



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

**DISTRIBUCIÓN Y ECOFISIOLOGÍA DE BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN DOS  
SELVAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO**

Tesis que presenta  
**NAHLLELI CIVI CHILPA GALVÁN**

En opción al título de  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Opción Recursos Naturales

Mérida, Yucatán a enero de 2011



CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA DE YUCATA A.C.  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



### RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado DISTRIBUCIÓN Y ECOFISIOLOGÍA DE BROMELIÁCEAS EPÍFITAS EN DOS SELVAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO fue realizado en los laboratorios de la Unidad de RECURSOS NATURALES del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. CASANDRA REYES GARCÍA, dentro de la Opción MAESTRÍA, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Para los efectos que sean necesarios,

---

Dr. Oscar Alberto Moreno Valenzuela

Director Académico

Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C.

### DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de materiales y métodos experimentales, los resultados y discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó, para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., y que dicha información le pertenece en términos de la Ley de la Propiedad Industrial, por lo que no me reservo ningún derecho sobre ello.

Mérida, Yucatán a enero de 2011



---

Nahleli Civi Chilpa Galván



## RECONOCIMIENTOS

Este trabajo se realizó en la Unidad de Recursos Naturales bajo la dirección de la Dra. Casandra Reyes García del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

El trabajo de campo se realizó en el Parque Nacional de Dzibilchaltún y en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic.

La parte experimental se realizó en el Vivero y Jardín botánico del Centro de Investigación Científica de Yucatán.

Los datos de las estaciones meteorológicas fueron aportados por el Ing. Roberth Us para el Parque Nacional de Dzibilchaltún y por el Dr. Juan Manuel Dupuy Rada para la Reserva Biocultural de Kiuic.

Este trabajo de investigación fue financiado por el proyecto SEP-CONACYT 80181, y por la beca de maestría otorgada por el Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT - 224268) a Nahlleli Civi Chilpa Galván.





## AGRADECIMIENTOS

A mi asesora la Dra. Casandra Reyes por su asesoría, supervisión y apoyo durante mi estancia en este centro de investigación.

Al proyecto SEP-CONACYT 80181, que financió el desarrollo de esta tesis.

A CONACyT por la beca otorgada.

A la técnica M. en C. Manuela Tamayo por su apoyo en campo, en la parte experimental, en el análisis de los resultados y por sus comentarios en el escritura de la tesis.

Al técnico Luis Sima por su apoyo en el trabajo de campo en los sitios de estudio. También, al Ing. Roberth Us por su apoyo en campo en la instalación del equipo de microambiente y en la obtención de los datos del mismo.

Al técnico Filogonio Pat May por su apoyo en la identificación taxonómica de árboles, y por todas aquellas ocasiones en las que le solicite su ayuda.

A la Dra. Celene Espadas por su apoyo en campo referente al mapeo de los puntos de medición.

A los Dres. José Luis Andrade Torres, Roger Orellana Lanza y Alejandro Flores Palacios por sus aportes y comentarios para un mejor desarrollo de éste trabajo.

A la Dra. Virginia Rebolledo por su ayuda en resolver dudas estadísticas de este trabajo, así como a mis compañeros de cubículo.

A Manuel Cach, David Medina Lugo, Angelina Martínez, Libia Magaña por su apoyo en campo.

A Erika Tetetla por darme a conocer este centro de investigación y por su apoyo en todos los sentidos como amiga.

A Virginia Ramírez por brindarme su amistad y apoyo.

## DEDICATORIA

A mi misma por cumplir un reto más de los que me he propuesto.

A mi madre, hermana, Migue y mi hermano por su apoyo en todos los aspectos desde que estoy lejos de casa.

A toda la familia, amigos y compañeros por su apoyo moral durante estos dos años lejos de casa.

## ÍNDICE

	Página
Reconocimiento	
Declaración de propiedad	
Reconocimientos	
Agradecimientos	
Dedicatoria	
Índice	i
Listado de abreviaturas	iv
Índice de figuras	v
Índice de cuadros	viii
Resumen	1
Abstract	2
CAPÍTULO I	
Introducción	3
Antecedentes	
Las epifitas vasculares	5
Estratificación vertical, nicho y tipos ecofisiológicos de las bromeliáceas epifitas	6
Fisiología de las bromeliáceas epifitas	8
Permanencia y crecimiento de las bromeliáceas epifitas	10
Las bromeliáceas epifitas de la Península de Yucatán	10
Bromeliáceas epifitas: perspectivas hacia el cambio climático	11
Justificación	13
Preguntas a responder	14
Hipótesis	15
Objetivos	
Objetivo general	16
Objetivos particulares	16
Diseño experimental	17



