	15.6 $\pm$ 3.3 <sup>a</sup>	16.5 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	12.3 $\pm$ 2.8 <sup>a</sup>	17.1 $\pm$ 1.4
<i>Tillandsia yucataná</i>	DC	5.5 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	10.1 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>	8.3 $\pm$ 1.3
<i>Tillandsia yucataná</i>	MC	8.3 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	13.8 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	10.4 $\pm$ 1.1
<i>Tillandsia yucataná</i>	SB	8.3 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	10.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	9.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	9.2 $\pm$ 0.6

### Descripción y caracterización morfológica

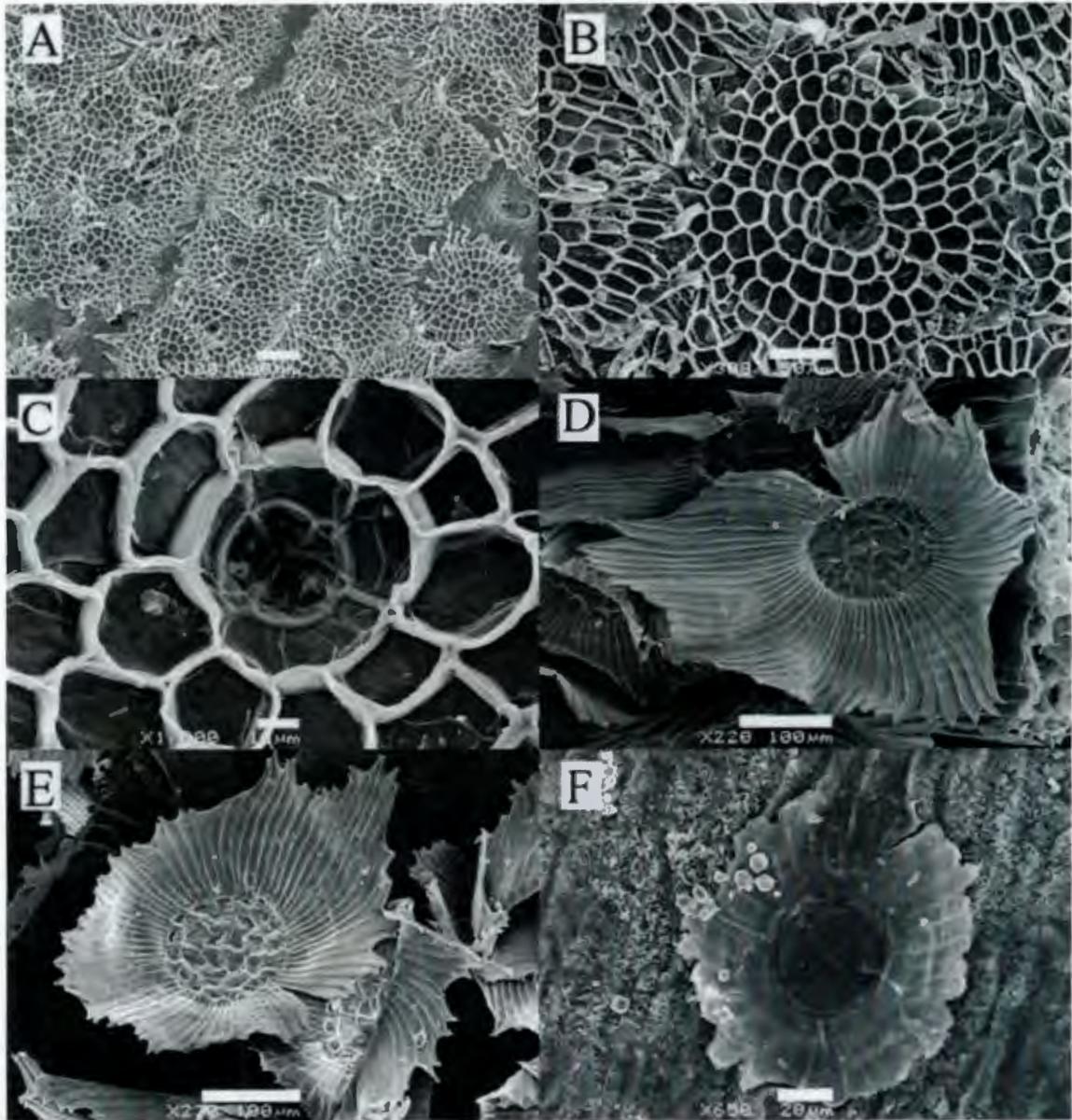
Se describieron y midieron los estomas y tricomas de 12 de las 14 especies de

bromeliáceas epifitas de los seis tipos de vegetación incluidos en el trabajo, las únicas excepciones fueron *Tillandsia usneoides* y *T. utriculata*. Estas 12 especies pertenecen a tres géneros (*Aechmea*, *Catopsis* y *Tillandsia*) y a dos subfamilias: Bromelioideae y Tillandsioideae. *A. bracteata* (Figura 5.1 A-C) presentó tricomas con un disco central de cuatro células en el centro del escudo, y una serie rudimentaria de cuatro anillos alrededor de éste, cada uno formado por células con paredes gruesas (Figura 5.1C). El último anillo constituye unas alas muy pequeñas (Figura 5.1 A y B).

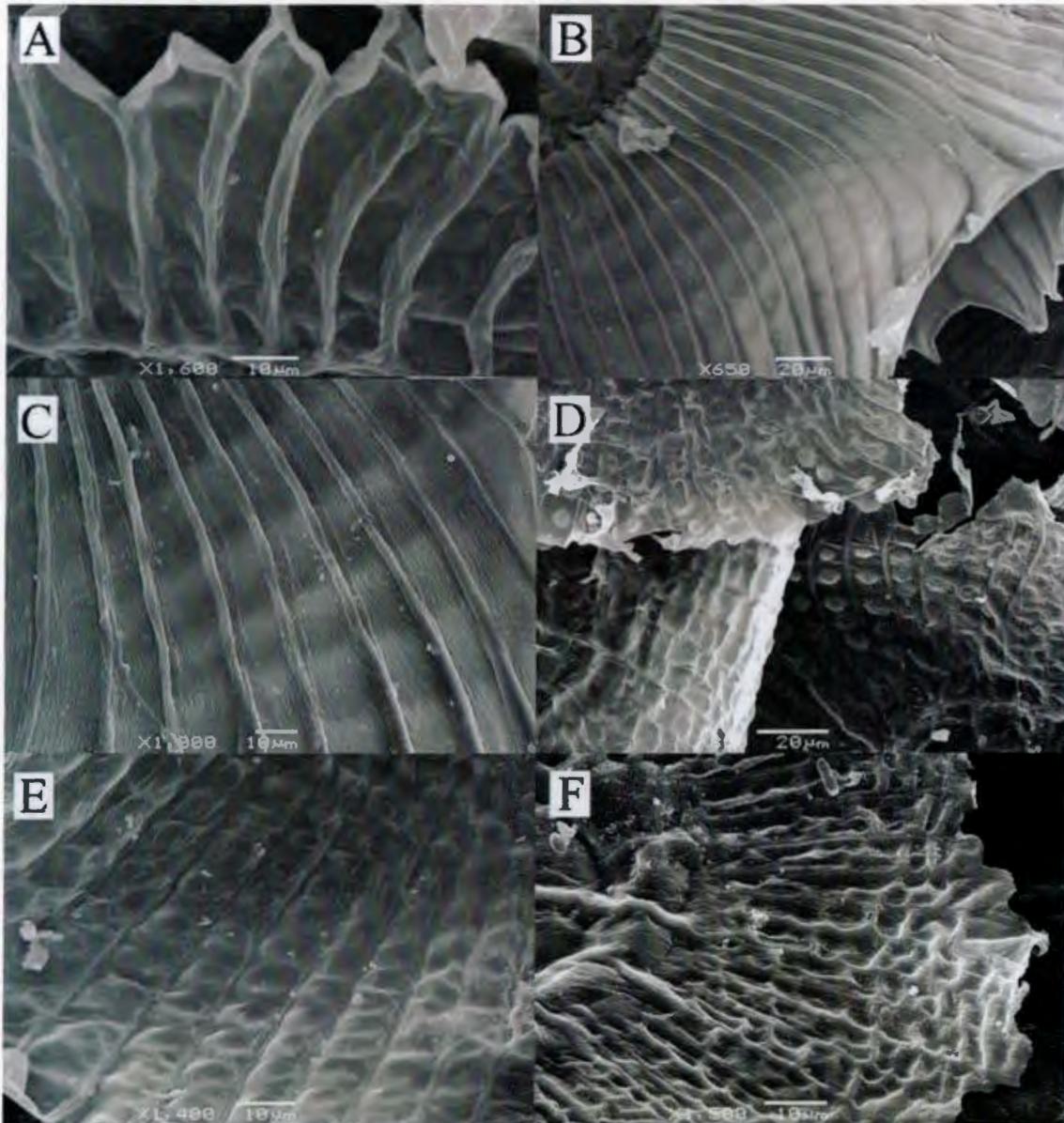
Los tricomas en *Tillandsia* (Figura 5.1 D y E) consistieron en un disco central conformado por cuatro células en forma de cuña del mismo tamaño, que estuvieron rodeadas por uno (en especies como *T. dasyliiriifolia* y *T. fasciculata*) o dos anillos (en especies como *T. balbisiana*, *T. brachycaulos*, *T. elongata* var. *subimbricata*, *T. juncea*, *T. recurvata*, *T. schiedeana* y *T. streptophylla*). Las alas bien desarrolladas, están unidas al último anillo en todos los casos y presentan un extremo más largo que el resto de la estructura (tricomas asimétricos). *Catopsis* presentó una estructura del tricoma muy similar a *Tillandsia*, con un disco central formado de cuatro células, pero únicamente con un anillo al cual se unió el ala (Figura 5.1F). No hubo variación en esta morfología básica en especies que se encontraban en más de un tipo de vegetación.

