

Posgrado en Ciencias y Biotecnología en Plantas

Micro-ambiente de luz, crecimiento y fotosíntesis de *Tillandsia brachycaulos* Schldl.

Tesis que presenta para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Sandra Edith Cervantes Arango

Centro de investigación Científica de Yucatán

Mérida, Yucatán, México.
2003



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, bajo la dirección del Dr. José Luis Andrade, a quién agradezco todo el apoyo brindado durante el tiempo que duro la realización de esta tesis (esto incluye idas al campo, revisiones al documento, apoyo económico, apoyo logístico, clases, seminarios... y no recuerdo cuantas cosas más).

El autor agradece el apoyo económico recibido del Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través de la beca-crédito No. 153746.

A Eric Graham por las charlas (las de sobre trabajo y las de otras cosas), las idas al campo, los datos de luz; gracias también por sus consejos y su amistad.

Agradezco todos los comentarios del comité de evaluación, a la Dra. Ivón Ramírez por tratar de enseñarme a ver el "big frame", al Dr. Jorge Santamaría por su valiosos comentarios en la discusión de los resultados y por facilitarme el uso del equipo de su laboratorio, a Louis Santiago por sus comentarios y por estar siempre dispuesto a ayudarme y al Dr. Oscar Briones por su completísima revisión del manuscrito.

A Luis Simá por haberme ayudado con el trabajo de campo durante el tiempo del nacimiento de Emilio

A mis compañeros de posgrado por los buenos (y los no tan buenos tambien) momentos compartidos.

A Isidro, por todo su apoyo, cariño y paciencia. Muchas gracias por estar a mi lado; llegaste a mi vida y la llenaste de cosas tan lindas como nunca imagine (entre ellas Emilio).

A la fundación Gloria Arango, sin la cual la familia Ojeda-Cervantes no habría podido sobrevivir!!!

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
INTRODUCCIÓN	iii
BIBLIOGRAFÍA	iv
CAPITULO I	
Antecedentes	
Importancia ecológica, distribución y abundancia	1
Hábitat y ambiente lumínico	2
Surgimiento y evolución de la familia Bromeliaceae	3
Características morfológicas de las bromeliáceas	4
INFLUENCIA DE LA LUZ EN LOS PROCESOS FOTOQUÍMICOS	5
Fotosíntesis y exceso de irradiación	5
Mecanismos fotoprotectores	6
a) Transporte fotosintético de electrones	6
b) Prevención mecánica de la absorción excesiva de energía	6
c) Disipación térmica de la energía	6
d) Inactivación y reactivación del fotosistema II (FSII)	7
Fotoinhibición	7
LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA Y LA FLUORESCENCIA DEL FSII	8
INFLUENCIA DEL AMBIENTE LUMÍNICO EN EL CRECIMIENTO	9
PROYECTO DE TESIS	11
HIPÓTESIS	11
OBJETIVOS	11
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	11
Evaluación del crecimiento vegetativo y el esfuerzo reproductivo	11
Evaluación de la eficiencia fotosintética	12
ESPECIE BAJO ESTUDIO	12
BIBLIOGRAFIA	13
CAPITULO II	
Crecimiento y floración de <i>Tillandsia brachycaulos</i> a diferentes intensidades de luz en condiciones naturales	
INTRODUCCIÓN	15
MATERIALES Y MÉTODOS	17
Sitio de estudio	17
Selección de los individuos y medición de la cantidad de luz incidente	17
Tamaño	18
Hojas totales por roseta	18

Floración	18
Producción de rametos	18
Crecimiento de la hoja	18
Producción mensual de hojas	19
Análisis estadístico	19
RESULTADOS	19
Densidad de flujo fotónico incidente y selección de intervalos para el análisis de resultados	19
Altura y número de hojas totales por roseta	21
Floración y producción de rametos	21
Crecimiento y producción mensual de hojas	22
Adultos	22
Rametos	24
DISCUSIÓN	29
BIBLIOGRAFÍA	31

CAPITULO III

Eficiencia fotosintética y concentración de pigmentos de <i>Tillandsia brachycaulos</i> bajo tres diferentes condiciones lumínicas	
INTRODUCCIÓN	35
MATERIALES Y MÉTODOS	36
Sitio de estudio	36
Establecimiento de las fechas de muestreo	37
Determinaciones de acidez del tejido	37
Evaluación de la eficiencia del FSII	37
Determinación del potencial hídrico	38
Determinación de la cantidad de pigmentos clorofilas totales y carotenos	38
Floración	38
Análisis estadístico	39
RESULTADOS	39
Producción de acidez	39
Eficiencia del FSII	42
Potencial hídrico	44
Determinación de pigmentos	44
Floración	46
DISCUSIÓN	47
BIBLIOGRAFÍA	51
CONCLUSIONES GENERALES	53
PERSPECTIVAS	54

RESUMEN

La familia Bromeliaceae es un grupo de monocotiledóneas de distribución neotropical la cual ha sido muy exitosa en la explotación de un amplio rango de microhábitats lumínicos. Parte de este éxito, en particular para la invasión de hábitats expuestos, se debe a la gran capacidad para disipar en forma de calor el exceso de energía absorbida, aunque algunas especies pueden presentar cierto grado de fotoinhibición. El presente trabajo evaluó posibles costos por fotoprotección y por exceso de sombra en el crecimiento y la floración de *Tillandsia brachycaulos*, una epífita con un amplio rango de distribución. Durante 11 meses se midieron los parámetros: producción y elongación mensual de hojas, floración, cantidad de hojas totales por individuo y tamaño, en relación a la cantidad de luz que recibían las plantas en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Durante tres temporadas se cuantificaron la acidez nocturna, el estado hídrico, la concentración de pigmentos y la fluorescencia de la clorofila en plantas crecidas a tres diferentes niveles de luz.

Se encontró una menor cantidad de hojas totales por individuo en plantas que reciben menos del 20% de la densidad de flujo fotónico (*DFF*) incidente. También, se encontraron mayores porcentajes de floración entre los individuos al 30% - 39% de la *DFF* incidente, ningún evento de floración se observó para individuos al 11% - 19% de la *DFF* incidente. Las mayores tasas de crecimiento se observaron durante la temporada de lluvias. Los incrementos en la cantidad de luz no estuvieron directamente relacionados con incrementos en el crecimiento. También, plantas sometidas al 6% de la *DFF* incidente presentaron la mayor concentración de clorofila en comparación con plantas al 30% y 70% de la *DFF* incidente. Durante la temporada de sequía las plantas presentaron fotoinhibición y una disminución en la producción de acidez nocturna. La mayor producción de acidez nocturna fue en promedio de 146.9 $\mu\text{eq. gr pf}^{-1}$ correspondiente a la temporada de lluvias. Los resultados obtenidos muestran que existen mayores costos para *Tillandsia brachycaulos* por crecer en condiciones de exceso de sombra que en aquellas con exceso de luz.

ABSTRACT

Bromeliaceae is a Neotropical group of monocotyledons, which has been very successful in the exploitation of a wide range of light micro-habitats. Part of this success, in particular the invasion of light-exposed habitats, is due to the great ability to dissipate the excess of light energy in form of heat. Some species however show some degree of photoinhibition. The present work evaluated the effects of light on *Tillandsia brachycaulos*, an epiphyte with a wide range of distribution. During eleven months, we measured monthly rates of elongation and production of leaves, flowering, total amount of leaves per individual, and size, and related these to the amount of light received on a sample of individuals in the National Park of Dzibilchaltún, Yucatán, México. Also, titratable acidity, water potential, pigment concentration, and chlorophyll fluorescence were measured during three seasons in plants growing under three different light levels.

Fewer total leaves per individual was observed in plants that received less than 20% of the incident photon flux density (*PFD*) above the canopy. More flowering occurred in individuals between 30% to 39% of the incident *PFD*, while no flowering events were observed in plants between 11% to 19% of *PFD*. The highest rates of growth were observed during the rainy season. No relation was observed between light and growth. Plants growing under 6% of the incident *PFD* showed higher chlorophyll concentration, compared with those growing under 30% and 70 % of the incident *PFD*. Photoinhibition and a decrease in titratable acidity were observed during the dry season. The highest production of titratable acids was $146.9 \mu\text{eq. gr pf}^{-1}$, in the rainy season. The results showed that it is more costly for *Tillandsia brachycaulos* to grow under low light than under an excess of light.

INTRODUCCIÓN

El estrés se define como un factor biótico o abiótico que reduce la tasa de algún proceso fisiológico. Sin embargo, las plantas son capaces de compensar el estrés a través de muchos mecanismos que operan a diversas escalas de tiempo, esta respuesta compensatoria las hace capaces de mantener los procesos fisiológicos a una tasa relativamente constante, a pesar de la ocurrencia periódica del estrés. Básicamente las plantas que crecen en sitios estresantes sobreviven a través de dos estrategias: evitando el estrés o tolerando el estrés (Lambers *et al.* 1998).

Un ejemplo de plantas tolerantes al estrés son las pertenecientes a la familia Bromeliaceae, las cuales se caracterizan por la ocupación de hábitats extremos; de manera particular las bromeliáceas han sido exitosas en la explotación de un amplio rango de luz, encontrándose desde los sitios más sombreados del sotobosque hasta las partes más expuestas del dosel (Benzing 2000).

Numerosos trabajos han evaluado diversos parámetros fisiológicos involucrados con el éxito en la dispersión de esta familia tales como las relaciones hídricas (Zotz y Andrade 1998, Stiles y Martin 1996, Nowak y Martin 1997), fotosíntesis (Fetene *et al.* 1990, Pfitsch y Smith 1988, Skillman y Winter 1997) y la respuesta al exceso de irradiación (Griffiths y Maxwell 1999, Maxwell *et al.* 1992, 1995, Martin *et al.* 1986, 1999). En el presente trabajo estamos interesados particularmente en la respuesta a diferentes niveles de luz.

La luz es uno de los factores más variables en un bosque, en el dosel la luz presenta variación vertical y horizontal (Chazdon *et al.* 1996). De manera particular las selvas caducifolias presentan una marcada transición en la cantidad de luz recibida en el sotobosque o a través del dosel entre la temporada de lluvias y la temporada de sequía; para las plantas que habitan el dosel de estas selvas la aclimatación del aparato fotosintético a incrementos y decrementos en la luminosidad se vuelve crucial para la sobrevivencia.

La respuesta al incremento en la cantidad de luz recibida ha sido evaluada en varias epifitas, donde se ha medido la variación en la concentración de pigmentos, la fluorescencia de clorofila y la disipación térmica (Hietz y Briones 2001, Martin *et al.* 1985, 1999, Maxwell *et al.* 1992, 1994, 1995), todos como mecanismos que permiten

la aclimatación del aparato fotosintético a un incremento de irradiación. En la familia Bromeliaceae se ha dado un énfasis especial a la disipación térmica de la energía, proceso que ha sido encontrado en varias bromeliáceas tanto C₃ o CAM provenientes tanto de sitios sombreados como de sitios expuestos (Griffiths y Maxwell 1999, Martin *et al.* 1999, Skillman y Winter 1997) y se considera una característica genéticamente conservada dentro de la familia. Sin embargo, a pesar de la protección que ofrece la disipación térmica de la energía, cierto grado de fotoinhibición ha sido reportado principalmente para especies de sombra (Griffiths y Maxwell 1999, Skillman y Winter 1997). La gran mayoría de los trabajos mencionados han relacionado la influencia del ambiente lumínico con procesos fotoprotectores o fotosíntesis pero muy pocos han relacionado estos dos parámetros con crecimiento (Martin *et al.* 1981, Pfitsh y Smith 1988), por tanto, el presente estudio plantea la evaluación de la influencia del ambiente lumínico en la fotosíntesis y en el crecimiento de la epífita *Tillandsia brachycaulos*, durante tres diferentes estaciones del año en la selva baja caducifolia del Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yuc.

BIBLIOGRAFIA

Benzing, D. H. (2000) Bromeliaceae profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press, Gran Bretaña.

Chazdon, R. L. Percy, R. W. Lee, D. W. y Fetcher, N. (1996) Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments en: Mulkey, S. S. Chazdon R. L. Smith, A. P. (eds.) Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall. EUA.

Fetene, M. Lee, H. S. J. y Lüttge, U. (1990) Photosynthetic acclimation in a terrestrial CAM bromeliad, *Bromelia humilis* Jacq. New Phytologist 114:399-406.

Griffiths, H. y Maxwell, K. (1999) In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? Functional Ecology 13:15-23.

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.

Lambers, H. Chapin III, F. S. y Pons T. L. (1998) Plant Physiological Ecology. Springer, EUA.

Martin, E. E. Eades, C. A. y Pitner, R. A. (1986) Effects of irradiance on crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). Plant Physiology 80:23-26.

Martin, C. E. McLeod, K. W. Eades, C. A. y Pitzer, A. F. (1985) Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). Botanical Gazzete 146:489-494.

Martin, C. E. Christensen, N. L. y Strain, B. R. (1981) seasonal patterns of growth, tissue acid fluctuations, and $^{14}\text{CO}_2$ uptake in the crassulacean acid metabolism epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Spanish Moss). *Oecologia* 49:322-328.

Martin, C. E. Tüffers, A. Herppich, W. B. y von Willert, J. D. (1999) Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphytic Crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *International Journal of Plant Science* 160:307-313.

Maxwell, C. Griffith, H. Borland, A. M. Young, A. J. 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.

Maxwell, C. Griffith, H. Borland, A. M. Young, A. J. Broadmeadow, M. S. J. y Fordham M. C. (1995) Short-term photosynthetic response of the C3-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 22:771-781.

Maxwell, C. Griffiths, H. y Young, A. J. (1994) Photosynthetic acclimation to light regime and water stress by the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas-exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophylls cycle. *Functional Ecology* 8:746-754.

Nowak, E. J. y Martin, C. E. (1997) Physiological and anatomical responses to water deficits in the CAM epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences* 158:818-826.

Pfitsch, W. y Smith A. P. (1988) Growth and photosynthesis of *Aechmea magdalenae*, a terrestrial CAM plant in a tropical moist forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 4:199-207.

Skillman, J. B. y Winter, K. (1997) High photosynthetic capacity in a shade tolerant Crassulacean acid metabolism plant: implications for sunfleck use, nonphotochemical energy dissipation, and susceptibility to photoinhibition. *Plant Physiology* 113:441-450.

Stiles, K. C. y Martin C. E. (1996) Effects of drought stress on CO₂ exchange and water relations in the CAM epiphyte *Tillandsia utriculata* (Bromeliaceae). *Journal of Plant Physiology* 149:721-728.

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

CAPITULO I

Antecedentes

Importancia ecológica, distribución y abundancia de las epifitas

Una epifita es aquella planta que completa su ciclo de vida, o parte de él, sobre otra planta sin mantener ningún tipo de contacto metabólico con ella (Benzing 1990). El epifitismo es una estrategia de vida que durante la evolución de las plantas ha surgido de manera independiente en diversos taxa, de tal manera que actualmente al menos 10% de las plantas vasculares presentan esta estrategia de vida (Gentry y Dodson 1987). De esta forma, las epifitas forman un importante componente florístico de muchos ecosistemas tropicales y pueden llegar a constituir hasta 63% de las plantas encontradas en un área de muestreo de sitios tropicales (Gentry y Dodson 1987, Zotz y Andrade 2002).