<b>Bibliografía</b>	18
<b>CAPÍTULO II</b>	
<b>PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LAS BROMELIÁCEAS EN DOS SELVAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN</b>	
Introducción	
Estratificación vertical de las bromeliáceas epifitas	23
El nicho en las bromeliáceas epifitas	24
Objetivos	25
Hipótesis	25
Materiales y métodos	
Área de estudio	26
Parque Nacional de Dzibilchaltún	26
Reserva Biocultural de Kiuic	26
Descripción de las especies en estudio	28
Mediciones en campo	
Caracterización de la estructura de comunidades de bromeliáceas epifitas	31
Mediciones de microambiente	35
Análisis estadístico	36
Resultados	
Estructura y composición de la comunidad de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio	38
Abundancia en árbol hospedero y estratificación vertical de las bromeliáceas epifitas	40
Caracterización del microambiente en ambas selvas	45
Discusión	53
Conclusiones	59
Bibliografía	60

### CAPÍTULO III

#### PERMANENCIA Y CRECIMIENTO DE LA COMUNIDAD DE BROMELIÁCEAS EPIFITAS EN DOS SELVAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

##### Introducción

Permanencia de las bromeliáceas epifitas	63
Fisiología ecológica de las bromeliáceas epifitas	64
Efecto de la luz en las bromeliáceas epifitas	64
Crecimiento en las bromeliáceas epifitas	65

Objetivos	66
-----------	----

Hipótesis	66
-----------	----

##### Materiales y métodos

Medición de la permanencia de las bromeliáceas epifitas	67
---	----

##### Experimento en vivero

Tasa de crecimiento relativo	67
------------------------------	----

Medición de la eficiencia fotosintética	68
---	----

Análisis estadístico	69
----------------------	----

##### Resultados

Permanencia de las bromeliáceas epifitas	70
--	----

Crecimiento relativo en las bromeliáceas epifitas	73
---	----

Eficiencia del fotosistema II de las bromeliáceas epifitas	75
--	----

Discusión	79
-----------	----

Conclusiones	83
--------------	----

Bibliografía	84
--------------	----

### CAPÍTULO IV

Discusión general	87
-------------------	----

Conclusiones generales	89
------------------------	----

Perspectivas	90
--------------	----

Bibliografía	91
--------------	----

## LISTADO DE ABREVIATURAS

SBC	Selva baja caducifolia
SMSC	Selva mediana subcaducifolia
AF	Área foliar
C <sub>3</sub>	Ruta fotosintética en donde el primer compuesto que se detecta durante el proceso de la fotosíntesis es un compuesto de tres carbonos, el ácido 3-fosfoglicérico (PGA)
CAM	Metabolismo ácido de las crasuláceas
C <sub>R</sub>	Constante de rugosidad
FFF	Flujo de fotones para la fotosíntesis
DPV, $\delta e$	Déficit de presión de vapor
T	Temperatura
°C	Grados centígrados
RH	Humedad relativa
a,b,c	Coefficientes para el déficit de presión de vapor
KPa	Kilopascales
RGR	Tasa de crecimiento relativo
SLA	Área foliar específica
NAR	Tasa de asimilación neta
LAR	Razón de área foliar
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Fluorescencia máxima del fotosistema II (fluorescencia variable/fluorescencia máxima)
$\Phi$ PSII	Rendimiento cuántico del fotosistema II
ETR	Tasa de transporte de electrones
NPQ	Disipación no fotoquímica
ES	Error estándar



## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
CAPITULO II	
Figura 1. Climograma de temperatura y precipitación de 10 años para la selva baja caducifolia en el Parque Nacional de Dzibilchaltún (a) y para selva mediana subcaducifolia en la Reserva Biocultural de Kiuic (b).	27
Figura 2. Bromeliáceas epifitas atmosféricas: <i>Tillandsia balbisiana</i> (a), <i>Tillandsia brachycaulos</i> (b), <i>Tillandsia paucifolia</i> (c), <i>Tillandsia recurvata</i> (d), <i>Tillandsia schiedeana</i> (e).	29
Figura 3. Bromeliáceas epifitas tanque: <i>Aechmea bracteata</i> (a), <i>Tillandsia elongata</i> (b), <i>Tillandsia fasciculata</i> (c).	31
Figura 4. Ubicación de los cuadrantes establecidos en la selva baja caducifolia en el Parque Nacional de Dzibilchaltún.	32
Figura 5. Ubicación de las parcelas y cuadrantes establecidos en la selva mediana subcaducifolia en la Reserva Biocultural de Kiuic. Mapa modificado de Yam, 2008.	33
Figura 6. Subdivisión del árbol hospedero. Esquema modificado de Kelly <i>et al.</i> , 2004, basado en el modelo de Johansson, 1974.	34
Figura 7. Valor de importancia de las especies de bromeliáceas epifitas en la selva baja caducifolia (a) y en la selva mediana subcaducifolia (b).	40
Figura 8. Interacción de los árboles hospederos con las bromeliáceas epifitas localizadas en la selva baja caducifolia (a) y en la selva mediana subcaducifolia (b).	42
Figura 9. Representación del microambiente con el parámetro luz (FFF) en la selva baja caducifolia: en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en porcentaje de luz.	46
Figura 10. Representación del microambiente con el parámetro luz (FFF) en la selva mediana subcaducifolia: en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en porcentaje de luz.	47

Figura 11.	Representación del microambiente con el parámetro DPV en la selva baja caducifolia. Se muestra el día más soleado en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en KPa.	48
Figura 12.	Representación del microambiente con el parámetro DPV en la selva mediana subcaducifolia. Se muestra el día más soleado en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en KPa.	49
Figura 13.	Diagrama de luz (FFF, barras) y déficit de presión de vapor (DPV, línea) ambiental en la selva baja caducifolia en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b). Datos expresados como el día más soleado.	50
Figura 14.	Diagrama de luz (FFF, barras) y déficit de presión de vapor (DPV, línea) ambiental en la selva mediana subcaducifolia en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b). Datos expresados como el día más soleado.	51
<b>CAPITULO III</b>		
Figura 15.	Representación de los censos anuales en la selva baja caducifolia (a) y selva mediana subcaducifolia (b). Datos expresados en número de individuos encontrados en cada sitio de estudio en cada año de muestreo. Vivas son los individuos adultos muestreados (barra blanca); Permanencia son los individuos adultos que permanecieron de un año al otro (barra gris); Nuevos, se consideraron a los individuos en estadio de plántula y juveniles (< a 8 cm de altura; barra negra).	71
Figura 16.	Tasa de crecimiento relativo de tres especies de bromeliáceas epifitas en dos tratamientos de luz: sombra (60 % FFF) y expuestas (100 % FFF). Datos expresados en promedio $\pm$ ES (n = 3-6).	74



- Figura 17. Tasas de crecimiento relativo (RGR) de tres especies de bromeliáceas epifitas como una función del área foliar específica (SLA; a) y la tasa de asimilación neta (NAR; b). 75
- Figura 18. Fluorescencia máxima del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) de tres especies de bromeliáceas epifitas en dos tratamientos de luz en pre-alba y en dos tiempos: semana 1 (a) y semana 8 (b). Datos expresados en promedio  $\pm$  ES (n = 3). 76
- Figura 19. Parámetros de la fluorescencia de la clorofila de tres especies de bromeliáceas epifitas bajo dos tratamientos de luz: sombra y expuestas. Se muestran los patrones de la eficiencia fotosintética ( $\Phi_{PSII}$ ; a y d), la tasa de transporte de electrones (ETR; b y e) y la eficiencia no fotoquímica (NPQ; c y f), en la semana 1 y semana 8 del experimento. Datos expresados en promedio  $\pm$  ES (n = 3). 77



## ÍNDICE DE CUADROS

	Página
<b>CAPITULO I</b>	
Cuadro 1. Características y ocurrencia en las Bromeliáceas de los seis tipos ecofisiológicos.	7
<b>CAPITULO II</b>	
Cuadro 2. Bromeliáceas epifitas localizadas en ambas selvas y el tipo ecofisiológico que exhiben.	38
Cuadro 3. Valores para los parámetros de diversidad y composición de las bromeliáceas epifitas en ambos tipos de vegetación.	39
Cuadro 4. Resumen de la regresión lineal múltiple de las características morfométricas con la abundancia de las bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio. Selva baja caducifolia (SBC) y Selva mediana subcaducifolia (SMSC).	43
Cuadro 5. Patrón de distribución vertical sobre los árboles hospederos de las bromeliáceas epifitas para selva baja caducifolia. Total de individuos adultos por especie (excluyendo rametos y plántulas). Datos expresados en porcentaje del total de individuos registrados (n = 364).	44
Cuadro 6. Patrón de distribución vertical sobre los árboles hospederos de las bromeliáceas epifitas para la selva mediana subcaducifolia. Total de individuos adultos por especie (excluyendo rametos y plántulas). Datos expresados en porcentaje del total de individuos (n = 88).	45
<b>CAPITULO III</b>	
Cuadro 7. Representación de los censos 2009 y 2010 en la selva baja caducifolia, datos expresados en valores totales (porcentaje de individuos) para cada año.	72
Cuadro 8. Representación de los censos 2009 y 2010 en la selva mediana subcaducifolia, datos expresados en valores totales (porcentaje de individuos) para cada año.	73