Las alas en *Tillandsia balbisiana*, *T. juncea*, *T. recurvata*, *T. schiedeana*, *T. streptophylla*, y *T. yucatanana* son lisas, formadas de células con paredes altas, que forman canales que van del extremo del ala hacia el disco central del tricoma (Figura 5.2 A-C). En *T. brachycaulos*, las alas también presentan estos canales, sin embargo no son lisos. A lo largo de los canales se pueden observar pequeñas depresiones circulares que confieren cierta rugosidad al ala (Figura 5.2D). Estructuras similares se pudieron observar también en *T. dasyliiriifolia* y *T. fasciculata*. En cuanto a los estomas, *Aechmea bracteata* presentó estomas hundidos con dos grandes células subsidiarias rodeando a las células guarda (Figura 5.3A), lo que corresponde a la estructura estomatal de la subfamilia bromelioideae creciendo bajo condiciones de sequía. En *C. nutans* se observaron estomas ligeramente hundidos, con células subsidiarias menos distinguibles y células guarda con paredes delgadas más grandes que en *Aechmea* (Figura 5.3B). Las especies del género *Tillandsia* (Figura 3C), mostraron estomas alineados con el resto de la epidermis, con cuatro células subsidiarias rodeando células guarda de paredes delgadas (las más grandes de los tres

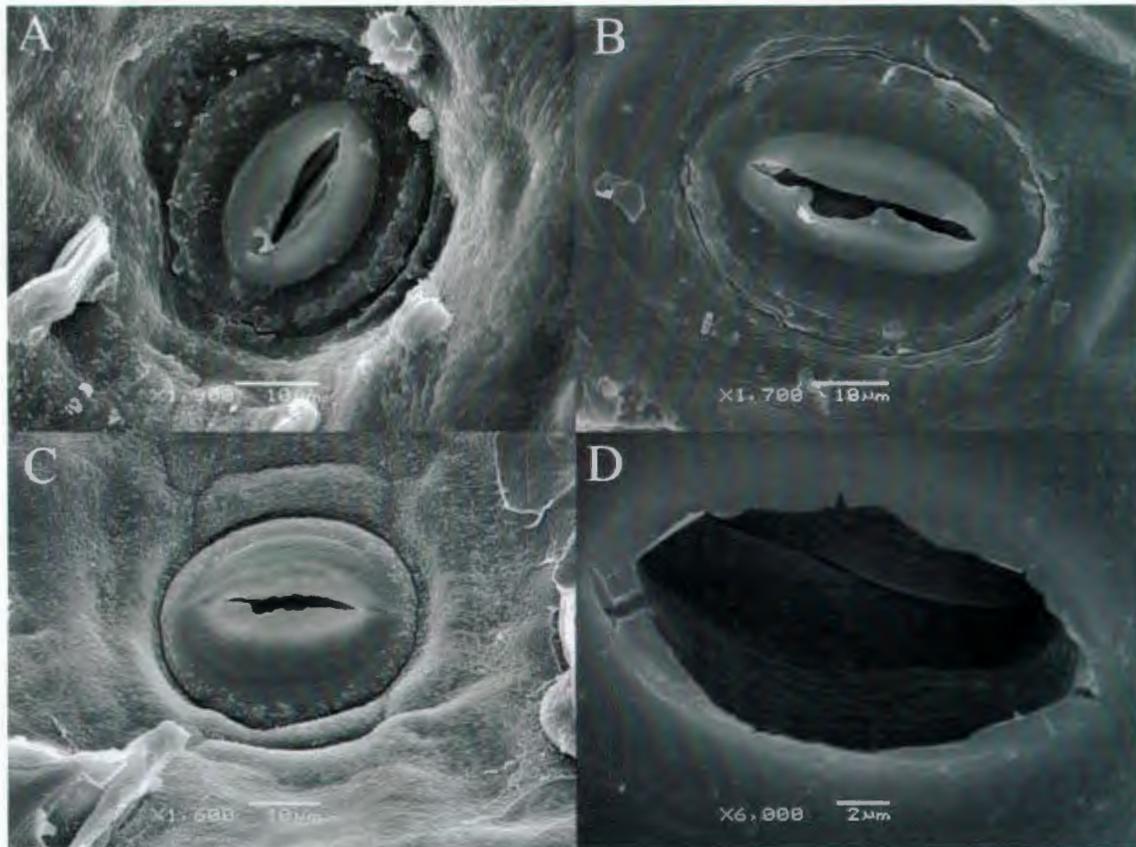
géneros incluidos en este trabajo). También fue posible observar el ostiolo al interior del estoma (Figura 5.3D).



**Figura 5.1.** Fotografías al microscopio electrónico de barrido de tricomas foliares en bromeliáceas epífitas. A) *Aechmea bracteata* (barra de referencia = 100µm); B) maximización de *A. bracteata* (barra de referencia = 50µm); C) centro del tricoma en *A. bracteata* (barra de referencia = 10µm); D) *Tillandsia recurvata* (barra de referencia = 100µm); E) *Tillandsia schiedeana* (barra de referencia = 100µm) y F) *Catopsis nutans* (barra de referencia = 20µm).



**Figura 5.2.** Fotografías al microscopio electrónico de barrido que muestran las alas de los tricomas foliares en bromeliáceas epífitas. A) *Tillandsia balbisiana*; B) y C) *Tillandsia recurvata*; D) y E) *Tillandsia brachycaulos* y F) *Tillandsia brachycaulos*.



**Figura 5.3.** Fotografías al microscopio electrónico de barrido que muestran los estomas foliares en bromeliáceas epifitas. A) *A. bracteata*; B) *C. nutans*; C) *T. balbisiana*; D) ostiolo de *Tillandsia streptophylla*.

*Aechmea bracteata* fue excluida de las mediciones del tamaño de tricomas debido a su estructura completamente diferente a las demás. Las medidas completas de las características de los tricomas se encuentran en el Cuadro 5.4. *Catopsis nutans* fue la especie que presentó los tricomas más pequeños de todas las especies caracterizadas, los cuales fueron 55% y 88% más pequeños (incluyendo las alas) que *T. recurvata* y *T. elongata* var. *subimbricata*, que fueron las especies del género que presentaron los tricomas más grandes y más pequeños, respectivamente.

*Tillandsia elongata* var. *subimbricata* y *T. dasyliiriifolia* tuvieron los discos centrales de los tricomas más pequeños, mientras que *T. recurvata* y *T. schiedeana* presentaron los discos más grandes. En cuanto al tamaño del tricoma completo (es decir, incluyendo las alas), *T. balbisiana*, *T. dasyliiriifolia*, *T. elongata* var. *subimbricata* y *T. fasciculata* tuvieron

los tricomas más pequeños ( $0.02 \mu\text{m}^2$ ), mientras que *T. recurvata*, *T. schiedeana* y *T. yucatanana* presentaron los tricomas más grandes ( $0.08$ ;  $0.06$  and  $0.07 \mu\text{m}^2$ ).

**Cuadro 5.4.** Tamaño (área) de tricomas y estomas en bromeliáceas epífitas de seis tipos vegetación. Abreviaturas: DC.- matorral de duna costera; MC.- manglar chaparro; P.- Petén; SB.- selva baja; SM.- selva mediana; SA.- selva alta. Los datos son promedio  $\pm$  EE.