Desde el punto de vista del funcionamiento del ecosistema, las epifitas juegan un papel importante en la captura y almacenamiento de minerales y nutrimentos atmosféricos, en la formación de humus y en la retención de recursos orgánicos e inorgánicos que de otra manera se perderían por lavado (Nadkarni 1984). Asimismo, la biomasa verde y presumiblemente la capacidad fotosintética de las epifitas, puede rivalizar y en ocasiones exceder a la de los árboles sobre los que se encuentran (forofitos). Aunado a esto, las epifitas constituyen el refugio y sustento de muchas especies de insectos y de algunas especies de animales pequeños como anfibios y batracios (Benzing 1990, Richardson 1999).

En cuanto a su distribución, las epifitas son más abundantes en el neotrópico, especialmente en el noroeste de Sudamérica y el sureste de América Central (Gentry y Dodson 1987). Aunque las epifitas están presentes en prácticamente todos los bosques tropicales, su abundancia en número y especies es mayor en los bosques húmedos que en los bosques secos. En estos últimos, la comunidad epifita esta constituida por taxa determinados; por ejemplo, ciertos bosques de cactáceas y arbustos de México y Perú contienen densas poblaciones de bromeliáceas y orquídeas tolerantes al estrés (Benzing 1990).

Dentro de las angiospermas, las epifitas están concentradas en familias que se consideran más derivadas en términos de morfología reproductiva, por lo tanto, la distribución entre los taxa es irregular (Benzing 1990). La mayoría de las epifitas presentan especies aisladas o géneros en familias de miembros predominantemente terrestres (Gentry y Dodson 1987). Considerando a las plantas vasculares solamente, el 80% de todas las especies con hábito epifito está concentrado en cuatro familias: Orchidaceae, Bromeliaceae, Polipodiaceae y Araceae (Gentry y Dodson 1987).

Hábitat y ambiente lumínico

La disponibilidad de luz en el bosque varía de manera horizontal y vertical (Chazdon *et al.* 1996). Las plantas ubicadas en la parte alta del dosel, como algunas epifitas y lianas, suelen estar expuestas a la máxima densidad de flujo de fotones. Por el contrario, las plantas que habitan el sotobosque reciben menos de 2% de los niveles de luz que se alcanzan en el dosel. Sin embargo, esta distinción no es absoluta, ya que el dosel del bosque no es ni continuo ni uniforme: la variedad de claros y de fases de regeneración del bosque hacen que la distribución espacial de la luz sea sumamente heterogénea (Chazdon y Montgomery 2002).

El crecimiento de las plantas en el dosel está sujeto a condiciones ambientales más diversas que las que ofrece el suelo del mismo bosque (Zotz y Andrade 2002). Encima del dosel, la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor de agua suelen ser los más altos (Chazdon y Montgomery 2002); las epifitas, al no tener un sistema radical conectado al suelo, pasan por sequías pronunciadas y escasez de nutrimentos, aunado a la irradiación intensa y los fuertes vientos para los individuos que crecen en las partes más expuestas del dosel. El efecto de la fuerza de gravedad aumenta el número de perturbaciones que estas plantas deben enfrentar, en comparación con las plantas que tienen sus raíces en el suelo. La poca uniformidad espacial que muestra el substrato lo hace mucho menos apto para la germinación de las epifitas que el suelo del bosque. Para responder a estas restricciones, las epifitas recurren a una enorme diversidad de adaptaciones morfológicas, ecológicas y fisiológicas (Zotz y Andrade 2002).

Entre las adaptaciones a la vida en el dosel se destaca el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés), el cual surge como una estrategia

para conservar el agua (Zotz y Andrade 2002), y aunque esta ruta no es privativa de las epifitas, también esta presente en varias especies terrestres, si es entre las epifitas donde existe el mayor número de especies CAM: 13,500 especies exhiben esta ruta metabólica, lo que significa el 57% del total de plantas vasculares que presentan el epifitismo como estrategia de vida (Winter y Smith 1996, Lüttge 1997). Se han encontrado especies que emplean el CAM en las Polyodiaceae, en siete familias de dicotiledóneas (Asclepiadaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Crassulaceae, Gesneriaceae, Piperaceae y Rubiaceae) y en dos familias de monocotiledóneas (Orchidaceae y Bromeliaceae), siendo estas dos últimas la que contienen el mayor número de especies epifitas CAM (Chazdon y Montgomery 2002, Medina 1996).

Surgimiento y evolución de la familia Bromeliaceae

La familia Bromeliaceae constituye un grupo de monocotiledóneas bien diferenciado morfológicamente de distribución casi exclusivamente neotropical; tradicionalmente la familia se divide en tres subfamilias: Tillandsioideae, Bromelioideae y Pitcairnioideae (Benzing 1980), aunque géneros como *Puya*, *Brochinia*, *Catopsis*, *Glomeropitcairnia* y *Navia* han ocasionado desacuerdos en cuanto a su ubicación filogenética (Terry *et al.* 1997, Benzing 2000).

Hasta ahora se supone que todas las especies actuales derivan de un ancestro terrestre de tipo pitcairnioide que habitaba en ambientes de alta exposición solar y adecuada disponibilidad de agua (Benzing 1980, Terry *et al.* 1997). Medina (1974) propone que el metabolismo fotosintético del ancestro y las Bromeliaceae primitivas era C₃ sin excepción, pero en la evolución de esta familia han interactuado factores diversos que han llevado a la selección de las características morfológicas, fisiológicas y a la distribución del conjunto actual de especies que conocemos. Como resultado, en la familia destaca (Medina 1990):

- 1) Una aparente demanda de luz, la cual parece estar asociada al origen de la familia.

- 2) Una fuerte tendencia al desarrollo del epifitismo, particularmente en las dos subfamilias más diferenciadas morfológicamente, las Tillandsioideae y las Bromelioideae.

3) Una expansión del área de ocupación hacia zonas más secas desde el lugar de origen, lo cual ha llevado a la selección de características xeromórficas y al desarrollo del metabolismo CAM en los grupos más recientes.

Por último, los más recientes análisis filogenéticos de la familia sitúan a las tillandsioides en el grupo basal de la familia (Terry *et al.* 1997). Lo anterior tiene como consecuencia un cambio en la concepción evolutiva de las características fisiológicas, anatómicas y de hábito de crecimiento, sin que hasta ahora exista un consenso sobre cuáles eran las características fisiológicas y vegetativas del ancestro (Terry *et al.* 1997, Benzing 2000).

Características morfológicas de las bromeliáceas

En términos ecológicos, las bromeliáceas son descritas como un grupo de herbáceas tropicales tolerantes al estrés, con una pronunciada tendencia a crecer como epifitas o saxícolas (Benzing 1980). Las bromeliáceas han sido exitosas en la colonización de una amplia variedad de hábitats, particularmente aquellos considerados como extremos (demasiada sombra o exceso de luz; sequía o inundaciones). De acuerdo a Benzing (2000), ciertas características vegetativas como un cuerpo pequeño y herbáceo, hábito rizomatoso, presencia de tricomas absorbentes, propensión al CAM, succulencia y otras características xeromórficas son la base del éxito. Asimismo, las bromeliáceas se distinguen por su modo inusual de adquirir agua y nutrimentos, función en la que los tricomas desempeñan un papel central. A los tricomas se les atribuyen funciones que van desde fotoprotectoras, al funcionar como pantallas reflejantes, hasta la atracción de polinizadores y dispersores (Benzing 1990, 2000). Los tricomas de las bromeliáceas constituyen posiblemente la característica vegetativa más sobresaliente de las bromeliáceas (Pierce *et al.* 2001); se trata de estructuras multicelulares que pueden variar desde la apariencia de un simple disco hasta las estructuras aladas (tricomas peltados) características en las tillandsioides (Benzing 1990).

La presencia y función de los tricomas así como de algunas otras características vegetativas han servido para el agrupamiento de las bromeliáceas en cinco tipos ecológicos (Benzing 2000; Cuadro 1).

Cuadro 1. Tipos ecológicos de las Bromeliaceae (Benzing 2000).

Tipo ecológico	Sistema radical	Presencia de estructura tanque	Tricomas	Metabolismo fotosintético	Habito de crecimiento	Distribución taxonómica
I	Funcional en la captura de agua y nutrientes	Sin tanque	No absorbentes	C ₃ o CAM	Terrestres	Principalmente pitcainiodes y algunas bromelioides
II	Funcional y apogeotrópico	Pobremente desarrollado	Absorbentes en la base de las hojas	CAM	Terrestres	bromelioides
III	Con función de anclaje (mecánica) a funcional	Bien desarrollado	Absorbentes en la base de las hojas	Mayormente CAM	Terrestres, saxícolas y epifitas	bromelioides
IV	Mecánica funcional	Bien desarrollado	Absorbentes en la base de las hojas	Mayormente C ₃	Principalmente epifitas	tillandsioides y algunas especies de <i>Brocchinia</i>
V	Mecánica ausente	Sin tanque, a menudo neoténico y miniaturizado	Absorbentes en todas las estructuras de la planta	CAM	Principalmente saxícolas y epifitas	tillandsioides

INFLUENCIA DE LA LUZ EN LOS PROCESOS FOTOQUÍMICOS

Fotosíntesis y exceso de irradiación

La fotosíntesis es la fuente de energía única para el mantenimiento de la vida en la biosfera, y la energía contenida en la luz es a su vez el motor único de la fotosíntesis en las plantas. Sin embargo, el exceso en la absorción de la energía lumínica puede disminuir de manera significativa la eficiencia de la fotosíntesis. Este fenómeno es conocido como estrés lumínico o fotoinhibición. El estrés lumínico se origina por una absorción de energía superior a la que puede ser utilizada en la fotosíntesis. Este exceso de absorción se puede dar por un incremento en la densidad de flujo de fotones (*DFP*; 400-700 nm) recibida. Por ejemplo, por la abertura de un claro en el dosel, o a través de un decremento en la fotosíntesis a una *DFP* constante, como suele ocurrir bajo ciertas condiciones de estrés (por ejemplo estrés hídrico, Demming-Adams y Adams 1992).

Incrementos moderados de *DFP* pueden incrementar la absorción de energía y resultar en una mayor fijación de CO₂, pero por encima de cierto nivel el aparato fotosintético puede ser incapaz de utilizar toda la energía absorbida por la clorofila.

Cuando se sobrepasa este límite, varios mecanismos operan para proteger el aparato fotosintético contra el daño debido a la acumulación excesiva de energía. Sin embargo, el aparato fotosintético puede ser dañado cuando la disipación de la energía a través de la fotosíntesis y los mecanismos protectores son insuficientes (Demmig-Adams y Adams 1992).

Mecanismos fotoprotectores

a) Transporte fotosintético de electrones

En eventos que involucran incrementos en la *DFF* de largo plazo ocurre un proceso de aclimatación fotosintética que ocasiona un incremento en la fijación de CO_2 . Esta aclimatación del aparato fotosintético se debe básicamente a un incremento en la capacidad bioquímica de la planta, esto es a un incremento en la cantidad de acarreadores electrónicos y de ribulosa bifosfato carboxilasa (Rubisco). Otra manera de mantener activa la cadena de transporte electrónico, ya sea en aumentos sostenidos o de corta duración en la *DFF*, es la fijación de O_2 por Rubisco que conduce a la formación de ácido fosfoglicólico como un paso inicial para la fotorespiración, aunque tiene como consecuencia negativa la formación de especies reactivas de oxígeno (Demmig-Adams y Adams 1992).

b) Prevención mecánica de la absorción excesiva de energía

Los mecanismos de los cuales las plantas se valen para disminuir la absorción de energía por la clorofila son variados y específicos de cada especie. Entre estos se encuentran el movimiento de los cloroplastos y de las hojas, la producción de sustancias reflejantes en la epidermis y la producción de pigmentos carotenoides (Demmig-Adams y Adams 1992).

c) Disipación térmica de la energía

La disipación del exceso de energía en forma de calor o *NPQ* (por sus siglas en inglés), es llevada a cabo por medio del ciclo de las xantofilas, el cual opera en la membrana tilacoidal y consiste en una serie de conversiones, dependientes de la luz, de tres xantofilas en un ciclo de reacciones que involucran una secuencia de de-oxidación y una secuencia de epo-oxidación; dando como resultado la acumulación de zeaxantina bajo exceso de luz y su reconversión a violaxantina cuando los niveles de irradiación han disminuido (Demmig-Adams y Adams 1992).

d) Inactivación y reactivación del fotosistema II (FSII)

Este proceso involucra la degradación y re-síntesis de uno de los polipéptidos (D1) que constituyen el centro de reacción del FSII y será descrito a continuación.

Fotoinhibición

Los tipos principales de daño ocasionados por el exceso de energía sobre la fotosíntesis son dos: la disminución del transporte electrónico y la fotoinhibición (reducción de la capacidad fotosintética o ineficiencia en la conversión fotosintética de la energía). Ambos fenómenos se manifiestan como una disminución de la tasa fotosintética. Posterior a la fotoinhibición, se puede presentar la foto-oxidación, que consiste en la destrucción de los pigmentos fotosintéticos y se evidencia por un blanqueamiento del tejido (Powles 1984).

El blanco principal del daño ocasionado por el exceso de luz es el FSII, el cual se encuentra embebido en la membrana tilacoidal y está compuesto por al menos 23 subunidades diferentes y un centro de reacción formado por dos polipéptidos conocidos como D1 y D2 (Barber y Andersson 1992). El mecanismo por el cual se da la fotoinhibición implica la inactivación y reactivación del FSII, lo que puede ser ocasionado por la destrucción del donador o aceptor electrónico. Este proceso es reversible en su paso inicial cuando el daño ocurre a nivel del aceptor electrónico e irreversible cuando el daño ocurre a nivel del donador electrónico.

El proceso de fotoinhibición a nivel del primer aceptor electrónico (plastoquinona Q_A) implica la doble reducción de esta molécula y la formación de un estado protonado Q_AH_2 que origina una separación de cargas en el centro de reacción y la formación de un radical par, el P680/feofitina \cdot , el cual ocasiona la generación de un estado triplete excitado en la clorofila, la que a su vez reacciona con oxígeno ocasionando la formación de especies reactivas de oxígeno que generan la degradación de la clorofila de P680 y posteriormente la destrucción del polipéptido D1 (Barber y Andersson 1992). Posterior a la destrucción de D1 se da la remoción de los fragmentos del polipéptido y ocurre un desensamble parcial del FSII, seguido de la síntesis *de novo* de D1 y el reensamble y ligación de las subunidades que conforman este FS (Barber y Andersson 1992).

LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA Y LA FLUORESCENCIA DEL FSII

La energía absorbida por las moléculas de clorofila puede tener tres destinos: ser usada en fotosíntesis, disipada como calor o reemitida como luz (fluorescencia), estos tres procesos ocurren en competencia de manera tal que el incremento en la eficiencia de uno resulta en el decremento de la eficiencia de los otros (Maxwell y Johnson 2000).