## RESUMEN

La distribución vertical de las epifitas depende en parte de la distribución de los árboles hospederos así como de sus características físicas y arquitectónicas, las cuales en su conjunto brindan condiciones microambientales favorables para su crecimiento. El presente estudio tiene como objetivo caracterizar la distribución actual y el microambiente en donde crecen las bromeliáceas epifitas y a través de censos anuales en dos tipos de vegetación: selva baja caducifolia (Dzilbilchaltún) y selva mediana subcaducifolia (Kiuic), de la Península de Yucatán.

Se delimitaron cuadrantes de 10 x 10 m, en los que se determinaron características morfométricas de los árboles y se cuantificó la comunidad de bromeliáceas epifitas en dos tipos de vegetación. Se caracterizó el microambiente de luz, temperatura y humedad relativa en tres estratos y en dos temporadas (lluvia y sequía). Se realizaron censos anuales. Se desarrolló un experimento con tres especies de bromeliáceas epifitas para medir el crecimiento y la eficiencia fotosintética en dos condiciones de luz.

En la selva baja caducifolia (Dzilbilchaltún) se encontraron ocho especies de bromeliáceas epifitas en 15 potenciales árboles hospederos. En la selva mediana subcaducifolia (Kiuic) se encontraron cinco especies de bromeliáceas epifitas en 12 potenciales árboles hospederos. En ambas selvas la bromeliácea epifita con mayor valor de importancia fue *Tillandsia brachycaulos* Schldl. *Phyllostylon brasiliense* Capan. ex Benth & Hook. f. (Ulmaceae Mirb.; selva baja caducifolia) y *Thouinia paucidentata* Radlk (Sapindaceae Juss.; selva mediana subcaducifolia), fueron los árboles hospederos con mayor número y especies de bromeliáceas epifitas. Las zonas intermedias de los árboles (denominadas IIa, IIb y III) presentaron la mayor abundancia y riqueza de bromeliáceas epifitas. Ciertas características morfométricas de los hospederos se relacionaron estadísticamente con la abundancia de epifitas: altura del árbol, altura de inicio del dosel, área foliar y constante de rugosidad. Estas variables coinciden con otros estudios que relacionan la morfología del árbol con la ocurrencia de bromeliáceas epifitas. De las dos temporadas caracterizadas, el microambiente que presenta la temporada de lluvia mostró valores bajos en luz y déficit de presión de vapor con respecto a la de sequía, este patrón coincide con otros estudios, donde hacen mención de que las condiciones de la temporada de lluvias son las óptimas para el crecimiento de las bromeliáceas epifitas, ya que favorece en la obtención de agua y el estado saludable de los fotosistemas.

El experimento realizado mostró que de las tres especies de bromeliáceas epifitas, *T. brachycaulos* fue la que presentó la mayor tasa de crecimiento (incremento de biomasa) sobre todo en condiciones del 100% de radiación total que bajo condiciones del 60% de exposición. Sin embargo, se pudo observar que ante una prolongada exposición a la luz se produce fotoinhibición ( $F_v/F_m < 0.5$ ). El rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) disminuyó al final del experimento, y *T. recurvata* (60 % de exposición de luz) presentó los valores más bajos (0.6 en la semana 8).

Con lo anterior se comprobó que pueden ser vulnerables a las condiciones de sequía que presentan las selvas estacionales, las cuales pueden ser más severas como lo plantean los pronósticos de cambio climático y que se acrecientan con la perturbación del sistema.





## ABSTRACT

The vertical distribution of epiphytes depends partly on the distribution of host trees, its physical and architectural features which together provide favorable microenvironmental conditions, where the morphology and physiology of the epiphytes influences their distribution. The present study aims to characterize the current distribution and the microenvironment in which epiphytic bromeliads grow through annual surveys within two types of vegetation: seasonally dry tropical deciduous forest (Dzilbilchaltun) and a less seasonal deciduous forest (Kiuic) in the Yucatan Peninsula.