Bromeliácea	Sitio	Área del tricoma		Área estoma ( $\mu\text{m}^2$ )	
		Disco central ( $\mu\text{m}^2$ )	Completo ( $\text{mm}^2$ )	Estoma	Poro estomát.
<i>Aechmea bracteata</i>	SA	NA	NA	$840 \pm 34$	$127 \pm 8$
<i>Catopsis nutans</i>	SA	$1821 \pm 67$	$0.009 \pm 0.0003$	$1438 \pm 47$	$301 \pm 7$
<i>Tillandsia balbisiana</i>	DC	$6087 \pm 35$	$0.02 \pm 0.001$	$1117 \pm 65$	$135 \pm 2$
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SB	$6837 \pm 61$	$0.03 \pm 0.001$	$839 \pm 41$	$119 \pm 2$
<i>Tillandsia balbisiana</i>	SA	$7243 \pm 32$	$0.03 \pm 0.001$	$793 \pm 34$	$130 \pm 3$
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SB	$8326 \pm 14$	$0.04 \pm 0.003$	$914 \pm 8$	$124 \pm 3$
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SM	$7366 \pm 47$	$0.05 \pm 0.0001$	$892 \pm 10$	$129 \pm 4$
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	SA	$6298 \pm 62$	$0.03 \pm 0.003$	$767 \pm 28$	$84 \pm 3$
<i>Tillandsia dasyliiriifolia</i>	DC	$8286 \pm 48$	$0.04 \pm 0.0001$	$998 \pm 39$	$182 \pm 7$
<i>Tillandsia dasyliiriifolia</i>	MC	$4194 \pm 25$	$0.02 \pm 0.002$	$679 \pm 11$	$119 \pm 4$
<i>Tillandsia elongata</i> var. <i>subimbricata</i>	SB	$3833 \pm 34$	$0.02 \pm 0.001$	$992 \pm 12$	$176 \pm 6$
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SB	$4759 \pm 57$	$0.02 \pm 0.001$	$866 \pm 20$	$141 \pm 8$
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SM	$4921 \pm 49$	$0.03 \pm 0.001$	$884 \pm 4$	$136 \pm 1$
<i>Tillandsia fasciculata</i>	SA	$4347 \pm 65$	$0.02 \pm 0.001$	$861 \pm 6$	$133 \pm 1$
<i>Tillandsia juncea</i>	SA	$6655 \pm 34$	$0.04 \pm 0.001$	$489 \pm 6$	$83 \pm 4$
<i>Tillandsia recurvata</i>	SB	$9894 \pm 38$	$0.07 \pm 0.007$	$618 \pm 2$	$84 \pm 1$
<i>Tillandsia recurvata</i>	SA	$10407 \pm 48$	$0.08 \pm 0.004$	$740 \pm 13$	$103 \pm 5$
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SB	$13170 \pm 49$	$0.06 \pm 0.002$	$908 \pm 17$	$105 \pm 3$
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SM	$10095 \pm 39$	$0.04 \pm 0.002$	$1339 \pm 24$	$159 \pm 2$
<i>Tillandsia schiedeana</i>	SA	$10250 \pm 12$	$0.05 \pm 0.001$	$924 \pm 6$	$90 \pm 2$
<i>Tillandsia streptophylla</i>	P	$8506 \pm 56$	$0.05 \pm 0.002$	$877 \pm 12$	$136 \pm 3$
<i>Tillandsia yucatanana</i>	DC	$5517 \pm 45$	$0.03 \pm 0.003$	$1023 \pm 16$	$149 \pm 1$
<i>Tillandsia yucatanana</i>	SB	$8486 \pm 32$	$0.07 \pm 0.002$	$879 \pm 16$	$103 \pm 1$

En referencia a aquellas especies de bromeliáceas epífitas que se localizan en más de un tipo de vegetación, se encontró que los tricomas foliares de *T. balbisiana* tuvieron un tamaño similar tanto en la selva baja como en la mediana, y que su vez fueron de mayor tamaño que los encontrados en los individuos del matorral de duna costera ( $F=15.017$ ;  $P=0.0062$ ). Por su parte, los individuos de *T. brachycaulos* presentaron los tricomas más

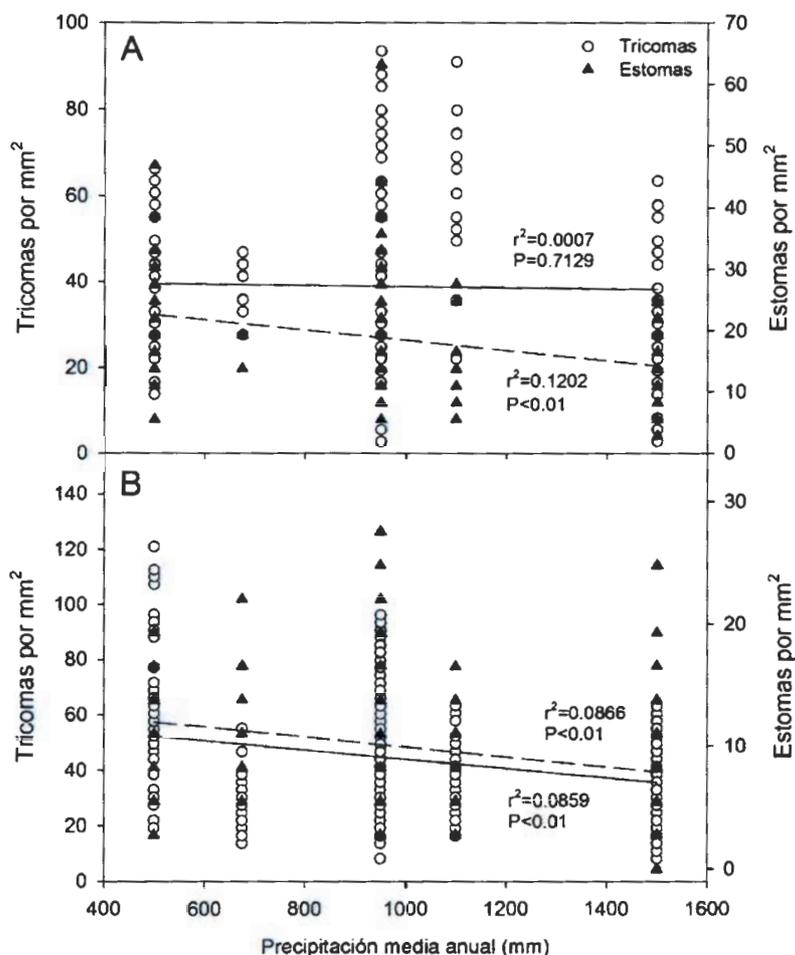
grandes y más pequeños en la selva mediana ( $0.05 \pm 0.0001 \text{ mm}^2$ ) y alta ( $0.03 \pm 0.003 \text{ mm}^2$ ), respectivamente ( $F=4.679$ ;  $P=0.0222$ ). Plantas de *T. dasyliriifolia* tuvieron estomas del doble de tamaño en el matorral de duna costera con respecto a la selva alta ( $P=171.429$ ;  $P=0.0002$ ); En *T. recurvata*, se registraron tricomas más grandes en plantas de la selva alta que en aquellas de la selva baja ( $F=8.658$ ;  $P=0.0422$ ). En *T. yucatanana* se encontraron tricomas de 34% mayor tamaño en plantas de la selva baja con respecto a los del matorral de duna costera.

En cuanto a los estomas, las especies que presentaron los estomas más grandes fueron *C. nutans*, *T. schiedeana* y *T. balbisiana* ( $1438 \pm 47$ ;  $1339 \pm 24$  y  $1117 \pm 65 \mu\text{m}^2$ , respectivamente), mientras que las especies con los tricomas más pequeños fueron *T. juncea*, *T. recurvata* y *T. dasyliriifolia* ( $489 \pm 6$ ;  $618 \pm 2$  y  $679 \pm 11 \mu\text{m}^2$ , respectivamente). *T. juncea* y *T. recurvata* también fueron las especies con el poro estomático más pequeño, junto con *T. brachycaulos* ( $83 \pm 4$ ;  $84 \pm 1$  y  $84 \pm 3 \mu\text{m}^2$ , respectivamente). En contraste, *C. nutans*, *T. dasyliriifolia* y *T. elongata* var. *subimbricata* fueron las especies con el poro estomático más grande ( $301 \pm 7$ ,  $182 \pm 7$ ;  $176 \pm 6 \mu\text{m}^2$ , respectivamente).

En cuanto a las bromeliáceas epífitas que se encontraron en más de un tipo de vegetación, *T. balbisiana* tuvo los estomas de mayor tamaño en el matorral de duna costera ( $1117 \pm 65 \mu\text{m}^2$ ;  $F=9.918$ ;  $P= 0.0125$ ) con respecto a la selva baja ( $839 \pm 41 \mu\text{m}^2$ ) y alta ( $793 \pm 34 \mu\text{m}^2$ ), que no difirieron entre sí. Individuos de *T. brachycaulos* presentaron los estomas más pequeños en la selva alta ( $F=9.247$ ;  $P= 0.0146$ ), con respecto a los otros dos tipos de vegetación en los que se puede encontrar a la especie. *T. dasyliriifolia* presentó estomas más grandes en el matorral de duna costera ( $998 \pm 39 \mu\text{m}^2$ ) con respecto a los individuos que se encontraron en la selva mediana ( $679 \pm 11 \mu\text{m}^2$ ). En *T. fasciculata* se no se encontraron diferencias significativas en plantas de los diferentes tipos de vegetación, al igual que en *T. recurvata*. Por su parte, plantas de *T. yucatanana* tuvieron estomas 15% más pequeños en individuos de la selva baja con respecto a los del matorral de duna costera ( $F=39.606$ ;  $F= 0.0033$ ). Finalmente, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño de los estomas entre bromeliáceas epífitas tipo tanque y tipo atmosféricas ( $F=3.859$ ;  $P= 0.0536$ ), sin embargo, el poro estomático fue significativamente mayor en especies tipo tanque que en atmosféricas ( $F=32.546$ ;  $P<0.05$ ).