A temperatura ambiente la mayoría de las emisiones de fluorescencia provienen del FSII y tienen su máximo a 685 nm, por tanto una forma sencilla de evaluar la máxima eficiencia fotosintética es a través de la fluorescencia del FSII. Este parámetro se expresa como la relación de la fluorescencia variable a la fluorescencia máxima (F_v/F_m ; Horton y Bowyer 1990). Este parámetro, junto con evaluaciones de la tasa fotosintética, permite la identificación de un decremento en la eficiencia fotoquímica (Demming-Adams y Adams 1992).

La relación de la fluorescencia con la fotoquímica se describe a través del estado químico del aceptor primario de electrones Q_A . Cuando el aceptor primario se reduce, el centro de reacción no puede llevar a cabo procesos fotoquímicos y se dice que está cerrado; cuando es oxidado se dice que el centro de reacción está abierto. Estos dos eventos producen dos niveles de fluorescencia que pueden ser definidos como F_o , el cual es el nivel de fluorescencia de clorofila cuando todos los centros de reacción del FSII están abiertos, y F_m el cual es el máximo nivel de fluorescencia de clorofila cuando todos los centros de reacción del FSII están cerrados (Horton y Bowyer 1990). La máxima producción fotoquímica (Φ_p) cuando todos los centros están abiertos está dada por (Horton y Bowyer 1990):

$$\Phi_p = (F_m - F_o) / F_m = F_v / F_m$$

Valores de F_v/F_m en plantas pre-ajustadas a la oscuridad reflejan la eficiencia potencial cuántica del FSII y son usados como un indicador del desempeño de la fotosíntesis, con valores óptimos alrededor de 0.83 para la mayoría de las plantas. Valores por debajo de estos se pueden observar en plantas expuestas a estrés y pueden ser asociados a fotoinhibición (Maxwell y Johnson 2000). Sin embargo, estas mediciones por sí solas no permiten una separación real entre el decremento de la eficiencia fotoquímica que resulte de un incremento en la disipación de energía térmica y un decremento asociado con daño (Demming-Adams y Adams 1992).

La distinción entre fotoprotección o fotodaño se puede inferir de la proporción de los componentes de la disipación no fotoquímica (*NPQ*) *qE* y *qI*. El primero se refiere al proceso de extinción rápida que ocurre en la oscuridad o baja intensidad lumínica y tiene su rol principal en la regulación y protección del aparato fotosintético (este mecanismo está ligado a la formación de zeaxantina en el ciclo de las xantofilas). El *qI* es un proceso de relajación de energía más lento y relacionado a procesos fotoinhibitorios (Walters y Horton 1991).

INFLUENCIA DEL AMBIENTE LUMÍNICO EN EL CRECIMIENTO

El crecimiento se define como el incremento en masa seca, volumen, longitud o área y está dado principalmente por la división, expansión y diferenciación de las células. El crecimiento de una planta es consecuencia de la interacción de la fotosíntesis, el transporte de fotosintatos a larga distancia, la respiración, las relaciones hídricas y la nutrición mineral (Lambers *et al.* 1998). Dentro de estos procesos, la fotosíntesis es fundamental para el crecimiento de las plantas. El dióxido de carbono que se fija durante la fotosíntesis es transformado en compuestos de carbono esenciales para la construcción del tejido vegetal. La economía del carbono de una planta está regulada no sólo por la tasa fotosintética de sus hojas, sino también por la cantidad de luz que éstas logren interceptar (Chazdon y Montgomery 2002). La fotosíntesis y los otros procesos vitales de las plantas están limitados por el aporte genético y por el ambiente en el cual crece la planta (Lambers *et al.* 1998). Uno de los factores ambientales más influyente en el crecimiento, supervivencia y reproducción de las plantas es la luz (Chazdon 1988). La temperatura y los recursos agua y nutrientes también son factores primordiales para la adquisición y fijación del carbono, tanto a nivel de hoja como de individuo.

Existen varias adaptaciones específicas al ambiente lumínico, esto es, especies con constitución genética que restringen su distribución a un ambiente con un clima de luz específico. Tres estrategias han sido discernidas (Lambers *et al.* 1998):

- 1) Plantas que evitan la sombra o plantas de sol obligadas.
- 2) Plantas tolerantes a la sombra o plantas facultativas de sol o de sombra.

3) Plantas que requieren sombra o plantas de sombra obligadas.

Sin embargo, plantas con determinado nivel de adaptación pueden invadir ambientes con mayor o menor intensidad lumínica. Cuando esto ocurre, diversos mecanismos de aclimatación son desarrollados, primeramente a nivel fotosintético y secundariamente a nivel morfológico. Por ejemplo, las plantas que crecen en ambientes muy sombreados invierten relativamente más productos de la fotosíntesis (fotosintatos) y otros recursos en área foliar (Lambers *et al.* 1998).

Por último, la forma en la que se asignan los fotosintatos finales entre las diferentes partes del cuerpo para construir y mantener el crecimiento y las estructuras reproductivas, varía de planta a planta. Además, la asignación de recursos está influenciada por las interacciones que la planta establece con el ambiente biótico y abiótico en el cual se desarrolla, es decir por su historia de vida (Benzing 2000).

PROYECTO DE TESIS

En base a lo descrito previamente, se planteó evaluar el efecto de la densidad de flujo de fotones (*DFP*) en el crecimiento vegetativo, esfuerzo reproductivo y eficiencia fotosintética en *Tillandsia brachycaulos* Schlecht., una especie epífita con metabolismo CAM y preferencia por hábitats de sombra, aunque también incursiona en sitios de mayor exposición. Para conseguir lo anterior, las siguientes hipótesis, objetivos y estrategias experimentales fueron desarrollados.

HIPÓTESIS

El crecimiento vegetativo y los niveles de floración disminuyen en las plantas que crecen en condiciones extremas; tanto en sitios expuestos como sitios muy sombreados, debido a procesos fotoprotectores y fotoinhibición en las plantas de sitios expuestos y a una menor fijación de CO₂ como consecuencia de la insuficiencia de luz en los sitios sombreados.

OBJETIVOS

Evaluar en condiciones naturales el desarrollo vegetativo y la floración de plantas de *Tillandsia brachycaulos* creciendo a diferentes niveles de irradiación durante un ciclo anual.

Evaluar experimentalmente la eficiencia fotosintética de plantas de *T. brachycaulos* creciendo a diferentes intensidades lumínicas.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Evaluación del crecimiento vegetativo y el esfuerzo reproductivo

A 120 individuos de *Tillandsia brachycaulos* ubicados en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, se les midió el porcentaje de *DFP* que reciben tanto en la época seca como en la de lluvias. Se evaluó, por una sola vez, el tamaño y la cantidad de hojas totales por individuo. Además se midió durante once meses la cantidad de hojas producidas mensualmente, así como la elongación de una hoja marcada. En la época

de floración se contaron los individuos que entraron en floración y que produjeron rametos.

Evaluación de la eficiencia fotosintética

Se establecieron tres tratamientos con plantas expuestas al 60, 30 y 6% de la DFF total y durante la época de lluvias, nortes y sequía se evaluó la producción de acidez, concentración de pigmentos fotosintéticos, fluorescencia de clorofila y potencial hídrico.

ESPECIE BAJO ESTUDIO

Tillandsia brachycaulos es una epífita de bosques secos y desiertos de México y Centroamérica, es una planta herbácea, monocárpica, de aproximadamente 10 a 15 cm de altura en la madurez y 25 cm de ancho, sin tallo, con hojas atenuantes en disposición de roseta extendida, delgado triangulares, pubescentes, ligeramente ensanchadas en la base, de aproximadamente 12 a 16 cm de largo por 8 a 15 mm de ancho, de color verde o verde-plateado a malva, las cuales cambian a rojo cereza al inicio de la floración (Isley 1987). Igualmente durante la floración, en la base de la planta se produce el brote adventicio de una nueva roseta a la que se le da el nombre de rameto, el cual asegurará la permanencia del genotipo una vez que la roseta madre muera después de la floración. La inflorescencia en *Tillandsia brachycaulos* es de tamaño menor a 10 centímetros con seis a veinte flores erectas, no fragantes, con brácteas color rojo-rosado y pétalos color morado. En plantas que crecen en ambientes de alta luminosidad y humedad se puede observar a las hojas teñidas de un color rojizo. En condiciones naturales crece en sitios secos y es capaz de sobrevivir por meses con poca agua, lo que es indicativo de una especie tolerante y xerica (Isley 1987). La fenología de esta especie en el sitio de estudio se describe en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Fenología de *Tillandsia brachycaulos* en la Selva Baja Caducifolia del Parque Nacional de Dzibilchaltún. (Modificado de Mondragón 2000).

Fenología	Meses											
	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May
Producción y elongación de hojas	■											
Floración	■											
Producción de rametos	■											
Fructificación	■											
Dispersión	■											
Germinación	■											

BIBLIOGRAFIA

- Barber, J. y Andersson, B.** (1992) Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Sciences* 17:61-66.
- Benzing, D. H.** (1980) *The biology of the bromeliads*. Mad River Press, EUA.
- Benzing, D. H.** (1990) *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, EUA.
- Benzing, D. H.** (2000) *Bromeliaceae profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Chazdon, R. L.** (1988) Sunflecks and their importance to forest understore plants. *Advances in Ecological Research* 18:1-63
- Chazdon, R. L. Percy, R. W. Lee, D. W. y Fetcher, N.** (1996) Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments en: Mulkey, S. S. Chazdon R. L. Smith, A. P. (eds.) *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall. EUA.
- Chazdon, R. L. y Montgomery, R. A.** (2002) La adquisición de carbono en las plantas. en: Guariguata, M. R. y Catan, G. H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- Demming-Adams, B. y Adams III, W. W.** (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43:599-626.
- Gentry, A. F. y Dodson, C. H.** (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Horton, P. y Bowyer, J. R.** (1990) Chlorophyll fluorescence transients. en: *Lipids, membranes and aspects of photobiology*. Vol. 4. Harwood, J.L. and Bowyer, J. R. (eds). Academic Press, EUA.
- Isley III, P. T.** (1987) *Tillandsia*. The world's most unusual air plants. Botanical Press, EUA
- Lambers, H. Chapin III, F. S. y Pons T. L.** (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer, EUA.

- Lüttge, U.** (1997) Physiological ecology of tropical plants. Springer, Alemania
- Maxwell, K. y Johnson, G. N.** (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668.
- Medina, E.** (1974) Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution with the Bromeliaceae. *Evolution* 28:677-686.
- Medina, E.** (1990) Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina.* 59:71-100.
- Medina, E.** (1996) CAM and C₄ plants in the humid tropics. en: Mulkey, S. S. Chazdon R. L. Smith, A. P. (eds.) *Tropical forest plant ecophysiology.* Chapman and Hall, EUA.
- Mondragón, D. M.** (2000) Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schtdl. en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yuc. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Nadkarni, N. M.** (1984) Epiphyte and nutrient capital of a neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16:249-256.
- 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.
- Powles, S. B.** (1984) Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* 35:15-44.
- Richardson, B. A.** 1999 The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica* 31:321-336.
- Terry, R. G. Brown, G. K. y Olmstead, R. G.** (1997) Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany* 664-670.
- Walters, R. G. y Horton, P.** (1991) Resolution of components of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in barley leaves. *Photosynthesis Research* 27:121-133.
- Winter, K. y Smith, J. A. C.** (1996) An introduction to crassulacean acid metabolism: biochemical principles and biological diversity. en: Winter, K. y Smith, J. A. C. (eds.) *Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution.* Ecological Studies. Springer, Berlin.
- Zotz, G. y Andrade, J. L.** (2002) La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. en: Guariguata, M. R. y Catan, G. H. (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales.* Libro Universitario Regional, Costa Rica.

CAPITULO II

Crecimiento y floración de *Tillandsia brachycaulos* a diferentes intensidades de luz en condiciones naturales

INTRODUCCIÓN

Las bromeliáceas epifitas se distribuyen verticalmente dentro del dosel en un amplio rango de exposición. Esta característica fue observada por Pittendrigh (1948), quien propuso una clasificación que es actualmente aplicada al resto de la flora epífita, aunque las bases funcionales y la permanencia de las especies en las categorías aún no están muy claras (Benzing 1990). La clasificación de Pittendrigh agrupó a las bromeliáceas terrestres y epifitas de la Isla de Trinidad en tres categorías:

1) grupo de plena exposición, individuos ubicados en la parte alta del dosel del bosque en condiciones cercanas a la exposición total al sol.

2) grupo de sol, plantas localizadas dentro de la copa de los árboles que forman el dosel.

3) grupo tolerante a la sombra, plantas ubicadas principalmente en el sotobosque o en la parte baja de los troncos de los árboles.

La familia Bromeliaceae en general tiene un alto requerimiento de luz (Medina 1990, Pittendrigh 1948), aunque algunas de sus especies son capaces de invadir sitios sombreados. Se ha observado que las especies que crecen en sombra son capaces de crecer en sitios expuestos, siempre y cuando cuenten con adecuado suministro de agua. Se considera que dichas especies crecen en sombra debido a que son incapaces de mantener un estado hídrico favorable bajo condiciones de alta luminosidad (Pittendrigh 1948, Medina 1974, 1987 y Martin *et al.* 1999). Por ejemplo; en sitios húmedos se pueden observar plantas de sombra coexistiendo con especies propias de plena exposición o de sol en las partes más expuestas de algunos hospederos (Medina 1974, 1987, Martin *et al.* 1999). La tolerancia a mayores intensidades lumínicas es de particular importancia para las epifitas de bosques caducifolios, ya que una parte del año se ven sometidas a un incremento relativamente repentino en la cantidad de luz recibida.

La posibilidad de tolerar una mayor exposición está dada principalmente por una gran capacidad de disipar el exceso de energía en forma de calor (ver introducción, capítulo III), esta característica ha sido probada en varias especies de las subfamilias Tillandsioideae y Bromeliaceae (Griffiths y Maxwell 1999, Skillman y Winter 1997, Maxwell *et al.* 1994, 1995). Como se mencionó anteriormente, ciertos procesos fotoprotectores se encuentran en competencia con la fotosíntesis, la cual a su vez es el proceso más importante para el crecimiento.

A la fecha existen muy pocos estudios relacionados con la influencia del microambiente lumínico en el crecimiento de las bromeliáceas y de las epifitas en general. Para *Tillandsia usneoides* (L.) al parecer no existen diferencias en el crecimiento entre individuos que ocupan sitios con diferentes intensidades lumínicas en condiciones naturales, ya que al parecer los cambios fisiológicos como mecanismo de respuesta a las variaciones ambientales ocurren más rápidamente que los cambios morfológicos (Martin *et al.* 1985). En *Aechmea magdalenae* (Andre) ha sido reportado que esta planta de sotobosque puede mantener un balance positivo de carbono en condiciones de sombra profunda, aunque su crecimiento se incrementa cuando los individuos crecen cerca de claros, (Pfitsch y Smith 1988). Estos autores encontraron también una relación directa entre el incremento de crecimiento y el tamaño del claro. Sin embargo, cuando *Aechmea magdalenae* se sometió a un incremento prolongado de luminosidad resultó crónicamente fotoinhibida (Skillman y Winter 1997). En la cactácea epífita *Epiphyllum phyllanthus* (L.) se observó una respuesta más clara a la cantidad de luz recibida en el crecimiento: plantas creciendo bajo sombra moderada ($3.6 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$) incrementaron 20% más su longitud de tallo en comparación con plantas expuestas a sombra profunda ($2.4 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$) y 33% más en comparación a plantas creciendo a mayor intensidad de luz ($7.7 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$; Andrade y Nobel 1996).