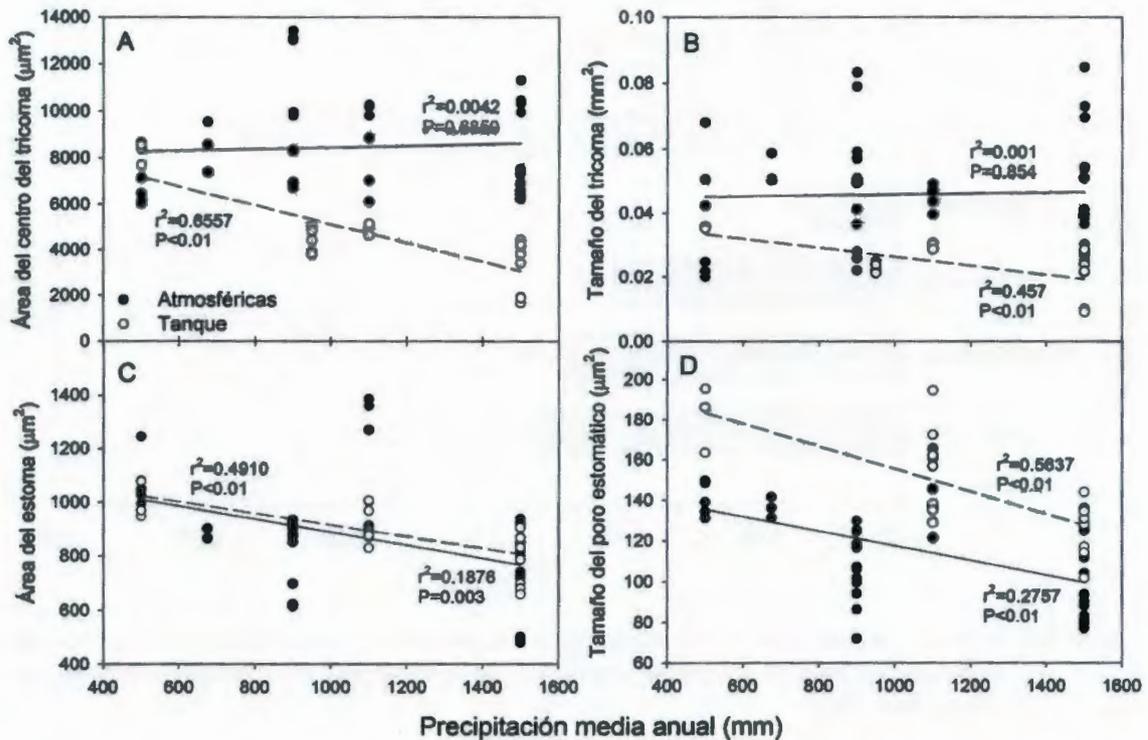
Formas de vida y precipitación

Al evaluar la influencia de la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación incluido en este trabajo, con la densidad de estomas y tricomas en bromeliáceas epífitas tipo tanque y tipo atmosféricas (Figura 5.4), no se encontró relación en las primeras entre el número de tricomas y la precipitación, pero si en cuanto al número de estomas que decreció hacia los sitios más húmedos (Figura 5.4A). Por su parte, en las bromeliáceas tipo atmosféricas, tanto la densidad de estomas como de tricomas decreció con el incremento en la precipitación media anual (Figura 5.4B).



**Figura 5.4.** Regresión lineal simple que relaciona la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación incluida en este trabajo con la densidad de tricomas (línea continua) y estomas (línea discontinua) en A) bromeliáceas tipo tanque y B) tipo atmosféricas. Las gráficas presentan diferentes escalas.

Al hacer la comparación con los diferentes parámetros morfológicos medidos en las bromeliáceas epífitas (Figura 5.5), se encontró que hay una relación negativa de la precipitación media anual con el área del centro del tricoma, tricoma completo (incluyendo alas), tamaño del estoma y del poro estomático de bromeliáceas tipo tanque. Sin embargo, esta misma relación negativa se encontró únicamente con los estomas de las bromeliáceas tipo atmosféricas (Figura 5.5 C y D), ya que los tricomas no presentaron ninguna relación con la precipitación media anual (Figura 5.5 A y B).

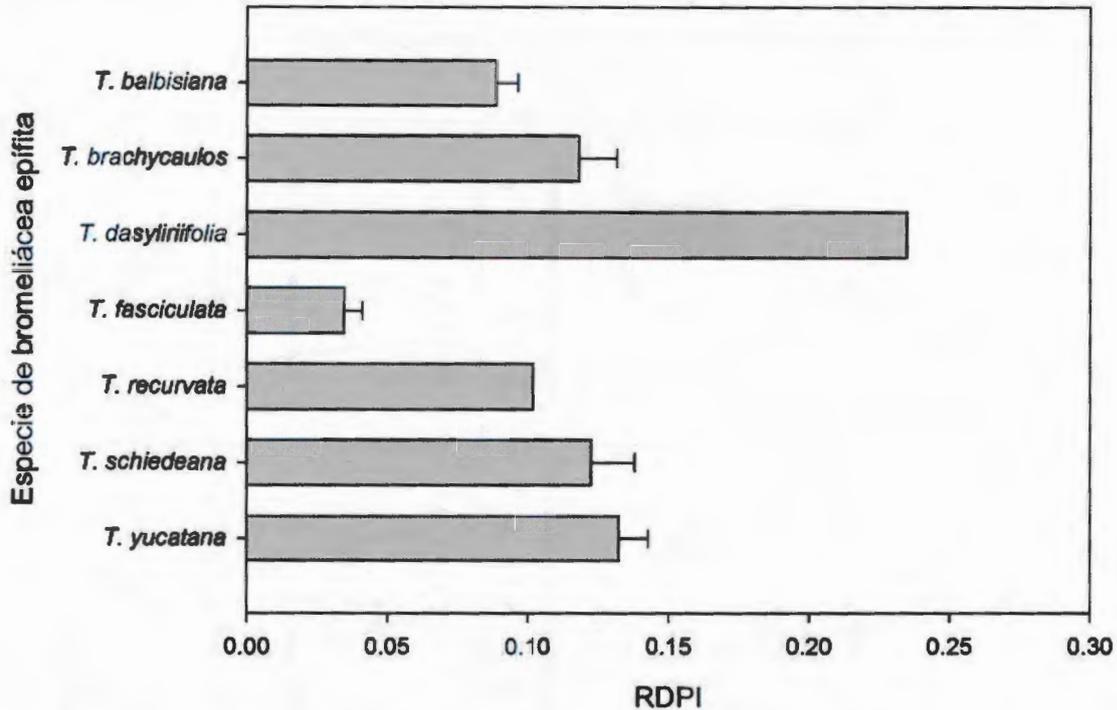


**Figura 5.5.** Regresión lineal simple que relaciona la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación incluida en este trabajo con A) el área del centro del tricoma; B) el tamaño del tricoma completo (incluyendo las alas); C) el tamaño del estoma y D) el tamaño del poro estomático, tanto en bromeliáceas tipo atmosféricas (líneas continuas) como con tipo tanque (líneas discontinuas).

### Índice de plasticidad

El cálculo del índice de plasticidad (Figura 5.6) mostró que, teniendo en cuenta la escala del índice que va de cero a uno, la plasticidad morfológica mostrada por las bromeliáceas

epífitas que se encuentran en más de un tipo de vegetación fue baja. *Tillandsia dasyliiriifolia* (0.23) fue la especie con la plasticidad más alta, seguida de *T. yucatanana* (0.12) y *T. brachycaulos* (0.1). Por su parte, *T. fasciculata* (0.03) fue la especie con la menor plasticidad, seguida de *T. balbisiana* (0.079).



**Figura 5.6.** Índice de plasticidad (RDPI) morfológica en las bromeliáceas epífitas que se pueden encontrar en más de un tipo de vegetación de la Península de Yucatán. Los datos son promedio  $\pm$  EE.

## DISCUSIÓN

En el presente capítulo, se caracterizó y comparó la morfología de tricomas y estomas de 14 especies de bromeliáceas epífitas en seis tipos de vegetación diferentes de la Península de Yucatán, México. La morfología general de los estomas y tricomas corresponde a la descripción dada por Benzing (2000), de acuerdo a las dos subfamilias de bromeliáceas encontradas en este trabajo. Si bien no hubo variación en la morfología básica de las especies entre tipos de vegetación, fue posible observar variaciones en el

tamaño de estructuras como el tamaño del poro estomático y las alas de los tricomas. También se encontraron ciertas peculiaridades entre especies, como la presencia de canales en las alas de los tricomas de ciertas especies, o depresiones circulares (que confirieron cierta rugosidad) en otras. Estas variaciones podrían ser consideradas como una respuesta morfológica (adaptación) de las especies a las diferentes condiciones microambientales en las cuales crecen, y que les podrían ofrecer ciertas ventajas competitivas sobre otras especies.