A fin de probar que el crecimiento vegetativo y los niveles de floración disminuyen en las plantas que crecen en sitios expuestos y sitios muy sombreados debido, en ambos casos, a una menor ganancia de carbono, en este trabajo se evaluó la influencia de la cantidad de luz recibida en el crecimiento y la floración de *Tillandsia brachycaulos*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El Parque Nacional de Dzibilchaltún se encuentra ubicado en la parte septentrional del Estado de Yucatán a 21°05' N y 89°35' O. Presenta un clima cálido subhúmedo correspondiente al tipo Awo (X') (i') g (García 1974), precipitación media anual de aproximadamente 700 mm y temperatura promedio de 25.8°C (Thien *et al.* 1982). De acuerdo a Herrera-Silveira (1995), se distinguen claramente tres temporadas:

- 1) Temporada de lluvias. De junio a octubre, con una precipitación > 500 mm.
- 2) Temporada de nortes. De noviembre a febrero, con poca lluvia y eventos de dos a tres días con bajas temperaturas por la mañana (< 25°C) y vientos de más de 80 km h⁻¹.
- 3) Temporada de sequía. De marzo a mayo, con poca lluvia (0 - 50 mm) y temperaturas > 35°C.

La vegetación presente en el Parque Nacional de Dzibilchaltún corresponde a la selva baja caducifolia, la cual se caracteriza por la pérdida del follaje de prácticamente todos los árboles que la conforman durante la época de sequía. De esta forma, la selva presenta dos aspectos estacionales contrastantes, el gris o marrón de las épocas de sequía y nortes y el verde brillante en la temporada de lluvias. La altura del dosel varía entre los ocho y diez metros de altura. Los árboles más abundantes son *Acacia gaudieri* (S. F. Blake), *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth, *Mimosa bahamensis* (Benth), *Havardia albicans* (Kunth) Britton & Rose, *Gymnopodium floribundum* (Rolfe) (Durán y Olmsted 1999). Asociada a esta selva se encuentra una comunidad de epifitas muy específica en la cual abundan las especies del género *Tillandsia* (Olmsted y Gómez-Juárez 1996).

Selección de los individuos y medición de la cantidad de luz incidente

Se seleccionaron forofitos en sitios más iluminados y menos iluminados. Los individuos de *Tillandsia brachycaulos* fueron escogidos al azar de entre los forofitos seleccionados, individuos menores de 4 cm de altura fueron descartados. A los individuos seleccionados se les midió la cantidad de luz recibida *in situ* mediante el uso de fotodiodos conectados a un registrador de datos a fin de determinar la

densidad de flujo de fotones (*DFF*) diaria. La luz se evaluó en dos estaciones: del 11 al 29 de mayo del 2001 para la temporada de sequía y del 19 de septiembre al 8 de octubre del 2001 para la temporada de lluvias.

Tamaño

Se consideró el tamaño de la roseta como la medida comprendida entre la base de la misma y la punta de la hoja más erecta. Esta medición se realizó una sola vez en el mes de julio del 2001.

Hojas totales por roseta

Consiste en la cantidad de hojas totales de cada roseta. Este parámetro se evaluó en el mes de marzo, que fue posterior al tiempo de producción de rametos. Por lo tanto, únicamente se consideraron los individuos que no florecieron. El número de hojas totales en los rametos no se consideró, ya que se observó una gran variación en la cantidad de hojas por individuo debido a los diferentes tiempos del surgimiento de los rametos.

Floración

Se evaluó como los eventos de floración que se presentaron mensualmente entre los individuos en cada rango de irradiación. El conteo se inició en el mes de julio y concluyó en el mes de diciembre del 2001.

Producción de rametos

Se contabilizaron los rametos producidos como consecuencia de la floración, pero no aquellos producidos por daño al meristemo. El conteo de rametos inició en el mes de julio y concluyó en el mes de diciembre del 2001.

Crecimiento de la hoja

Fue evaluado como la elongación mensual de una hoja. La hoja más joven producida durante el mes de septiembre del 2001 se marcó y se midió mensualmente en cada una de las plantas hasta el mes de junio del 2002.

Producción mensual de hojas

Se marcó la última hoja producida mediante el corte de la punta y se contaron como hojas nuevas todas las que aparecieron posteriores a esta. La primera marca se realizó en el mes de julio del 2001 y se realizaron conteos posteriores mensualmente hasta el mes de junio del 2002.

Análisis estadístico

Los resultados de floración y producción de rametos fueron analizados con pruebas de χ^2 de bondad de ajuste.

Los resultados de elongación de la hoja y producción mensual de hojas fueron analizados con pruebas de ANOVA seguidas de pruebas de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls (Sigma Stat versión 1.0), en las que se buscaron diferencias entre intervalos durante la misma temporada,

RESULTADOS

Densidad de flujo fotónico incidente y selección de intervalos para el análisis de resultados.

El promedio de la densidad total de flujo fotónico incidente durante la temporada de secas fue de $45.4 \pm 2.6 \text{ mol/m}^2/\text{día}^{-1}$ y para la temporada de lluvias de $39.3 \pm 2.3 \text{ mol/m}^2/\text{día}^{-1}$. Con base a esto valores se calcularon los porcentajes de radiación recibidos en ambas temporadas para las plantas seleccionadas en el Parque Nacional de Dzibilchaltún. Para el análisis de los resultados obtenidos los individuos se agruparon en seis intervalos de radiación (11% - 19% n= 6, 20% - 29% n= 18, 30% - 39% n= 27, 40% - 49% n= 34, 50% - 59% n=20 y $\geq 60\%$ n= 13 de la radiación total incidente), los cuales fueron establecidos tomando en cuenta la cantidad de luz recibida durante la temporada de sequía; considerando que para la mayoría de los individuos el rango en la cantidad de luz recibida durante la temporada de secas es más amplio (Fig. 1) en comparación con la temporada de lluvias, además, es durante la sequía cuando las plantas reciben el máximo de intensidad lumínica y es también la temporada previa a la época de floración y por tal su influencia podría verse reflejada en este fenómeno.

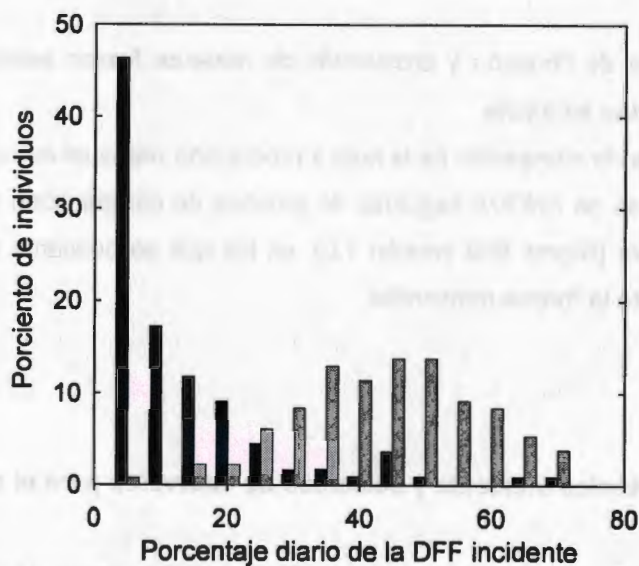


Fig. 1 Distribución de los individuos de *Tillandsia brachycaulos* de acuerdo al porcentaje de diario de la densidad de flujo fotónico (DFF) incidente durante las temporadas de lluvias (DFF $39.3 \pm 2.3 \text{ mol/m}^2/\text{día}^{-1}$, $n = 103$), mediciones hechas del 19 de septiembre al 8 de octubre del 2000 y sequía (DFF $45.4 \pm 2.6 \text{ mol/m}^2/\text{día}^{-1}$, $n = 120$), mediciones hechas del 11 al 29 de mayo del 2001 en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México.

Altura y número de hojas totales por roseta

Como el proceso de floración induce el alargamiento de la planta todos los individuos en flor o con indicios de próxima floración fueron descartados. En los individuos que no florecieron no se encontró una relación entre la altura de la roseta ($r^2 = 0.0074$) y la cantidad de luz recibida (Fig. 2a).

Aparentemente tampoco existió una relación entre la cantidad de hojas por individuo ($r^2=0.1131$) y la cantidad de luz recibida en la temporada de sequía (Fig. 2b). Sin embargo, individuos que recibieron menos del 20% de la densidad de flujo fotónico (*DFF*) diario durante la temporada de sequía no produjeron más de 29 hojas. La mínima cantidad de hojas fue 15 y el máximo 49. El promedio fue 32 hojas por individuo.

Floración y producción de rametos

Los porcentajes finales de floración observados en los diferentes intervalos fueron significativamente diferentes ($\chi^2 < 0.001$) a los valores esperados en ausencia de un efecto de la luz. Los mayores porcentajes de floración se presentaron en individuos que recibieron entre el 30% - 39% (52% de individuos en este rango florecieron) y el 40% - 49% de la *DFF* diaria (50% de los individuos florecieron; Fig. 3a). En comparación con los individuos de las categorías de luz anteriores, las plantas que estuvieron entre el 20% - 29% y el 50% - 59% de la *DFF* florecieron 11% menos y los individuos que estuvieron en $\geq 60\%$ de la *DFF* diaria en 28% menos. No se observó ningún evento de floración en los individuos que recibieron entre 11% - 19% de la *DFF* diaria.

La producción de rametos únicamente se presentó en las plantas que florecieron y en plantas que sufrieron daño al meristemo apical. En el conteo únicamente se consideraron los rametos producidos como consecuencia de la floración, por considerarse este proceso como parte del crecimiento vegetativo de la planta. Los rametos generados por daño al meristemo apical no fueron considerados en el conteo ya que su formación fue inducida por el daño y no como parte natural del proceso de crecimiento de la planta.

Al igual que en los eventos de floración, la diferencia entre valores observados y valores esperados en la producción de rametos fue significativamente diferente ($\chi^2 <$

0.001), el mayor porcentaje de plantas con rametos fue para individuos entre el 40% - 49% (61% de rametos producidos) y el 30% - 39% de la DFF diaria (59% de rametos). Individuos de entre el 20% - 29% y el 50% - 59% de la DFF diaria produjeron en un 50% rametos. El menor porcentaje de rametos producidos fue 23% y correspondió para los individuos a $\geq 60\%$ de la DFF diaria ($P < 0.001$).

Crecimiento y producción mensual de hojas

Adultos

La elongación mensual de las hojas de las plantas sometidas a diferentes irradiaciones se muestra en la Figura 4a. El crecimiento fue sostenido durante los primeros meses de medición, que correspondieron a la temporada de lluvias, pero posteriormente se observó una disminución en la tasa de elongación en todos los intervalos. Dicha disminución no ocurrió al mismo tiempo para todas las plantas: a partir del mes de enero comenzó la disminución de la tasa de elongación para las plantas en los intervalos 30% - 39% y 50% - 59% de la DFF diaria, las plantas en los intervalos del 11% al 29% disminuyeron la elongación en el mes de marzo y en las plantas ubicadas en 40% - 49% y $\geq 60\%$ de la DFF la disminución del crecimiento se inició desde diciembre. Para este último intervalo no se obtuvieron valores de crecimiento durante los meses de mayo y junio ya que la gran mayoría (69%) de los individuos adultos cayeron de sus forofitos (Cuadro 3).

Durante la temporada de lluvias (julio a octubre) los individuos ubicados en los intervalos comprendidos entre 30% a 59% crecieron aproximadamente 16% más que los individuos de los intervalos comprendidos entre 11% a 19% y $\geq 60\%$ (Cuadro 4). Posteriormente, en las temporadas de nortes (noviembre a febrero) y sequía (marzo a mayo) no existieron diferencias significativas en el crecimiento de los individuos ubicados en los diferentes intervalos.

La producción mensual de hojas fue sostenida durante los 11 meses de estudio (Fig 4b) y, al igual que la elongación foliar, no existieron diferencias significativas en las temporadas de nortes y sequía entre los individuos ubicados en los diferentes intervalos de la DFF diaria (Cuadro 4). Asimismo, durante la temporada de lluvias las plantas en los intervalos de 20% a $\geq 60\%$ produjeron mayor cantidad de hojas que las plantas en ubicadas al 11% - 19% de la DFF. La producción total de

hojas en el año fue significativamente menor ($P \leq 0.0020$) para las plantas ubicadas entre el 11% - 19% a comparación de las plantas en los intervalos de 20% a $\geq 60\%$.

Cuadro 3. Porcentaje de individuos perdidos (caídos o muertos) de *Tillandsia brachycaulos*, ya sea por infecciones o caída del forofito, durante 11 meses de estudio en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, de acuerdo a los intervalos de DFF diaria incidente sobre el dosel ($\chi^2 = 0.005$).

Intervalo de DFF diaria incidente	Número de individuos	Número de individuos perdidos
11 - 19	6	1
20 - 29	18	7
30 - 39	27	11
40 - 49	34	11
50 - 59	20	8
≥ 60	13	9

Cuadro 4. Elongación mensual (cm) y producción mensual de hojas de individuos adultos de *Tillandsia brachycaulos* en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, de acuerdo a los intervalos de DFF diaria incidente sobre el dosel. La temporada de lluvias comprende los meses de julio - octubre, la de nortes noviembre - febrero y sequía marzo - mayo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$) dentro de cada columna. El número de individuos para cada intervalo de DFF diaria se muestra en el Cuadro 4. Los datos son promedios \pm error estándar.

Intervalo de DFF diaria incidente	Temporada de lluvias		Temporada de nortes		Temporada de sequía	
	Elongación (cm mes ⁻¹)	Número de hojas producidas al mes	Elongación (cm mes ⁻¹)	Número de hojas producidas al mes	Elongación (cm mes ⁻¹)	Número de hojas producidas al mes
11 - 19	1.38 \pm 0.11 ^{a,o}	1.64 \pm 0.20 ^a	1.54 \pm 0.20	1.68 \pm 0.20	0.45 \pm 0.13	2.28 \pm 0.16
20 - 29	1.23 \pm 0.17 ^a	1.98 \pm 0.17 ^{a,o}	1.18 \pm 0.19	2.06 \pm 0.16	0.42 \pm 0.10	2.04 \pm 0.20
30 - 39	2.33 \pm 0.25 ^{b,c}	2.12 \pm 0.17 ^{b,o}	1.85 \pm 0.25	2.48 \pm 0.21	0.31 \pm 0.14	2.33 \pm 0.14
40 - 49	2.26 \pm 0.21 ^{b,o}	2.00 \pm 0.17 ^b	1.56 \pm 0.20	2.12 \pm 0.16	0.43 \pm 0.16	2.63 \pm 0.11
50 - 59	2.35 \pm 0.16 ^b	2.16 \pm 0.14 ^{b,o}	1.63 \pm 0.24	2.25 \pm 0.16	0.71 \pm 0.19	2.55 \pm 0.12
≥ 60	1.96 \pm 0.26 ^{a,b}	1.88 \pm 0.17 ^{b,o}	1.06 \pm 0.29	1.88 \pm 0.26	0.30 \pm 0.25	2.52 \pm 0.20

Rametos

Los meses de mayor elongación para las hojas de los rametos fueron de octubre a febrero, periodo que comprende a las temporadas de lluvias y de nortes (Fig. 5a). A partir de marzo, inicio de la época de sequía, se observa una disminución en la elongación de las hojas, misma que ocurre de manera simultánea en todos los intervalos de la *DDF* diaria. La producción de hojas fue sostenida e igualmente independiente del porcentaje de la *DDF* incidente y de la estación del año (Fig. 5b). Ninguno de los dos parámetros evaluados mostró diferencias significativas entre intervalos de luz (*DDF* diaria) en ninguna de las tres temporadas del año (Cuadro 5).

Cuadro 5. Elongación mensual (cm) y producción mensual de hojas de rametos de *Tillandsia brachycaulos* en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, de acuerdo a los intervalos de *DDF* diaria incidente sobre el dosel. La temporada de lluvias comprende los meses de julio - octubre, la de nortes noviembre - febrero y sequía marzo - mayo. El número de individuos para cada intervalo de *DDF* diaria se muestra en el Cuadro 4. Los datos son promedios \pm error estándar.

Intervalo de <i>DDF</i> diaria incidente	Temporada de lluvias		Temporada de nortes		Temporada de sequía	
	Elongación (cm mes ⁻¹)	Número de hojas producidas al mes	Elongación (cm mes ⁻¹)	Número de hojas producidas al mes	Elongación (cm mes ⁻¹)	Número de hojas producidas al mes
20 – 29	1.83 \pm 0.76	2.00 \pm 0.71	2.09 \pm 0.08	2.41 \pm 0.17	0.66 \pm 0.21	2.28 \pm 0.16
30 – 39	1.73 \pm 1.25	2.21 \pm 0.70	1.63 \pm 0.12	2.29 \pm 0.16	0.35 \pm 0.10	2.29 \pm 0.16
40 – 49	2.33 \pm 1.05	3.33 \pm 1.11	1.61 \pm 0.13	2.24 \pm 0.11	0.45 \pm 0.08	2.21 \pm 0.15
50 – 59	2.58 \pm 0.97	3.67 \pm 1.97	1.75 \pm 0.19	2.34 \pm 0.14	0.51 \pm 0.14	2.35 \pm 0.27
\geq 60	2.50 \pm 2.47	3.75 \pm 1.26	1.80 \pm 0.21	2.14 \pm 0.21	0.64 \pm 0.21	1.92 \pm 0.31

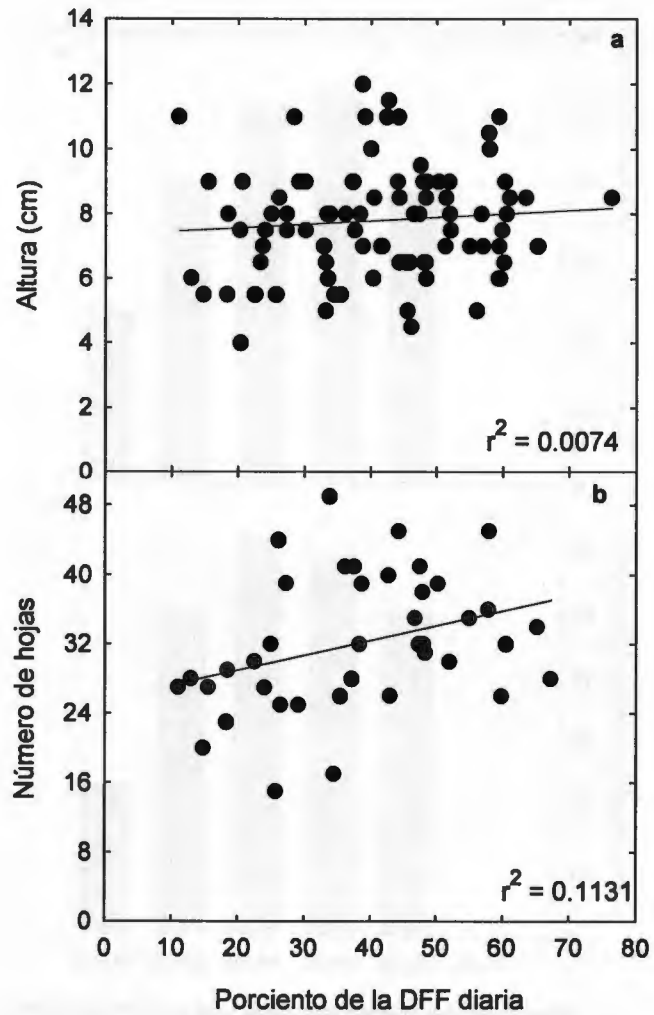


Fig. 2 Relación entre la altura ($n = 85$) (a) y el número de hojas totales ($n = 41$) (b) de individuos de *Tillandsia brachycaulos* y el porcentaje diario de la densidad de flujo fotónico (DFF) diaria recibida en plantas creciendo bajo condiciones naturales en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México.

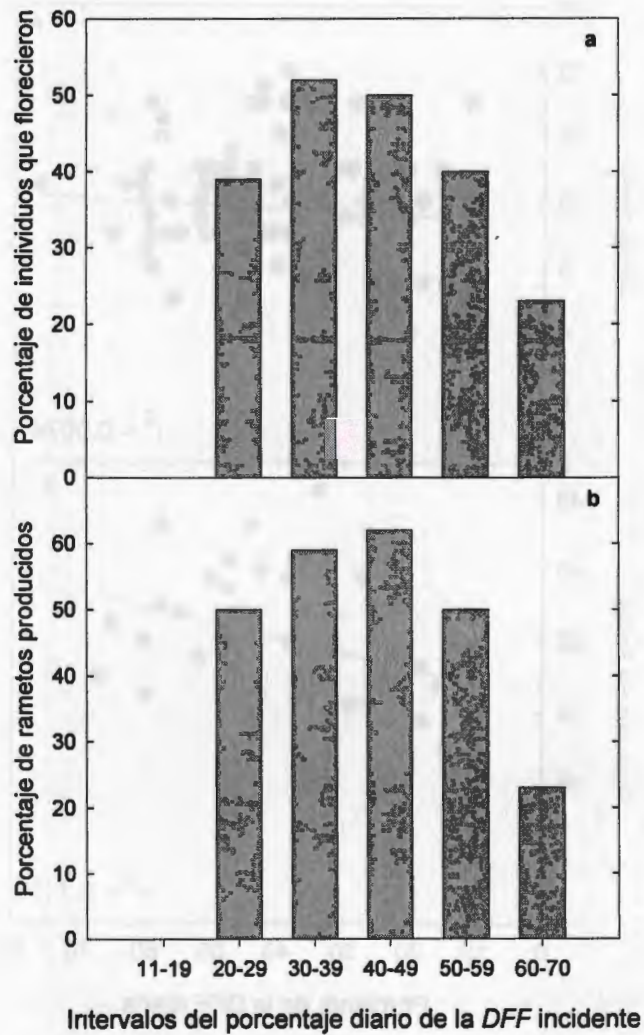


Fig. 3 Floración (a) y producción de rametos (b) en individuos de *Tillandsia brachycaulos* creciendo a diferentes porcentajes diarios de la densidad de flujo fotónico (DFF) incidente en condiciones naturales en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Cada barra representa el porcentaje de individuos que florecieron en el intervalo (11-19% n = 6, 20-29% n = 18, 30-39% n = 27, 40-49% n = 34, 50-59% n = 20, $\geq 60\%$ n = 13)

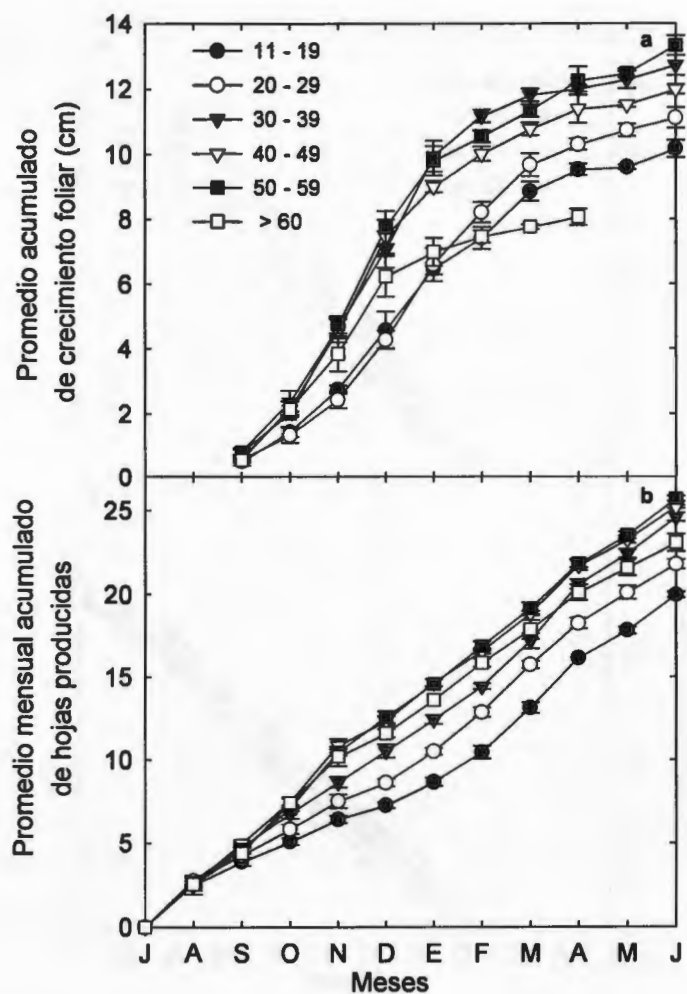


Fig. 4 Elongación mensual de una hoja marcada (a) y producción mensual de hojas (b) en plantas adultas de *Tillandsia brachycaulos* creciendo a diferentes porcentajes de la densidad de flujo fotónico (*DFF*) incidente en condiciones naturales en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Cada punto representa el promedio de los individuos en el intervalo y está dado por el valor acumulado de los meses anteriores. El número de plantas en cada categoría de *DFF* fue diferente y osciló entre 6 y 34 individuos.

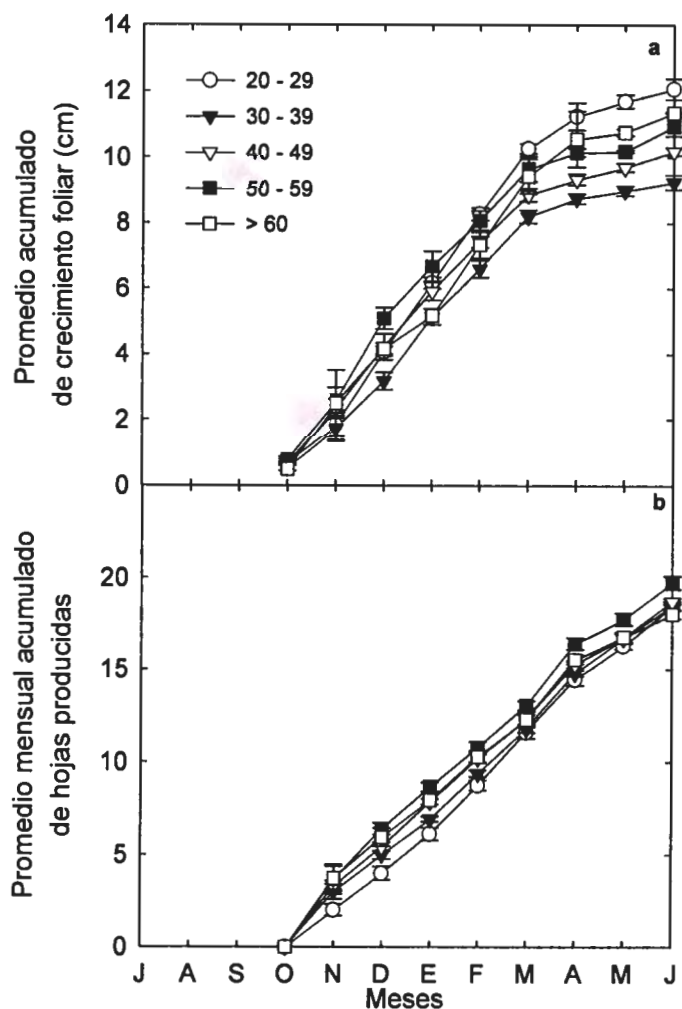


Fig. 5 Elongación mensual de una hoja marcada (a) y producción mensual de hojas (b) en rametos de *Tillandsia brachycaulos* creciendo a diferentes porcentajes de la densidad de flujo fotónico (*DFF*) total en condiciones naturales en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Cada punto representa el promedio de los individuos en el intervalo y está dado por el valor acumulado de los meses anteriores. El número de plantas en cada categoría de *DFF* fue diferente y osciló entre 3 y 21 individuos

DISCUSIÓN

Considerando la temporada de sequía como el tiempo en el cual la cantidad de radiación solar recibida por individuo es mayor que en las otras temporadas y asimismo la amplitud de los valores de irradiación es mayor entre los individuos, encontramos que un mayor número de individuos de *Tillandsia brachycaulos* recibe porcentajes intermedios de irradiancia (30-50% de la *DFF*) un número intermedio de individuos recibe un exceso de irradiancia (>50% de la *DFF*) y un número menor de individuos recibe muy poca luz (menos del 30% de la *DFF*). De acuerdo a lo encontrado en este estudio los niveles luz óptimos para el crecimiento y la floración de *Tillandsia brachycaulos* se ubican en los niveles intermedios de la *DFF*. Sin embargo aunque existen condiciones específicas en las que el crecimiento de las especies es el óptimo esto no excluye la colonización de otros sitios como parte de un proceso natural de la dispersión de la especie (Begon et al. 1990). Claro está que los individuos que colonicen los sitios menos ideales tendrán menos oportunidades de reproducirse, tal como se observó en este estudio, y por lo tanto de perpetuar sus genets. De manera particular, en individuos epifitos como *Tillandsia brachycaulos* el hecho de no florecer o de requerir de más tiempo para reunir recursos para floración incrementa el riesgo de pérdida del genet por herbivoría, caída del forofito o enfermedad.

Sin duda el resultado más notable del presente trabajo fue la variación observada en los porcentajes de floración en las plantas adultas en las diferentes condiciones de luz. Debido a que la formación y mantenimiento de las estructuras florales (producción de néctar, respiración y transpiración de tejidos) requieren de la inversión de recursos (Bell 1980, Galen et al. 1999, Andersson 2000), es de esperarse que las plantas en las condiciones menos ideales para la ganancia de carbono presenten menores porcentajes de floración. Tissue y Nobel (1990) encontraron que 70% del carbono requerido para la floración en *Agave deserti* (Engelm) provino de las reservas de carbohidratos no estructurales y el 30% restante fue suministrado por la toma de CO₂ durante el periodo de floración. Por lo anterior, las plantas que disminuyan la ganancia de carbono durante la temporada de crecimiento, ya sea por exceso o falta de luz, contarán con menos reservas para la floración.