Por ejemplo, las depresiones circulares que confirieron rugosidad a las alas, pudieron ser observadas en individuos de *T. brachycaulos* y *T. fasciculata*, dos de las especies que se encuentran más ampliamente distribuidas en la Península, sobre todo en el caso de la primera (Ramírez *et al.* 2004) y que presentan altos números poblacionales en los diferentes tipos de vegetación en los que se encuentra, en contraste con otras especies que tienen distribución amplia, pero bajos números poblaciones (Capítulo II).

La mayoría de las especies no presentó diferencias significativas en la densidad de tricomas entre las diferentes partes de la superficie adaxial de la hoja, sin embargo, y contrario a lo esperado, las únicas cinco especies que presentaron diferencias significativas (debido a la presencia de mayor número de tricomas en la base de la hoja), fueron todas atmosféricas. Este es un patrón bien documentado en especies de bromeliáceas tipo tanque, ya que al ser el tanque formado por sus hojas una fuente de almacenamiento de agua y nutrimentos, la base de la hoja es el sitio donde se da la mayor absorción de estos recursos, contrario a lo que sucede en las bromeliáceas atmosféricas en las que la absorción de recursos se da a lo largo de toda la superficie foliar (Benzing, 2000).

Lo anterior puede ser corroborado por el hecho que en las especies tipo tanque hay mayor densidad de tricomas en la superficie adaxial de la hoja que en la cara abaxial. Sin embargo, la mayoría de las especies atmosféricas no difieren en la densidad de tricomas entre caras de la hoja. Este fenómeno se puede explicar por las diferentes estrategias de obtención de recursos mencionada en el párrafo anterior.

Las especies tipo tanque necesitan de la lluvia para poder tener al máximo sus reservas de recursos (el tanque lleno de agua, por ejemplo), por lo que la presencia de mayor número de tricomas en el haz de la hoja, contribuye a capturar y canalizar la mayor cantidad de agua hacia el tanque de la planta; por otro lado, sin bien las especies atmosféricas responden de manera rápida a los pulsos de agua (lluvia), pueden obtener agua y nutrimentos principalmente de la neblina y rocío. De hecho, las especies atmosféricas tuvieron 42% más tricomas por  $\text{mm}^2$  que las especies tanque, así como un disco central de tricomas más grande que éstas. Por tanto, habría que considerar el factor filogenético, más que el ambiental, en cuanto a la variación (o falta de ésta) en la densidad de tricomas entre las diferentes partes de la hoja, es decir, que el número de tricomas en la base, parte media y punta de la hoja está predeterminado genéticamente, jugando el ambiente un papel menos importante sobre la densidad de estas estructuras.

Sin embargo, la densidad total de tricomas y estomas en plantas atmosféricas y de estomas en especies tanque, se relacionan estrechamente al gradiente de precipitación presente en la Península de Yucatán (Figura 5.4). A pesar de que la densidad de tricomas de especies tanque en general no respondió al gradiente de precipitación mencionado, en las especies de bromeliáceas epifitas que se encuentran en más de un tipo de vegetación, el número de tricomas decreció hacia los tipos de vegetación más húmedos (Cuadros 5.1 y 5.2).

Lo anterior demuestra la influencia de la variación ambiental, no solo en la fisiología de las bromeliáceas epifitas, sino también en su morfología. Sustentando este hecho, el ambiente también tuvo una relación con el tamaño de los estomas y del poro estomático, tanto en especies atmosféricas como en especie tipo tanque, ya que ambos parámetros se redujeron con el incremento en la precipitación (Figura 5.5).

La variación en la densidad de estomas y tricomas en respuesta a la precipitación puede deberse a que la alta densidad de tricomas es importante para proteger a las estructuras internas de la hoja de la alta radiación solar generalmente asociada a los sitios secos (como en este trabajo donde el interior del matorral de duna costera recibe mayor cantidad de luz que en la selva alta, Capítulo III) al actuar como filtros difusivos que reflejan parte de la luz incidente, reduciendo el efecto estresante este factor climático

(Larcher, 2003; Lüttge *et al.* 1986; Benzing y Renfrow, 1971).

Además de proteger a los estomas de la pérdida excesiva de agua (producto de un alto déficit de presión de vapor de agua en sitios secos), la densidad de tricomas puede influenciar la densidad de estomas, el tamaño del poro estomático y el grosor de la capa límite<sup>6</sup> que rodea a la hoja. En este trabajo se observó un incremento en la densidad de estomas con el aumento en la densidad de tricomas, se sabe que si existe un incremento en la densidad de estomas, el tamaño del poro estomático tiende a disminuir, por lo que éste hecho y la alta cobertura por parte de los tricomas, favorecen una capa límite más estable que influye directamente sobre la tasa de intercambio de gases (Nowak y Martin, 1997).

Sin embargo, y contrario a lo reportado en otras plantas epífitas, como helechos (Hietz y Briones, 2004), el tamaño del poro estomático decreció cuando la densidad de estomas y tricomas fue baja (que fue en los tipos de vegetación más húmedos). Una posible explicación puede estar relacionada con el tamaño de los tricomas. Las bromeliáceas epífitas tipo atmosféricas tuvieron tricomas pequeños en los tipos de vegetación más secos, por lo que, dado el incremento en la densidad de tricomas, pero la reducción en su tamaño, es posible que pueda haber mayor densidad de estomas con poros estomáticos grandes, para prevenir la pérdida de agua por transpiración. Sin embargo, no se puede descartar la presencia de estomas con poros pequeños.

Hietz y Briones sugieren que la conductancia al vapor de agua de una hoja con estomas de poros pequeños es mayor que a través de aquellas que poseen poros grandes con un área total equivalente. Por tanto, los poros grandes pueden ser una adaptación que no es requerida en sitios húmedos (como la selva alta), donde la disponibilidad de agua no es una limitante para el intercambio de gases. Un patrón similar fue observado en *Tillandsia heretophylla* E. Morren, una bromeliácea epífita del bosque mesófilo de montaña, que presenta estomas pequeños en plantas creciendo a intensidades lumínicas de entre el

---

<sup>6</sup> La capa límite es una capa de aire turbulento que rodea a la hoja. El grosor de ésta depende del tamaño de la hoja y la velocidad del viento, pero puede ser modificada por la presencia de estructuras como espinas y tricomas (Nobel, 1991).

20% y 40% del total de luz incidente, en comparación con plantas que crecen recibiendo entre el 70% y 90% del total de luz incidente (Cach-Pérez, 2008).

Entonces, la asociación de los tricomas con los estomas puede crear un microambiente favorable para las hojas de las plantas, y protegerlas de condiciones desfavorables como el exceso de luz. Sin embargo, esta protección puede limitar el intercambio de gases cuando las hojas están húmedas, ya que los tricomas favorecen la formación de una película de agua que impide el intercambio de gases (Martin, 1994; Lüttge *et al.* 1986; Benzing y Renfrow, 1971). Lo anterior puede explicar la reducción en la densidad de tricomas foliares en las bromeliáceas epífitas de la selva alta, así como la reducción de su tamaño en sitios secos como el matorral de duna costera o manglar chaparro.

La plasticidad morfológica fue muy baja en las especies que se encuentran en más de un tipo de vegetación (Figura 5.6), comparada con la plasticidad fisiológica encontrada en las bromeliáceas epífitas (Capítulo III). El índice más alto fue el encontrado en *Tillandsia dasyliriifolia*, seguida de *Tillandsia brachycaulos*, sugiriendo que estas especies son las que pueden sufrir mayor modificación en el tamaño de estomas y tricomas en respuesta a la variación ambiental, en comparación con las demás especies distribuidas en más de un tipo de vegetación.

### **Consideraciones finales del capítulo**

Los objetivos del capítulo se cumplieron al comparar 1) la densidad de estomas y tricomas en diferentes secciones (base, parte media y punta) y caras (haz y envés) de hojas de bromeliáceas epífitas creciendo bajo condiciones ambientales contrastantes; 2) la densidad total de tricomas y estomas entre especies y ambientes; además de 4) describir y comparar la morfología de los estomas y tricomas (forma y tamaño) en especies de bromeliáceas epífitas de seis tipos de vegetación diferentes.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que se encuentran diferencias en la densidad, forma y tamaño de los estomas y tricomas de las diferentes especies de bromeliáceas epífitas que crecen en los distintos tipos de vegetación de la Península de Yucatán.

---

En particular, especies como *Tillandsia dasyliroifolia* y *Tillandsia brachycaulos* mostraron alta sensibilidad a la variación ambiental, como lo mostró la relación negativa que presentó la densidad de estomas y tricomas, así como el tamaño de los estomas en estas especies, ante el incremento en la precipitación media anual inherente a cada tipo de vegetación. Además de la precipitación, factores como la cantidad de radiación solar incidente al interior del dosel pueden estar jugando un papel importante en la variación morfológica tanto de estomas como de tricomas entre tipos de vegetación.

## REFERENCIAS

- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 479-488.
- Awada, T., L.E. Moser, W.H. Schacht y P.E. Reece (2002). Stomatal variability of native warm-season grasses from the Nebraska Sandhills. *Canadian Journal of Plant Science*, 82, 349-355.
- Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae: a Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. 655 p.
- Benzing, D.H., J. Seeman y A. Renfrow (1978). The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany*, 65, 359-365.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow (1971). The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsioid bromeliads. *Botanical Gazette*, 132, 19-30.
- Cach-Pérez, M.J. (2008). Influencia ambiental sobre la fisiología y anatomía foliar de *Tillandsia heterophylla*, bromelia endémica de México. Tesis de Maestría en Ciencias. División de Posgrado, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 80 p.
- Carnevali, G., J.L. Tapia, R. Duno e I. Ramírez (2010). *Flora Ilustrada de la Península de Yucatán. Listado Florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México. 326 p.
- Cervantes, S., E. Graham y J. L. Andrade (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179, 107-118.

- Ceulemans, R., L. Van Praet y X. N. Jiang (1995). Effect of CO<sub>2</sub> enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytologist*, 131, 99-107.
- Ciha, A.J. y W.A. Brun (1975). Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Science*, 15, 309-313.
- Dimmitt, M.A. (1985). Intraspecific variation in *Tillandsia*: selecting superior forms. *Journal of the Bromeliad Society*, 35, 101-103.
- Gianfagna, T.J., C.D. Carter y J.N. Sacalis (1992). Temperature and photoperiod influence trichome density and sesquiterpene content of *Lycopersicon hirsutum* f. *hirsutum*. *Plant Physiology*, 100, 1403-1405.
- Graham, E. y J.L. Andrade (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 91, 699-706.
- Hietz, P. y O. Briones (2004). Adaptaciones y bases fisiológicas de la distribución de los helechos epífitos en un bosque de niebla. En: Cabrera, H. (ed). *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas al Estrés en los Ecosistemas*. EUV, Valparaíso, Chile. pp. 121-138.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 334 p.
- Lambers, H., F.S. Chapin III y T.L. Pons (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. Nueva York, E.U.A. 604 p.
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4a ed. Springer, Alemania. 513 p.
- Liu-Gitz, L., S.J. Britz y W.P. Wergin (2000). Blue light inhibits stomatal development in soybean isolines containing kaempferol-3-O-2<sup>o</sup>-glycosil-gentiobioside (K9), a unique flavonoid glycoside. *Plant Cell and Environment*, 23, 883-891.
- Lüttge U., B. Klauke, H. Griffiths, J. Smith y K. Stimmel (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C<sub>3</sub> bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of the C<sub>3</sub> bromeliad *Pitcairnia integrifolia*. *Plant, Cell and Environment*, 9, 411-419.
- Martin, C. E. (1994). Physiological ecology of the bromeliaceae. *The Botanical Review*, 60, 1-82.
- Molina-Montenegro, M.A., E.I. Badano, P. Inostroza y P. Cavieres (2005). Intercambio gaseoso en dos especies alto andinas de Chile central: efecto de la asociación a

- plantas en cojín. *Ecología Austral*, 15, 49-58.
- Mondragón, D., R. Durán, I. Ramírez y T. Valverde (2004). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 189-200.
- Nobel, P. S. (1991). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press. San Diego, California, EUA. 635 p.
- Nowak, E. y C. Martin (1997). Physiological and anatomical responses to water deficits in the CAM epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). *International Journal Plant Science*, 158, 181-826.
- Orellana, R., C. Espadas, C. Conde y C. Gay (2009). *Atlas. Escenarios de Cambio Climático en la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 111 p.
- Ramírez, I., G. Carnevali y F. Chi (2004). *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. 124 p.
- Reyes-García, C., M. Mejia-Chang y H. Griffiths (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*, 193, 745-754.
- Stefano, M., A. Papini y L. Brighigna (2008). A new quantitative classification of ecological types in the bromeliad genus *Tillandsia* (Bromeliaceae) based on trichomes. *International Journal of Tropical Biology*, 56, 191-203.
- Zotz, G. y R. Asshoff (2009). Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology*, 12, 108-113.



---

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

En el presente trabajo se evaluó la sensibilidad de especies epífitas de la familia Bromeliaceae a la variación climática en seis tipos de vegetación contrastantes (estructural y climáticamente) en la Península de Yucatán, con la finalidad de proponerlas como indicadores de los posibles efectos del cambio climático en la región. Con la caracterización microclimática realizada en cada sitio de trabajo se corroboró la alta variabilidad inter-estacional y entre estratos del dosel en cada tipo de vegetación, así como entre ellos, respondiendo de esta forma a su ubicación geográfica. Esta variabilidad representa factores de estrés para las bromeliáceas epífitas que habitan en los distintos tipos de vegetación de la región, y representa una buena oportunidad para evaluar la sensibilidad y plasticidad tanto fisiológica como morfológica de estas plantas que habitan en un tipo de vegetación particular, o que se distribuyen en más de un tipo de vegetación.

En respuesta a las condiciones microclimáticas a lo largo de la Península de Yucatán, es posible encontrar una composición de especies, tanto de bromeliáceas epífitas como de hospederos, característicos de cada tipo de vegetación, en la mayoría de los casos. Así, la caracterización de la composición de especies de bromeliáceas epífitas y hospederos, permitió determinar que la mayor riqueza y abundancia de bromeliáceas epífitas se encuentra, entre los seis tipos de vegetación evaluada, en la selva alta sub-perennifolia, el tipo de vegetación más húmedo considerado en el trabajo, mientras que en el manglar chaparro sólo se localizaron dos especies de bromeliáceas. Estos datos apoyan la primera hipótesis general de este trabajo en la que se esperaba encontrar la mayor abundancia, diversidad y riqueza de especies, tanto de bromeliáceas epífitas como de hospederos, hacia el sur de la Península (en la selva alta sub-perennifolia).

Sin embargo, se esperaba que la mayor similitud en la composición de especies, tanto en hospederos como en bromeliáceas epífitas, se encontrara entre la selva mediana sub-caducifolia y la selva alta sub-perennifolia, lo que no se cumplió al encontrar que los tipos de vegetación más parecidos entre sí (en cuanto a la composición de especies) fueron la selva baja caducifolia y la selva mediana sub-caducifolia, probablemente porque pueden ser encontrados en una región de la Península en donde el contraste de precipitación es de 200 a 300 mm al año, lo que podría permitir el establecimiento de especies similares

en ambos sitios. Como es de suponerse, el matorral de duna costera, manglar chaparro y selva alta sub-perennifolia, presentaron una composición de especies particular, pues se encuentran en los extremos del gradiente de precipitación.

El microambiente también afectó la distribución vertical de las bromeliáceas epífitas. Se encontró que, con la única excepción de la selva alta sub-perennifolia, la mayor densidad de bromeliáceas epífitas se encuentra en el estrato medio del dosel. En el caso particular de la selva alta sub-perennifolia, la mayor altura y cobertura del dosel existente en ese tipo de vegetación con respecto a los otros cinco, ofrece una mayor cantidad de hábitats favorables para el establecimiento de las bromeliáceas, lo que permite una distribución vertical más amplia de las especies que ahí se encuentran. Además de condiciones microclimáticas favorables (como mayor humedad relativa), la estación seca es más corta o menos intensa en este tipo de vegetación que en los otros, lo que implica menores condiciones de estrés hídrico para las plantas, en comparación con otros tipos de vegetación como el matorral de duna costera.

A pesar de que ciertas características de los hospederos, como las mencionadas en el párrafo anterior, favorecen el establecimiento de bromeliáceas epífitas, no se registró especificidad de hospederos en ninguno de los seis tipos de vegetación, pero como se esperaba, la densidad de bromeliáceas epífitas se incrementó con la riqueza de especies de hospederos y también con el aumento en la altura de éstos. De esta forma, árboles de familias como la Ebenaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Sapindaceae y Ulmaceae fueron las que concentraron la mayor abundancia de bromeliáceas epífitas. En particular, dentro de nuestros sitios de muestreo, las familias Ebenaceae, Euphorbiaceae y Ulmaceae presentaron mayor abundancia de bromeliáceas epífitas de lo que podría haberse esperado en términos de la abundancia de los mismos hospederos (presentaron pocos individuos), mientras que en otras familias como la Arecaceae, se observó lo contrario, a pesar de la alta abundancia de hospederos, la incidencia de bromeliáceas hospederos de esta familia fue baja.