La medición de la altura de los individuos como un parámetro para evaluar la influencia de la luz en el crecimiento no resultó un buen indicador. Sin embargo, se logró apreciar un efecto en la cantidad de hojas totales por individuo. Las plantas ubicadas en el intervalo 11% -19% de la *DFF* diaria presentaron la menor cantidad de hojas por individuo. Esto último parece contradictorio con la idea de que las plantas de sombra invierten más recursos en área foliar (Lambers *et al.* 1998), pero debido a la forma de roseta de *Tillandsia brachycaulos* es posible que una mayor cantidad de hojas en las plantas bajo sombra ocasione mayor autosombreado que disminuiría la superficie foliar expuesta a la luz.

El crecimiento únicamente presentó variación entre los tratamientos de la *DFF* diaria durante la temporada de lluvias, pero después de 11 meses no se encontraron diferencias significativas en la longitud de las hojas de las plantas. Posiblemente el largo de la hoja es una característica genéticamente conservada en *Tillandsia brachycaulos* y por ello dicho carácter es más o menos constante y no dependa de la cantidad de luz recibida. Martin *et al.* (1985) encontraron una respuesta similar en *Tillandsia usneoides*, ya que la longitud de la hoja no varió de manera significativa entre plantas que crecieron a diferentes intensidades lumínicas bajo condiciones naturales. Sin embargo, variaciones en el crecimiento del tallo ocasionadas por la cantidad de luz recibida han sido reportadas en el cactus epifito *Epiphyllum phyllanthus*: individuos creciendo bajo 50% de la *DFF* incidente durante 13 semanas presentaron 20% de incremento en la elongación del tallo, en comparación con plantas que recibieron 30% de la *DFF* incidente y 33% más para plantas que no recibieron sombra (Andrade y Nobel 1996). Igualmente, la especie terrestre *Achmea magdalenae* presentó mayor crecimiento en claros y fue proporcional a la apertura del claro; sin embargo, lo anterior fue cierto solo bajo condiciones de adecuada disponibilidad de agua, indicando que la luz no es el único factor limitante del crecimiento (Pfitsch y Smith 1988).

Tomando en cuenta los factores agua y luz, el periodo de mayor crecimiento para *Tillandsia brachycaulos* abarcó del inicio de la temporada de lluvias hasta el mes de enero en el caso de los adultos y hasta febrero en el caso de los rametos. Aunque la frecuencia de las precipitaciones disminuye notablemente de la temporada de lluvias a la temporada de nortes, la deposición de rocío ayuda al mantenimiento de un

adecuado estado hídrico (Andrade en prensa). Por ello, en este estudio el rocío pudo haber permitido un crecimiento sostenido aunque menor, durante la temporada de nortes. Considerando lo anterior, se puede concluir que la luz no es el único factor limitante del crecimiento en *Tillandsia brachycaulos*.

La disminución observada en la tasa de elongación de las hojas se debió principalmente a su madurez que en los adultos ocurrió primeramente en el intervalo mayor de exposición de la DFF durante el mes de diciembre y por último en el intervalo de menor exposición durante el mes de marzo. Esto apoya la idea de que las plantas demasiado sombreadas tuvieron una menor ganancia de carbono.

El porcentaje de individuos perdidos (caídos o muertos) fue mayor en el grupo que recibió mayor cantidad de luz en el dosel. Este grupo por lo general se distribuyó en las partes altas del dosel. La relación entre la altura a la que se encuentran los individuos, cantidad de luz y plantas desprendidas de los árboles fue previamente observada para *Tillandsia brachycaulos* por Mondragón (2000), aunque los porcentajes de caída fueron mucho mayores que los encontrados en este trabajo. Además de la altura, la caída de un forofito esta influenciada por otros factores, tales como la ruptura de las ramas, caída de los árboles, velocidad del viento, que pueden variar espacial y temporalmente.

A pesar de no encontrarse diferencias significativas en el largo y cantidad de las hojas, los porcentajes de floración fueron mayores en condiciones intermedias de luz. De acuerdo a lo planteado en la hipótesis esta variación se debería a una ganancia de carbono insuficiente para la realización del esfuerzo reproductivo debido, por una parte a procesos fotoprotectores y fotoinhibición, y por otra a exceso de sombra. En el capítulo III se discutirán los resultados obtenidos en un experimento diseñado para probar esta hipótesis.

BIBLIOGRAFÍA

Andersson, S. (2000) The cost of flowers in *Nigella degenii* inferred from flower and perianth removal experiments. *International Journal of Plant Science* 161:903-908.

Andrade, J. L. (2003) Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*. En prensa.

Andrade, J. L. y Nobel, P. S. (1996) Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:291-306.

Begon, M. Harper, J. L. y Townsend, C. R. (1990) *Ecology: individuals, populations and communities*. Ed. Optima.

Bell, G. (1980) The costs of reproduction and their consequences. *The American Naturalist* 116:45-76.

Benzing, D. H. (1990) *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York, EUA.

Duran, R. y Olmsted, I. (1999) Vegetación de la Península de Yucatán en: Atlas de procesos territoriales de Yucatán. Ed. Facultad de Arquitectura. Universidad Autónoma de Yucatán, México.

Galen, C. Sherry, R. A. y Carroll, A. B. (1999) Are flowers physiological sinks or faucets? Cost and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 118:461-470.

García, E. 1974 Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Apuntes de climatología. Talleres Larios, México.

Griffiths, H. y Maxwell, K. (1999) In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology* 13:15-23.

Herrera-Silveira, J. A. (1995) Seasonal patterns and behaviour of nutrients in a tropical coastal lagoon with groundwater discharges. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22:45-57.

Lambers, H. Chapin, F. S. y Pons, T. L. (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer, EUA.

Martin, C. E. McLeod, K. W. Eades, C. A. y Pitzer, A. F. (1985) Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette* 146:489-494.

Martin, C. E. Tüffers, A. Herppich, W. B. y von Willert, J. D. (1999) Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphytic Crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *International Journal of Plant Science* 160:307-313.

Maxwell, C. Griffith, H. Borland, A. M. Young, A. J. Broadmeadow, M. S. J. y Fordham M. C. (1995) Short-term photosynthetic response of the C3-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 22:771-781.

Maxwell, C. Griffiths, H. y Young, A. J. (1994) Photosynthetic acclimation to light regime and water stress by the C3-CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas-exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophylls cycle. *Functional Ecology* 8:746-754.

Medina, E. (1974) Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution with the Bromeliaceae. *Evolution* 28:677-686.

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

Medina, E. (1990) Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina* 59:71-100.

Mondragón, D. M. (2000) Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schtdl. en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yuc. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.

Olmsted, I. y Gómez-Juárez, M. (1996) Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatán Peninsula. *Selbyana* 17:58-70.

Pfitsch, W. y Smith, A. P. (1988) Growth and photosynthesis of *Aechmea magdalenae*, a terrestrial CAM plant in a tropical moist forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 4:199-207.

Pittendrigh, C. S. (1948) The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliads flora. *Evolution* 2:58-89.

Skillman, J. B. y Winter, K. (1997) High photosynthetic capacity in a shade tolerant Crassulacean acid metabolism plant: implications for sunflecks use, nonphotochemical energy dissipation, and susceptibility to photoinhibition. *Plant Physiology* 113:441-450.

Thien, B. Bradburn, A. S. y Welden, A. L. (1982) The woody vegetation of Dzibilchaltún, a maya archaeological site in northwest Yucatán, México. Middle American Research Institute. Tulane University. New Orleans, EUA.

Tissue, D. T. y Nobel, P. S. (1990) Carbon relations of flowering in a semelparous clonal desert perennial. *Ecology* 71:273-281.

CAPITULO III

Eficiencia fotosintética y concentración de pigmentos de *Tillandsia brachycaulos* bajo tres diferentes condiciones lumínicas.

INTRODUCCIÓN

Las plantas poseen una variedad de mecanismos fisiológicos que les permiten la colonización de diversos ambientes lumínicos, abarcando desde los sitios profundamente sombreados del sotobosque hasta sitios de plena exposición y además les permiten la supervivencia en ambientes con cambios contrastantes en el ambiente lumínico, como el de las selvas caducifolias. Entre estos mecanismos encontramos la disipación del exceso de energía de excitación o extinción no fotoquímica (NPQ, por sus siglas en inglés) y la modificación de la proporción de los pigmentos involucrados en la fotosíntesis (clorofilas y carotenoides). Ambos procesos tienen como finalidad un ajuste en la eficiencia del fotosistema II (FSII) con respecto a la fijación de carbono lo que implica que ambos procesos sean dinámicos (Harbinson *et al.* 1990). Tanto la concentración de clorofilas como la de carotenoides pueden disminuir o aumentar como parte inicial del proceso de aclimatación del aparato fotosintético (Maxwell *et al.* 1994, 1995, Young 1993). La aclimatación del aparato fotosintético como respuesta a la exposición de diferentes ambientes lumínicos ha sido demostrada en diferentes bromeliáceas. Se ha evaluado principalmente la capacidad para disipar el exceso de energía absorbida en forma de calor y la variación en la concentración de pigmentos en respuesta a la luz. Griffiths y Maxwell (1999) estudiaron diez especies de bromeliáceas con rutas metabólicas C₃ y CAM provenientes de diferentes niveles de exposición. Los autores encontraron que independientemente de la ruta fotosintética de las especies o el nivel de exposición del que provinieran, las bromeliáceas pudieron tolerar amplios niveles de radiación, gracias a los altos niveles de NPQ que presentaron. Sin embargo, las especies de sombra mostraron mayor probabilidad de sufrir algún tipo de fotodaño.

Lo anterior refuerza lo observado por Skillman y Winter (1997) en *Aechmæa magdalenae*, una especie CAM terrestre de hábitat preferentemente sombrío pero que

se puede encontrar en sitios expuestos, que igualmente presentó valores muy altos de NPQ; sin embargo, en condiciones de estrés lumínico sostenido la cantidad acumulada de malato fue insuficiente para mantener la fase III de la fotosíntesis y con ello se incrementó el riesgo de fotoinhibición. Asimismo, Maxwell *et al.* (1994, 1995) mostraron la aclimatación gradual del aparato fotosintético de *Guzmania monostachia* (L.) a un incremento repentino y duradero en la cantidad de irradiación recibida, mediante la asociación de una disminución del valor de F_v/F_m y un incremento en los niveles de zeaxantina (resultado de un proceso de disipación térmica), la disminución de hasta 50% de la cantidad total de clorofila y un cambio en el metabolismo de carbono, de C_3 a CAM.

De acuerdo a lo anterior se planteó la evaluación de la eficiencia fotosintética y concentración de pigmentos fotosintéticos así como la variación en la fijación de CO_2 como consecuencia de mecanismos fotoprotectores o de exceso de sombra en *Tillandsia brachycaulos* bajo tres condiciones lumínicas diferentes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

En el mes de octubre del 2001 se estableció un experimento en la sección anexa al invernadero del CICY, donde se colocaron tres grupos de 47 individuos cada uno a una altura aproximada de 1.40 m, en forma horizontal sobre varillas de madera y se cubrieron con mallas de sombra con 60, 30 y 6% de transmitancia (medida *in situ* con fotodiodos conectados a un registrador de datos para determinar la densidad de flujo de fotones, *DFF*); porcentajes correspondientes a los valores altos, medios y bajos de radiación recibida bajo condiciones naturales. Los individuos utilizados para estos experimentos fueron colectados en el Parque Nacional de Dzibilchaltún. Aproximadamente 80% de las plantas fueron recogidas del suelo (donde eventualmente mueren, Mondragón 2000). Por tanto, previo a la primera colecta, las plantas se dejaron durante un periodo de 3 meses en las diferentes condiciones lumínicas a fin de obtener las respuestas más homogéneas posibles.

Establecimiento de las fechas de muestreo.

A manera de correspondencia con la forma en que se evaluaron los datos de crecimiento del capítulo II y a fin de caracterizar la eficiencia fotosintética de los individuos expuestos a diferentes intensidades lumínicas y en diferentes condiciones ambientales, se estableció un muestreo por temporadas. El establecimiento de las temporadas se hizo de acuerdo a lo descrito en el capítulo II. Los muestreos se realizaron para la temporada de nortes del veintinueve de enero al primero de febrero del 2002, para la temporada de sequía del ocho al once de mayo del 2002 y para la temporada de lluvias del cuatro al siete de septiembre del 2002.

Determinaciones de acidez del tejido

Se colectaron entre 0.3 a 0.8 g de tejido fresco, el cual fue mantenido a -20°C hasta el momento de su extracción. La extracción se realizó con etanol de 96° al 70% (v/v) y calentamiento hasta ebullición. Los extractos se titularon a pH 7 con hidróxido de sodio 0.015M. Se tomaron cuatro muestras por tratamiento al anochecer y cuatro muestras al amanecer. Las muestras se tomaron durante tres días consecutivos en cada temporada. Los resultados se expresaron como μ equivalentes por gramo de peso fresco.

Evaluación de la eficiencia del FSII

Se realizó con un analizador de fluorescencia de la clorofila tipo Plant Efficiency Analyser (Hansatech Instruments Ltd., King's Lynn, Inglaterra), a intervalos de tres horas iniciando a las 700 horas y concluyendo a las 1900 horas para la temporada de nortes, de 630 horas a 1630 horas para la temporada de sequía y de 700 horas a 1900 horas para la temporada de lluvias. Las plantas analizadas fueron preajustadas a oscuridad durante una hora previa a cada medición y la evaluación se realizó para cada tratamiento en 5 plantas diferentes cada tres horas durante tres días consecutivos.

Determinación del potencial hídrico

Las hojas fueron colectadas en el sitio de estudio y transportadas al laboratorio en viales sellados. En el laboratorio se tomaron secciones del tejido con ayuda de una perforadora y se colocaron en las cámaras de muestreo C-52 (Wescor, Inc. Logan, EUA), previamente calibradas contra soluciones de NaCl, durante 2 horas a fin de igualar la cantidad de vapor de agua entre el tejido y las cámaras. Las mediciones fueron hechas con un higrómetro de punto húmedo HR 33T, de la misma marca que las cámaras de muestreo. Las determinaciones se hicieron en un mínimo de tres individuos diferentes por tratamiento durante tres días consecutivos para cada temporada. Durante la temporada de sequía se proporciono riego tres veces por semana durante las dos semanas previas a la colecta de muestras

Determinación de la cantidad de pigmentos: clorofila a, b y carotenos

Para la extracción de pigmentos se ocuparon entre 0.2 y 0.6 g de tejido fresco por individuo; el tejido fue macerado con nitrógeno líquido y extraído con 8 ml de acetona fría al 80% (v/v). El extracto fue centrifugado a 10,000 r.p.m. durante 5 minutos.

La concentración de pigmentos en la muestra se evaluó con un espectrofotómetro DU-65 (Beckman Coulter, Inc. Fullerton, EUA) a 663 nm para clorofila a, 646 nm para clorofila b y 470 nm para carotenos. La concentración de pigmentos en las muestras fue calculada de acuerdo a las ecuaciones propuestas por Wellburn (1994), y los resultados fueron expresados como mg por gramo de peso fresco. Para cada temporada se colectaron al atardecer hojas de cinco individuos diferentes por tratamiento durante tres días consecutivos.

Floración

Se evaluó como los eventos de floración que se presentaron entre las plantas expuestas a los diferentes niveles de radiación. Los eventos de floración fueron evaluados en dos ocasiones, una al inicio de la temporada de floración (junio) y otra al término de dicha temporada (septiembre).

Análisis estadístico

Para la evaluación del efecto del porcentaje de la *DFF* incidente (tres tratamientos) y de la temporada (tres temporadas) sobre la producción de acidez, la concentración de pigmentos y el potencial hídrico se utilizaron pruebas de ANOVA seguidas de pruebas de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls (Sigma Stat versión 1.0).

Para el análisis de los resultados de la eficiencia del FSII únicamente se tomaron en consideración el punto inicial de las mediciones (700 o 630 hrs, dependiendo de la temporada) y el punto medio correspondiente a la máxima disminución en la fluorescencia (1300 o 1230 hrs dependiendo de la temporada). Estos puntos fueron analizados entre tratamientos correspondientes a la misma temporada con pruebas de ANOVA seguidas de pruebas de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls (Sigma Stat versión 1.0). Los resultados del esfuerzo reproductivo fueron analizados con una prueba de χ^2 de bondad de ajuste.

RESULTADOS

Producción de acidez

La acidez remanente posterior a la descarboxilación fue mínima en todos los tratamientos durante las tres temporadas, por tal motivo no se consideró en los análisis, los resultados descritos únicamente se refieren a la acidez acumulada durante el transcurso de la noche.

Para la temporada de nortes, la acidez titulable colectada al amanecer (119.5 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco) fue significativamente mayor ($P < 0.05$) en las plantas expuestas a 30% de la *DFF* diaria incidente que en las plantas expuestas al 60% (83.4 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco) y 6% (49.7 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco) de la *DFF* diaria incidente (Fig. 6a). Durante la temporada de sequía se presentó la menor producción de acidez (68.8 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco, promedio para los tres tratamientos) y no existieron diferencias significativas entre tratamientos (Fig. 6b). La mayor cantidad de acidez nocturna se observó en la temporada de lluvias y no hubo diferencias significativas en la cantidad de acidez producida por las plantas en los tres tratamientos (Fig. 6c). Sin embargo, se encontraron variaciones temporales. Las plantas expuestas a 60% de la *DFF* diaria incidente presentaron la mayor concentración de ácido ($P < 0.05$) durante la temporada

de lluvias y una acidez similar durante las temporadas de nortes y sequía; las plantas expuestas a 30% de la *DFF* diaria incidente presentaron acidez similar en las temporadas de lluvias y nortes (entre 146.9 y 119.5 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco) y fue mayor ($P < 0.05$) que en la estación de sequía (71.5 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco); las plantas expuestas a 6% de la *DFF* diaria incidente presentaron la mayor acidez ($P < 0.05$) durante la temporada de lluvias y una acidez similar durante las temporadas de nortes y sequía.

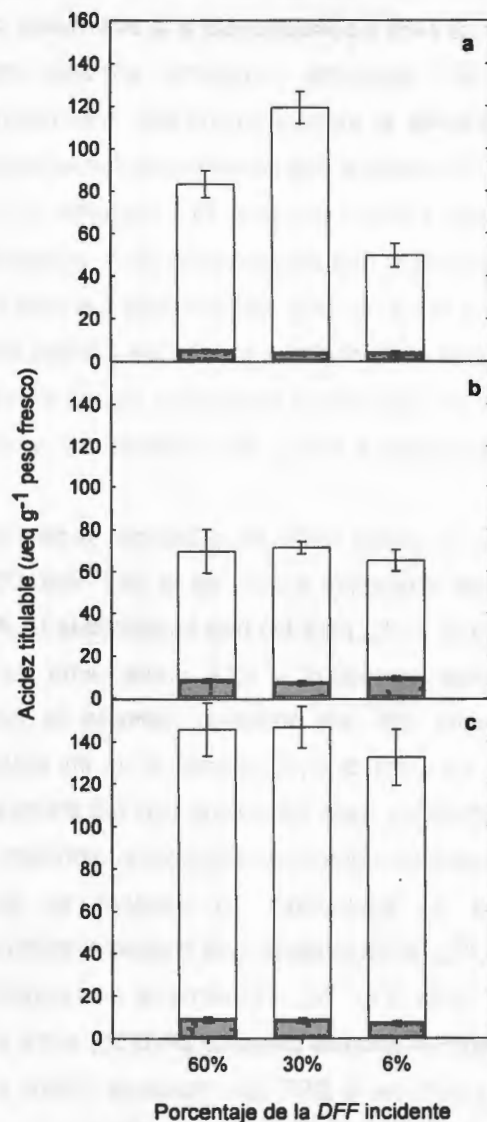


Fig. 6 Acidez titulable para individuos de *Tillandsia brachycaulos* bajo condiciones lumínicas diferentes (60, 30 y 6 % de la transmitancia de DFF) durante la temporada de nortes (a), sequía (b) y lluvias (c). Las barras blancas representan la producción de acidez nocturna y las grises el remanente de acidez al anochecer. Cada barra representa la media ($n \geq 8 \pm$ error estándar).

Eficiencia del FSII.

Durante el mes de enero se observó el valor promedio más alto para la eficiencia del FSII (F_v/F_m , 0.745) y correspondió a la evaluación de las 6:30 horas del tratamiento de 6% de *DFF* incidente. Asimismo, en este mes se observó una disminución en F_v/F_m durante el transcurso del día, principalmente en las plantas expuestas a 60% de la *DFF* incidente, disminución que fue significativamente diferente a los tratamientos expuestos a 30% y 6% de la *DFF* incidente ($P < 0.05$, evaluada a las 12:00 h). Igualmente, se observó una recuperación de la eficiencia del FSII al caer la tarde. Como se aprecia en la figura, esta recuperación fue más rápida en las plantas expuestas a 30% y 6% de la *DFF* incidente que en las plantas expuestas a 60% (Fig. 7a) y por la mañana aún se observaron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los valores de F_v/F_m del tratamiento a 60% y los tratamientos a 30% y 6% de la *DFF* incidente.

Durante los días de mayo hubo un profundo decaimiento en la eficiencia fotosintética de las plantas expuestas a 60% de la *DFF* incidente, presentándose el valor observado más bajo de F_v/F_m para las tres temporadas ($F_v/F_m = 0.3818$ al medio día). Asimismo, las plantas expuestas a 30% presentaron un decaimiento en los valores de F_v/F_m al medio día; sin embargo, pasada la noche las plantas se recuperaron y mostraron un valor de F_v/F_m similar al de las plantas al 6% de la *DFF* incidente (Fig. 7b). Sin embargo, esto no ocurrió con las plantas en el tratamiento al 60% de exposición las cuales se vieron crónicamente fotoinhibidas (Fig. 7b).

Durante el mes de septiembre se observó un patrón similar en el comportamiento de la F_v/F_m , al observarse una marcada disminución al medio día y una recuperación por la tarde (Fig. 7c). Asimismo la disminución en la eficiencia de FSII al mediodía fue significativamente diferente ($P < 0.05$) entre el tratamiento al 6% y los tratamientos al 30% y 60% de la *DFF* total incidente. Como se puede observar en la fig. 7c, a pesar de que el tiempo de recuperación fue más lento en los tratamientos al 30% y 60 % de la *DFF* incidente, en la primera lectura de la mañana no existieron diferencias significativas entre los tratamientos a 6% y 30%, no así para el tratamiento al 60% el cual fue significativamente menor que ambos ($P < 0.05$).

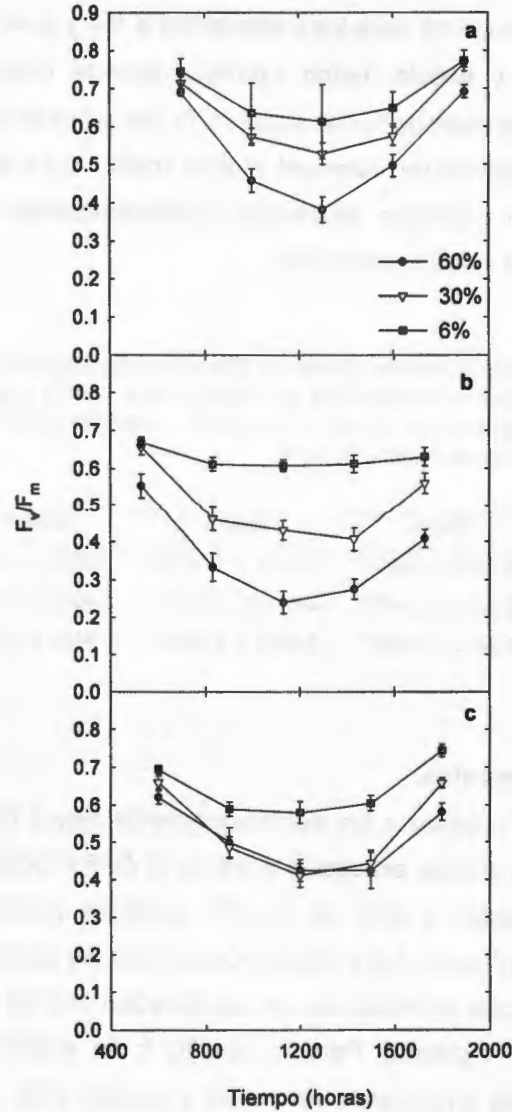


Fig 7 Variación diaria en la eficiencia del fotosistema II (F_v/F_m) de individuos de *Tillandsia brachycaulos* sometidos a diferentes intensidades lumínicas (60, 30 y 6 % de la transmitancia de DFF), durante la temporada de nortes (a), sequía (b) y lluvias (c). Cada punto representa la media de 15 plantas \pm error estándar.

Potencial hídrico.

Los potenciales hídricos para los tratamientos a 6% y a 30% de la *DFF* en las temporadas de nortes y sequía fueron significativamente menores ($P < 0.05$) en comparación con la temporada de lluvias (Cuadro 7). No así para el tratamiento a 60% el cual únicamente presentó un potencial hídrico menor durante la temporada de sequía (Cuadro 7). No existieron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos dentro de la misma temporada.

Cuadro 7. Potenciales hídricos (MPa) de *Tillandsia brachycaulos* sometida a diferentes porcentajes de la *DFF* incidente durante las tres temporadas (media \pm error estándar; $n \geq 9$). Los valores con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre temporadas para el mismo tratamiento ($P < 0.05$).

	Nortes	Sequía	Lluvias
60 %	-0.3993 \pm 0.0505 ^a	-0.6514 \pm .0436 ^b	-0.4233 \pm 0.0549 ^a
30%	-0.5897 \pm 0.0478 ^a	-0.6114 \pm 0.0233 ^a	-0.4003 \pm 0.0474 ^b
6 %	-0.6070 \pm 0.0687 ^a	-0.6955 \pm 0.0474 ^a	-0.4463 \pm 0.0395 ^b

Concentración de pigmentos.

La cantidad de clorofila a fue significativamente mayor ($P < 0.05$) durante las tres temporadas en las plantas expuestas a 6% de la *DFF* incidente, en comparación con las plantas expuestas a 60% de la *DFF* incidente (Cuadro 8). Durante las temporadas de nortes (Cuadro 8a) y sequía (Cuadro 8b) las plantas expuestas a 30% no presentaron diferencias significativas, en comparación con las plantas expuestas a 60% y 6% de la *DFF* incidente. Para la clorofila b no existió variación entre los tratamientos durante las temporadas de nortes y sequía, pero en la temporada de lluvias la cantidad de clorofila b fue significativamente mayor para las plantas expuestas a 6% de la *DFF* (Cuadro 8c). Para la relación clorofila a/b no existieron diferencias entre tratamientos en ninguna de las tres temporadas.

Durante la temporada de nortes (Cuadro 8a) y sequía (Cuadro 8b) la cantidad de clorofila total únicamente fue significativamente diferente ($P < 0.05$) entre los

tratamientos extremos de la *DFF* incidente (60% y 6%). Un comportamiento similar fue observado para la concentración de carotenoides.

Para ninguno de los tres tratamientos se encontraron variaciones temporales significativas en la cantidad de clorofila a; clorofila total y carotenoides (Cuadro 8). La cantidad de clorofila b únicamente presentó variación temporal en el tratamiento a 30% de la *DFF*, siendo significativamente mayor ($P < 0.05$) durante la temporada de nortes (Cuadro 8a), en comparación con la temporada de lluvias (Cuadro 8c). De igual forma la proporción clorofila a/b únicamente fue variable temporalmente en el tratamiento a 30% de la *DFF* y presentó un valor significativamente menor ($P < 0.05$) en la temporada de nortes (Cuadro 8a), en comparación con la temporada de sequía (Cuadro 8b).

Cuadro 8. Concentración de pigmentos (mg g^{-1} pf) de *Tillandsia brachycaulos* a diferente exposición de luz (60, 30 y 6% de la DFF incidente) durante la temporada de nortes a), sequía b) y lluvias c) (media \pm error estándar; $n = 15$). Los valores con letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

a) Nortes	60%	30%	6%
Clorofila a	78.67 \pm 7.46 ^a	97.46 \pm 9.50 ^{ab}	124.25 \pm 8.99 ^b
Clorofila b	53.18 \pm 9.06	50.12 \pm 8.11	63.07 \pm 7.79
Total	131.86 \pm 14.64 ^a	147.58 \pm 15.52 ^{ab}	187.32 \pm 10.85 ^b
A/b	2.01 \pm 0.32	2.19 \pm 0.24	2.40 \pm 0.31
Carotenoides	80.99 \pm 6.49 ^a	88.39 \pm 7.21 ^{ab}	109.19 \pm 7.63 ^b

b) Sequía	60%	30%	6%
Clorofila a	82.57 \pm 6.29 ^a	105.44 \pm 9.68 ^{ab}	120.78 \pm 8.03 ^b
Clorofila b	29.25 \pm 3.63	36.55 \pm 3.89	41.09 \pm 3.02
Total	111.81 \pm 9.25 ^a	141.99 \pm 13.07 ^{ab}	161.87 \pm 10.76 ^b
a/b	2.82 \pm 0.18	3.06 \pm 0.18	2.99 \pm 0.10
Carotenoides	80.02 \pm 5.43 ^a	95.82 \pm 9.06 ^{ab}	112.40 \pm 8.87 ^b

c) Lluvias	60%	30%	6%
Clorofila a	81.97 \pm 8.06 ^a	76.80 \pm 9.22 ^a	138.17 \pm 9.74 ^b
Clorofila b	30.74 \pm 3.56 ^a	28.51 \pm 3.45 ^a	54.35 \pm 5.54 ^b
Total	112.71 \pm 10.95 ^a	105.30 \pm 12.55 ^a	192.52 \pm 13.51 ^b
a/b	2.79 \pm 0.16	2.69 \pm 0.09	2.70 \pm 0.16
Carotenoides	77.76 \pm 7.33 ^{ab}	76.33 \pm 12.92 ^a	107.64 \pm 7.75 ^b

Floración.