Corroborando lo anterior, se observó que factores climáticos como la precipitación media anual y déficit de presión de vapor agua (DPV) mínimo, tuvieron una fuerte influencia sobre la composición de especies de bromeliáceas epífitas dentro de cada tipo de

---

vegetación. En este sentido, como se esperaba en la hipótesis 3, el manglar chaparro y la selva baja caducifolia fueron los tipos de vegetación que presentaron la mayor variación inter-estaciones en las condiciones climáticas bajo las que se encuentran creciendo las bromeliáceas epífitas, en donde además, el estrato más alto medido (4.5 m) fue el que presentó la mayor variabilidad. De esta forma, se puede suponer que la protección del dosel implica mayor estabilidad climática en el sotobosque (como lo muestran los datos microclimáticos obtenidos en los diferentes estratos del dosel), lo que ofrece protección ante cambios extremos en el clima a las plantas que ahí se establecen.

Como era de esperarse, la temporada de sequía fue la que ejerció mayor estrés fisiológico para las bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación, particularmente por la poca disponibilidad de agua, en particular humedad relativa del aire, para las plantas. La mayoría de las especies de bromeliáceas epífitas presentó una marcada reducción en la acidez titulable, contenido relativo de agua, potencial osmótico y succulencia durante la temporada de sequía en comparación con la de lluvias y nortes. Las especies más afectadas fueron *T. brachycaulos*, *T. fasciculata* y *T. elongata* var. *subimbricata*.

En respuesta, las especies expuestas a las mayores condiciones de estrés, como las presentes en el matorral de duna costera, fueron las que presentaron la mayor plasticidad en cada parámetro fisiológico evaluado, en particular *T. balbisiana*. Sin embargo, y contrario a lo que pudiera suponerse, las especies de bromeliáceas epífitas del manglar chaparro no presentaron tanta plasticidad como las del matorral de duna costera. Globalmente, la mayor plasticidad fisiológica fue encontrada, después de *T. balbisiana*, en *T. streptophylla* y *T. elongata* var. *subimbricata*, lo que sugiere una menor variación fisiológica en respuesta a cambios ambientales producto de la estacionalidad, lo que sugiere una fuerte adaptación a los microambientes en los que se encuentran creciendo estas plantas. La única excepción fue en el caso de *T. elongata* var. *subimbricata*, donde el contenido relativo de agua difirió en las tres temporadas del año, implicando que factores como la precipitación, juegan un papel fundamental en el funcionamiento de esta especie. Sin embargo, el factor filogenético no puede excluirse de los resultados. *Tillandsia elongata* var. *subimbricata* es una especie que pertenece a un linaje diferente al del resto de especies evaluadas, lo que podría explicar la sensibilidad de las plantas a la

variación ambiental inter-estacional en relación al resto de las bromeliáceas epífitas incluidas en el trabajo.

En este sentido, el análisis canónico de correspondencias permitió identificar los factores microambientales que influyeron positiva o negativamente sobre la variabilidad fisiológica inter-estacional. A pesar de que en cada estación del año hubo factores en particular que afectaron el desempeño fisiológico de las bromeliáceas epífitas, algunos factores como la precipitación, cantidad de luz incidente, humedad relativa máxima, temperatura máxima y mínima, así como el déficit de presión de vapor de agua mínimo, fueron los que afectaron la acidez titulable, contenido relativo de agua, potencial osmótico y succulencia de las plantas la mayor parte del año.

Debido a que la baja disponibilidad de agua y altas temperaturas que provocan, entre otras cosas, el incremento en la tasa de transpiración, producto del incremento en el DPV, por ejemplo, se esperaba que el  $\delta^{18}\text{O}$  fuera mayor (más enriquecido) en las bromeliáceas del matorral de duna costera y manglar chaparro (hipótesis cinco). Sin embargo, lo que se encontró fue que las plantas con mayor enriquecimiento se encontraron en el petén, y las de menor enriquecimiento en la selva alta sub-perennifolia (aunque sin diferencias significativas entre ellas). Sin embargo, se determinó que existe una relación negativa entre el enriquecimiento del  $\delta^{18}\text{O}$  y la precipitación media anual, y una relación positiva entre el DPV mínimo y la temperatura promedio anual. Como se mencionó en capítulos anteriores, una elevada demanda evaporativa (que implica una baja humedad relativa y alta temperatura) provoca la salida de la hoja de vapor de agua enriquecido en  $^{18}\text{O}$ , favoreciendo el enriquecimiento en  $^{18}\text{O}$  de la firma isotópica del material orgánico.

La misma hipótesis cinco también supone que la fijación de  $\text{CO}_2$  fuera casi exclusivamente por la noche (a través de PEPc) por lo que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  serían más enriquecidos en las bromeliáceas epífitas que se localizan en los tipos de vegetación más secos de la región, dado que la supresión de la actividad directa de RUBISCO en la fijación de  $\text{CO}_2$  atmosférico (supresión de apertura de estomas de día) implica que no habrá discriminación del  $^{13}\text{C}$ . Lo que se encontró fue precisamente un mayor enriquecimiento en las bromeliáceas epífitas del matorral de duna costera con respecto a las plantas de los otros cinco tipos de vegetación. Además, fue en ese tipo de vegetación

---

donde se estimó que las bromeliáceas fijaron la mayor cantidad de CO<sub>2</sub> durante la noche (74.7%) comparado con los individuos de la selva alta (65.4% de fijación nocturna).

Después de las plantas del matorral de duna costera, el mayor porcentaje de fijación nocturna fue en la selva baja caducifolia, que recibe apenas entre 800 y 1000 mm de precipitación media anual. Y es que, precisamente el incremento en la precipitación media anual tuvo un efecto negativo sobre el porcentaje de fijación de CO<sub>2</sub> (disminuyó con el aumento de la precipitación), ya que una mayor disponibilidad de agua, seguramente favorece la apertura estomática durante las primeras horas de luz donde se da una fijación de CO<sub>2</sub> directamente por RUBISCO. Por tanto, factores como la precipitación media anual, déficit de presión de vapor de agua, humedad relativa y temperatura, nuevamente mostraron un efecto importante sobre la variación fisiológica de las bromeliáceas epífitas, en este caso, principalmente de *T. brachycaulos*, *T. dasyliriifolia* y *T. yucatanana*, especies que se distribuyen en más de un tipo de vegetación, y en los cuales presentaron claros contrastes tanto en  $\delta^{13}\text{C}$  como  $\delta^{18}\text{O}$  de cada sitio.

La variación en las condiciones climáticas inherentes a cada zona geográfica correspondiente a cada tipo de vegetación, no solo afectó la fisiología de las plantas, sino que su sensibilidad quedó evidenciada también desde el punto de vista morfológico. Dado que la modificación en el número de estomas y tricomas foliares puede ser considerada como una medida para afrontar el estrés ambiental, se esperaba encontrar diferencias en la densidad, forma y tamaño de los estomas y tricomas de las diferentes especies de bromeliáceas epífitas que se encuentran en los distintos tipos de vegetación considerados en este estudio, al estar creciendo bajo condiciones microclimáticas contrastantes. Lo que se encontró es que en las especies que se encuentran en más de un tipo de vegetación, la mayor densidad de tricomas se registró en especies de la selva alta sub-perennifolia (en particular en *T. balbisiana*, *T. fasciculata* y *T. recurvata*). En cuanto a la comparación entre especies, la mayor densidad de estomas se encontró en *A. bracteata*, *T. balbisiana* y *T. fasciculata*. La densidad de ambas estructuras se relacionó de manera negativa con la precipitación media anual, tanto en especies atmosféricas como en especies tanque. La única excepción a esto, fue la densidad de tricomas en plantas tanque, que no presentó variación con el incremento en la precipitación.

También fue posible observar variación en la morfología de las bromeliáceas epífitas en los distintos tipos de vegetación. En particular, las estructuras que presentaron la mayor variación fueron el tamaño del centro del tricoma y el tricoma completo (incluyendo las alas), mientras que el tamaño de los estomas y poro estomático, varió en menor medida. Sin embargo, con la única excepción de los tricomas en las bromeliáceas tanque, todos los parámetros presentaron una relación negativa con el incremento de la precipitación, es decir, a mayor cantidad de lluvia, menor tamaño del centro del tricoma, tricoma completo, estoma y poro estomático. Aunque la variación en los parámetros morfológicos medidos no fue muy grande, estos datos sugieren una menor sensibilidad morfológica a la variación ambiental en plantas tanque que en plantas atmosféricas. La única excepción a lo anterior podría ser *T. dasyliiriifolia* que fue la especie que presentó la mayor plasticidad morfológica entre las especies de bromeliáceas que se encuentran en más de un tipo de vegetación. Después de esta especie, la mayor plasticidad morfológica se registró en *T. brachycaulos*, *T. yucatanana* y *T. schiedeana*.