No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de la DFF en los porcentajes de floración de las plantas para ninguna de las dos fechas de registro (Cuadro 9). De cualquier manera, se observa que el porcentaje de individuos en floración tendió a ser menor en las plantas a 6% de la DFF incidente.

Cuadro 9. Proporción de individuos de *Tillandsia brachycaulos* que florecieron bajo tres condiciones diferentes de luz.

	No. de individuos por tratamiento	No. de individuos en floración en el mes de junio	No. de individuos en floración en el mes de septiembre	Porcentaje total de individuos que florecieron.
60%	30	15	15	50%
30%	28	15	17	60%
6%	29	5	12	41%

DISCUSIÓN

La menor actividad fotosintética se encontró en la temporada de sequía, con valores promedio de acidez titulable de $71 \mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco. Este valor fue mayor al observado para la producción de acidez en la temporada de sequía en seis especies de *Tillandsia* de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, el cual fue de 18 a 36 $\mu\text{eq g}^{-1}$ peso fresco (Reyes 2001). La menor fijación de CO_2 observada durante la temporada de sequía fue posiblemente por la falta de agua. También, en esta temporada se obtuvieron los valores más bajos de F_v/F_m . De manera particular, el tratamiento a 60% de la DFF incidente se vio crónicamente fotoinhibido, aunque no se observó daño al tejido. Muy posiblemente la excesiva respuesta fotoinhibitoria del tratamiento a 60% se debió a una mayor sensibilidad a la cantidad de luz recibida como consecuencia del estrés hídrico. La combinación de sequía y alta intensidad lumínica es posiblemente el estrés más severo que sufren las plantas y esto ha sido ampliamente demostrado, tanto para epifitas (Hietz y Briones 2001) como para otras plantas (Demming-Adams y Adams 1992, Valladares y Percy 1997).

Al igual que lo encontrado para otras bromeliáceas epifitas (*Tillandsia drepanoclada* (Baker), *Tillandsia fasciculata* (Sw.), Reyes 2001 y *Guzmania*

monostachia, Maxwell *et al.* 1995), la disponibilidad de agua incrementó la actividad fotosintética de *T. brachycaulos*. Durante la temporada de lluvias la luminosidad disminuyó a consecuencia de los nublados, pero la intensidad de la *DFF* fue suficiente para inducir fotoinhibición. Sin embargo y debido a que la mayor actividad fotosintética se observó justamente durante la temporada de lluvias, se sugiere que la depresión en la F_v/F_m no necesariamente debe estar ligada a la disminución en la toma de CO_2 por las plantas. Maxwell *et al.* (1994) demostraron en *Guzmania monstachia* que después de 14 días de aclimatación a una mayor intensidad lumínica, la tasa de evolución fotosintética de O_2 fue recuperada a pesar de que la F_v/F_m exhibió una depresión sostenida relacionada con fotoinhibición. De acuerdo a Baker (1991) las mediciones de F_v/F_m no cuantifican la interrelación entre la eficiencia fotoquímica del PSII y el rendimiento cuántico de la asimilación directa de CO_2 , pero si dan un importante estimado comparativo de los cambios en la estabilidad fotoquímica bajo condiciones naturales y de laboratorio (Maxwell *et al.* 1992).

Aunque en la temporada de lluvias no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para la acidez titulable, se observó una tendencia a una menor concentración de ácido en las plantas sometidas a 6% de la *DFF* incidente. En concordancia con lo anterior, una menor capacidad para la utilización fotosintética de la luz ha sido encontrada en bromeliáceas y otras epifitas que crecen en sombra (Andrade y Nobel 1996, Martin *et al.* 1986, Griffiths y Maxwell 1999). Una menor fijación de CO_2 en el tratamiento a 6% fue también observada en la temporada de nortes.

Los valores máximos encontrados durante la temporada de nortes para la F_v/F_m son cercanos a los reportados por Björkman y Demming (1987) para plantas no estresadas. Si bien se observaron depresiones en la F_v/F_m durante las horas de mayor intensidad lumínica, estas fueron rápidamente reversibles durante la noche. Lo anterior podría significar que no existe daño a largo plazo en los polipéptidos del centro de reacción del FSII (Maxwell *et al.* 1995). También durante la temporada de nortes las plantas expuestas a 60% de la *DFF* incidente presentaron una menor producción de acidez, a pesar de tener potenciales hídricos altos. La cantidad de luz pudo haber causado fotoinhibición y la baja toma de CO_2 , ya que a finales del mes de enero la luminosidad empieza a aumentar. En el transcurso del año lo que se

observó es que las plantas sometidas a 60% de la *DFF* incidente fueron capaces de aclimatarse a una mayor exposición solar y presentaron una fijación de CO₂ tan alta como las plantas expuestas a 30% de la *DFF* incidente, siempre que tuvieron una adecuada disponibilidad de agua.

Contrariamente a la rápida disminución en la concentración de clorofila total como respuesta a la exposición a mayores intensidades lumínicas encontrada por Maxwell *et al.* (1992, 1995) y Martin *et al.* (1999), en el presente trabajo no se observó ninguna variación temporal en el contenido de clorofila. Posiblemente la variación temporal en la cantidad de la *DFF* incidente que experimentaron las plantas en los tres tratamientos no fue lo suficientemente grande para inducir cambios temporales en la concentración de pigmentos. Sin embargo, se encontraron variaciones entre tratamientos extremos de luz incidente (60% y 6%) para la concentración de clorofila *a*, contenido total de clorofila y carotenoides siendo la mayor la concentración en el tratamiento al 6% de la *DFF* incidente. Los valores obtenidos para la concentración de clorofila total y carotenoides en el tratamiento con mayor exposición (60%) caen dentro del rango de variación encontrado por Griffiths y Maxwell (1999) en otras bromeliáceas, también en condiciones expuestas. Sin embargo, los valores de concentración fueron más bajos que los reportados para bromeliáceas creciendo en condiciones de sombra (Maxwell *et al.* 1999, 1992, Fetene *et al.* 1990).

El incremento o disminución de las xantofilas en respuesta a las variaciones en la cantidad de luz ha sido documentado para bromeliáceas y otras especies (Maxwell *et al.* 1994, 1995, Adams y Demming-Adams 1996), Sin embargo, en este trabajo no se observó acumulación de carotenoides en el tratamiento de mayor exposición lumínica. El método empleado no permitió la distinción en la proporción de carotenos o xantofilas presentes y por lo tanto no fue posible conocer si existió un incremento en la fracción de carotenoides involucrados en fotoprotección, en relación a otros carotenoides que participan en la captación de energía. Por otro lado, la acumulación de carotenoides en el tratamiento de 6% de la *DFF* incidente pudo haber sido ocasionada por compuestos relacionados con la captura de energía lumínica. La acumulación de carotenoides en plantas creciendo en la sombra ha sido previamente observada en la especie terrestre *Bromelia humilis* (Jacq.) (Fetene *et al.* 1990).

La relación clorofila a/b permaneció constante y no parece haberse ajustado a los niveles de luz a pesar de las diferencias encontradas en clorofila total. Resultados similares fueron encontrados por Maxwell *et al.* (1995) en transferencias de corto plazo a diferentes intensidades lumínicas en *Guzmania mosnostachia* y por Martin *et al.* (1999) en *Tillandsia ionantha* (Planch.). De acuerdo a Griffiths y Maxwell (1999) esto demuestra la capacidad de las bromeliáceas para aclimatarse tanto a baja como a alta intensidad lumínica. Griffiths y Maxwell (1999) mencionaron que la no variación de la relación clorofila a/b demuestra la capacidad de las bromeliáceas para aclimatarse tanto a baja como a alta intensidad lumínica.

Los eventos de floración se iniciaron durante el mes de junio para los tres tratamientos; sin embargo, el fin de la temporada de floración fue más tardía para las plantas a 6% de la *DFF* incidente. Aunque no se observaron diferencias estadísticamente significativas en la cantidad de acidez producida y los porcentajes de floración entre los tratamientos de luz, se detectó una tendencia a una menor producción de acidez en el tratamiento a 6% de la *DFF* incidente, lo que eventualmente ocasionaría menor aporte de carbono al proceso de floración. Los resultados siguen la misma tendencia a lo observado bajo condiciones naturales en el Parque Nacional de Dzibilchaltún: un mayor porcentaje de plantas florece bajo condiciones medias de luminosidad y un porcentaje menor florece a baja intensidad lumínica. Dicho porcentaje fue menor incluso que el porcentaje obtenido a altas intensidades lumínicas.

El interés principal de este capítulo fue probar que un exceso de luz o de sombra puede ocasionar una menor ganancia de carbono lo cual influiría en la floración y el crecimiento de la planta. A pesar de que en la temporada de sequía y lluvias no existieron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, hay que considerar que la condición inicial a la que fueron sometidas las plantas y la más parecida a lo que ocurriría en el campo es la situación que se presentó durante la temporada de nortes: las plantas han estado expuestas a una baja intensidad lumínica y un cambio relativamente rápido en la intensidad lumínica recibida ocasiona fotoinhibición y una disminución en la cantidad de CO₂ fijado. En condiciones naturales la intensidad lumínica no es permanente y está caracterizada por ciclos de intensa sombra (temporada de lluvias) y alta luminosidad (temporada de sequía) los

cuales ocasionan estrés lumínico en los individuos que pasan de una condición sombreada a una condición expuesta. Sin embargo, en los experimentos realizados la condición lumínica se mantuvo constante a lo largo de un año y lo observado fue una gran capacidad de aclimatación tanto a sitios sombrados como a sitios expuestos y esto se refleja en la falta de variación entre tratamientos observada en la temporada de sequía y lluvias.

BIBLIOGRAFÍA

Adams III, W. W. y Demmig-Adams, B. (1996) Energy dissipation and the xanthophyll cycle in CAM plants in: Winter, K. y Smith J.C. A. (eds). Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution. Springer, Berlin.

Andrade, J. L. y Nobel, P. (1996) Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:291-306.

Baker, N. R. (1991) A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum* 81:563-570.

Björkman, O. y Demmig, B. (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescent at 77K among plants of diverse origin. *Planta* 170:489-504.

Demmig-Adams, B. y Adams III, W. W. (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43:599-626.

Fetene, M. Lee, H. S. J. y Lüttge, U. (1990) Photosynthetic acclimation in a terrestrial CAM bromeliad, *Bromelia humilis* Jacq. *New Phytologist* 114:399-406.

Griffiths, H. y Maxwell, K. (1999) In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology* 13:15-23.

Harbinson, J. Genty, B. y Baker, N. R. (1990) The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves. *Photosynthesis Research* 25:213-224.

Martin, C. E. Eades, C. A. y Pitner R. A. (1986) Effects of irradiance on Crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Plant Physiology* 80:23-26.

Martin, C. E. Tüffers, A. Herppich, W. B. y von Willert, J. D. (1999) Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphytic Crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *International Journal of Plant Science* 160:307-313.

Maxwell, C. Griffith, H. Borland, A. M. Young, A. J. Broadmeadow, M. S. J. y Fordham M. C. (1995) Short-term photosynthetic response of the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 22:771-781.

Maxwell, C. Griffith, H. Borland, A. M. Young, A. J. 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.

Maxwell, C. Griffiths, H. y Young, A. J. (1994) Photosynthetic acclimation to light regime and water stress by the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas-exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophyll cycle. *Functional Ecology* 8:746-754.

Reyes, G. C. (2001) Ecofisiología de epifitas de selva baja caducifolia del género *Tillandsia* (Bromeliaceae): estacionalidad y fotosíntesis. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Skillman, J. B. y Winter, K. (1997) High photosynthetic capacity in a shade-tolerant crassulacean acid metabolism plant. *Plant Physiology* 113:441-450.

Valladares, F. y Pearcy, R. W. (1997) Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell and Environment* 20:25-36.

Wellburn, A. R. (1994) The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144:307-313.

Young, A. J. (1993) Factors that affect the carotenoid composition of higher plants and algae. en: Young, A. J. y Britton, G. (eds) *Carotenoids in photosynthesis*. Chapman and Hall, Reino Unido.

CONCLUSIONES GENERALES

De acuerdo a las hipótesis planteadas, un menor crecimiento y floración estarán ocasionados por una menor ganancia de carbono, la cual a su vez puede ser ocasionada por un exceso de sombra o de luz. De acuerdo a los resultados obtenidos podemos sugerir que las condiciones extremas de luz o sombra afectan la floración y el crecimiento de *Tillandsia brachycaulos* ya que los mayores porcentajes de floración fueron encontrados en los niveles medios de irradiancia y los menores en los niveles bajos y altos de luz. Asimismo, las plantas ubicadas al 11% - 19% de la *DDF* incidente tuvieron una menor cantidad de hojas que las plantas que recibían una cantidad mayor al 20% de la *DDF*. Igualmente se encontró que aunque la disponibilidad de agua fue fundamental para la fijación de CO_2 y el crecimiento, la cantidad de luz recibida si constituye una limitante para estos procesos. Considerando los resultados obtenidos durante la temporada de nortes como lo más parecido a lo que ocurriría bajo condiciones naturales, podemos sugerir que un incremento relativamente rápido en la cantidad de luz recibida ocasionará un estrés y una menor ganancia de carbono, de esta forma la condición lumínica previa a la temporada de mayor crecimiento tendrá influencia en los procesos que requieren mayor aporte energético como es el caso de la floración.

Concluyendo, a) *Tillandsia brachycaulos* presenta una capacidad de adaptación tanto a sombra como a exceso de luz, a pesar de ello bajo condiciones naturales en las que la condición lumínica no es estable, los procesos de crecimiento y floración se ven disminuidos en los individuos que crecen en demasiada sombra o luz. De estos dos ambientes lumínicos es más costoso para *Tillandsia brachycaulos* crecer en demasiada sombra que en demasiada luz y b) la principal limitante para floración es la correspondiente disminución en fotosíntesis ocasionada por el exceso de sombra y la competencia con procesos fotoprotectores en condiciones de exceso de luz, lo que ocasiona, en ambos casos, una disminución en la ganancia de carbono.

PERSPECTIVAS

Evaluar si, además de la variación en los porcentajes de floración, se presentan variaciones en la calidad y cantidad del néctar, número de frutos maduros y semillas y viabilidad de las semillas.

En la parte de aclimatación del aparato fotosintético, se podría analizar a) la proporción en que se presentan los carotenos y las xantofilas en los tratamientos de irradiación, b) el tiempo de recuperación de la actividad fotosintética después de un incremento repentino en la cantidad de luz o c) el punto en que el estrés hídrico es suficiente para disminuir de la toma de CO₂. Asimismo, se podría analizar la disipación térmica de la energía (*NPQ*) y el intercambio de CO₂ y vapor de agua en condiciones limitantes de exceso de luz y escasez de agua.