La hipótesis final de este trabajo suponía que las bromeliáceas epífitas encontradas en los seis tipos de vegetación serían sensibles a variaciones ambientales producto de la estacionalidad, pudiendo ser aprovechada como indicadores de los posibles efectos del cambio climático regional. Entre las mejores especies que pueden ser utilizadas en este sentido se encontrarían: *Tillandsia brachycaulos* por ser una especie de amplia distribución en la región, *Tillandsia dasyliiriifolia* y *Tillandsia elongata* var. *subimbricata* por ser especies tanque (altamente sensibles a la variación en la disponibilidad de agua) y *Tillandsia fasciculata*, otra especie de amplia distribución en la región y abundante.

Los datos obtenidos en este trabajo, han demostrado que las bromeliáceas epífitas de los seis tipos de vegetación son altamente sensibles a la variación climática, mostrando respuestas a nivel tanto fisiológico, como morfológico. En particular, las plantas respondieron a la reducción en la precipitación, incremento en la temperatura ambiental, déficit de presión de vapor de agua, y reducción en la humedad relativa, factores que la mayoría de los modelos de cambio climático prevén se vean afectados de manera negativa en la Península de Yucatán. De esta manera, las plantas tendrán que aclimatarce a un ambiente que cambia rápidamente como consecuencia de actividades humanas, por lo que la selección natural jugará un papel fundamental en la supervivencia

---

de las bromeliáceas epífitas a largo plazo. En particular, especies cuya distribución se encuentra restringida a un solo tipo de vegetación.

Si bien la mayoría de las especies encontradas pueden ser utilizadas para evaluar los posibles efectos del cambio climático en la Península de Yucatán, las tres especies que podrían utilizarse para tal fin son: 1) *Tillandsia brachycaulos*, por ser una especie abundante y de amplia distribución peninsular, además de haber sido la que presentó la respuesta fisiológica y morfológica más evidente a variaciones en las condiciones ambientales estacionales; 2) *Tillandsia dasyliirifolia*, otra especie que responde de manera importante a cambios en el clima, y con una distribución amplia que no se solapa con la primera (no son simpátricas); y 3) *Tillandsia fasciculata*, una especie con una abundancia importante en los distintos tipos de vegetación en los que se le encuentra en la región y cuya plasticidad la hace ideal para evaluar cambios en el clima. Con la única excepción del petén, las tres especies propuestas cubren los tipos de vegetación incluidos en este trabajo.

## PERSPECTIVAS

Las especies de bromeliáceas epífitas sugeridas para evaluar los posibles efectos del cambio climático en la Península de Yucatán (sección anterior), pueden ser monitoreadas a largo plazo para inferir cambios en el clima de la región, dados por el incremento en la temperatura o variaciones en la precipitación. Este monitoreo puede realizarse también en otros ambientes fuera de la Península de Yucatán donde las especies sugeridas pudieran distribuirse de manera natural.

En este trabajo se incluyeron seis tipos de vegetación que se distribuyen aproximadamente en el gradiente de precipitación presente en la Península de Yucatán. En el contexto de esta tesis, sería importante incluir otros tipos de vegetación fuera de este gradiente, como aquella vegetación extrazonal (la selva baja inundable, por ejemplo), puesto que seguramente es altamente contrastante desde el punto de vista microclimático, aportando mayor información a la presentada en este trabajo. Además, incluyendo otros tipos de vegetación también será posible evaluar la sensibilidad de otras especies de bromeliáceas epífitas presentes en esos ambientes, las cuales no fue posible

incluir en este proyecto.

Los datos aquí obtenidos están siendo utilizados para modelar la distribución actual y potencial de las bromeliáceas epífitas, y los tipos de vegetación a los que se asocian, bajo diferentes modelos de cambio climático. Esta información contribuirá a dar mayor precisión de escenarios climáticos futuros para la Península de Yucatán, lo que puede ayudar a diseñar estrategias de conservación para las bromeliáceas epífitas.

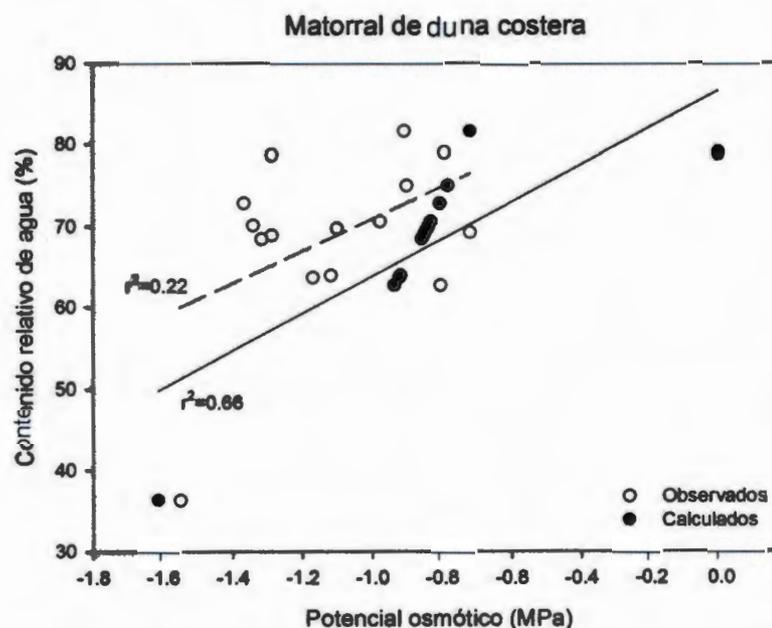
Dentro del CICY, se llevan a cabo experimentos que pueden complementar este trabajo, como la evaluación en la respuesta fisiológica de las bromeliáceas epífitas bajo condiciones controladas de temperatura, humedad relativa y disponibilidad de agua, con el fin de tener mayor certeza de la plasticidad fisiológica de estas plantas al incremento en la temperatura y reducción en la disponibilidad de agua, incluso más allá de lo proyectado por diferentes modelos de cambio climático. De igual forma, se realizan trabajos con la germinación bajo estas circunstancias, que brindarán información sobre la dinámica de poblaciones de estas especies ante el cambio climático.

## APÉNDICE 1

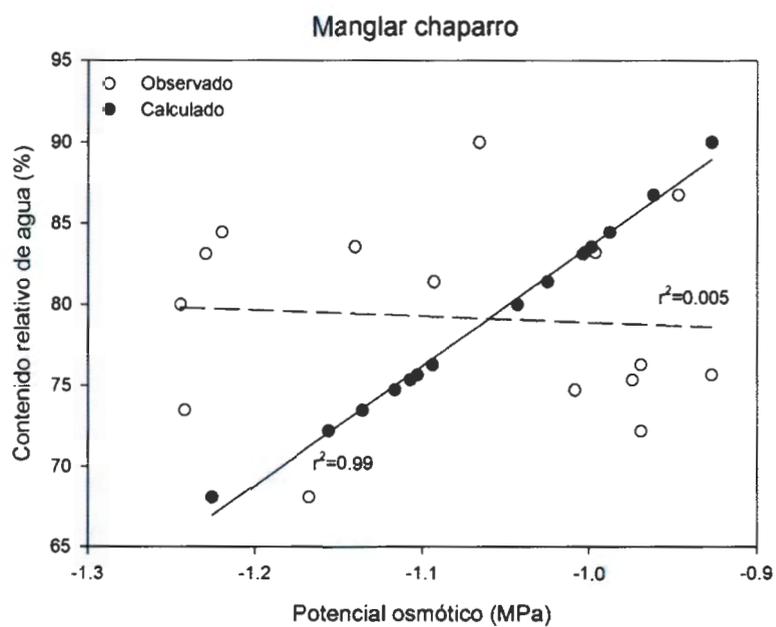
Se determinó si *Tillandsia dasyliiriifolia* realiza ajuste osmótico, tanto en el matorral de duna costera como en el manglar chaparro, de acuerdo a la metodología propuesta por Babu *et al.*, (1999). Primero se calculó el potencial osmótico esperado como:

$$\Psi\pi \text{ esperado} = \Psi\pi \text{ máximo} * \frac{\left(\frac{\text{CRA máx}}{100}\right)}{\left(\frac{\text{CRA obs}}{100}\right)}$$

Dónde:  $\Psi\pi$  máximo corresponde al valor máximo de potencial osmótico (registrado durante la temporada de lluvias); CRA máx es el contenido relativo de agua máximo (registrado durante la temporada de lluvias); CRA obs es el contenido relativo de agua medido en cada planta durante las tres temporadas del año. Cada punto obtenido (potencial osmótico esperado) se graficó junto con los datos observados (medidos en cada planta durante las tres temporadas del año) contra el contenido relativo de agua correspondiente. Se ajustó una regresión lineal a cada juego de datos. Si el ajuste de la regresión ( $r^2$ ) es menor en los datos observados que en los calculados, la planta realiza ajuste osmótico.



**Figura A.1.** Regresión lineal del contenido relativo de agua con el potencial osmótico observado (línea discontinua) y calculado (línea continua), en la que se observa ajuste osmótico.



**Figura A.2.** Regresión lineal del contenido relativo de agua con el potencial osmótico observado (línea discontinua) y calculado (línea continua) en la que se observa ajuste osmótico.