We measured morphometric traits in trees inside 10 x 10 m quadrants, where all epiphytic bromeliad were censused. Microenvironmental variables (light, temperature and relative humidity) were measured at three canopy strata during two seasons (wet and dry). Annual surveys were conducted. A common garden experiment was performed to assess growth and photosynthetic efficiency under two light conditions for three species of epiphytic bromeliads.

We found eight species of epiphytic bromeliads in the dry forest, occurring in 15 potential host trees, and five species of epiphytic bromeliads in the less seasonal deciduous forest, occurring in 12 potential host trees. In both forests *Tillandsia brachycaulos* Schldl. was the epiphytic bromeliad with higher value of importance. *Phyllostylon brasiliense* Capan. ex Benth & Hook. f. (Ulmaceae Mirb.; seasonally dry tropical deciduous forest) and *Thouinia paucidentata* Radlk (Sapindaceae Juss.; seasonal deciduous forest) were the host trees with the greatest number and species of epiphytic bromeliads. In the vertical stratification, intermediate zones (IIa, IIb and III) presented greater abundance and richness of epiphytic bromeliads. The morphometric variables, tree height, branching height, leaf area and bark roughness, showed a significant relationship with epiphyte abundance within a host tree. These variables are consistent with other studies that correlate the morphology of the tree with the occurrence of epiphytic bromeliads. The microenvironment during the wet season showed lower light values (FFF) and vapor pressure deficit with respect to the dry season, this pattern was consistent with other studies, where wet season conditions are described as optimum conditions for the growth of epiphytic bromeliads, because these favor optimal water status and the healthy state of the photosystems.

The experiment showed that of the three species of epiphytic bromeliads, *T. brachycaulos* had the highest relative growth rate (biomass increase), especially under the 100% of total radiation treatment, as compared to the 60% of exposure treatment. However, prolonged exposure to light caused photoinhibition ( $F_v / F_m < 0.5$ ). The quantum yield of photosystem II ( $\Phi_{PSII}$ ) decreased at the end of the experiment, with *T. recurvata* showing the lowest value (0.6 at week 8, under 60% light exposure)).

Thus, our data show that the epiphytic bromeliads can be vulnerable to the dry conditions that are present in seasonal forests. These conditions could be further intensified, by climate change (as suggested by predictions) and/or by habitat disturbance.



## CAPÍTULO I

### INTRODUCCIÓN

La familia Bromeliaceae presenta especies con gran diversidad de formas, plasticidad fisiológica amplia y una distribución neotropical. Dentro de los miembros epifitos, la distribución espacial y la fisiología de éstos ha sido objeto de estudio en bosques estacionales tropicales, caracterizados por presentar temporadas de lluvias y sequía, exhibiendo ambientes con un cambio en sus formas de vida dominantes a lo largo del año (Reyes-García y Griffiths, 2009; Cervantes *et al.*, 2005; Mondragón *et al.*, 2004a).

Diversos estudios destacan la importancia de la estratificación vertical y su relación con el microambiente proporcionado por las características físicas y arquitectónicas del árbol hospedero, que favorecen la colonización y permanencia de las epifitas (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Reyes-García *et al.*, 2008; Krömer *et al.*, 2007; Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001). La fisiología de las diversas especies de bromeliáceas epifitas resulta importante para su distribución vertical, ya que se distribuyen de acuerdo a ciertos intervalos de luz, temperatura y humedad (Cervantes *et al.* 2005, Graham y Andrade 2004). La interacción entre los factores ambientales y su influencia en el crecimiento, supervivencia y reproducción de una especie (denominado nicho por Hutchinson), facilita el comprender la relación entre los organismos y su ambiente (Molles, 2002). La diferenciación de nicho, depende parcialmente de la forma de vida, en este caso de las bromeliáceas epifitas, la cual influye en su manera de adquirir y de usar los recursos naturales disponibles dentro de estratos verticales en el árbol hospedero (Reyes-García *et al.*, 2008), teniendo así que las poblaciones de epifitas se ven afectadas por la disponibilidad de agua (lluvia y rocío) y nutrimentos que van ligadas a las fluctuaciones anuales del clima (Zotz y Asshoff, 2009; Mondragón *et al.* 2004a; Andrade, 2003).

El presente trabajo forma parte de un proyecto más grande, en donde las bromeliáceas epifitas se proponen como indicadoras de los efectos del cambio climático. Por ello es importante tener presente que las condiciones ambientales presentes en las selvas estacionales sufran alteraciones debido a la variación climática y a la perturbación



del hábitat, y que ello puede influir en la distribución espacial y en la fisiología de las epifitas (Zotz y Hietz, 2001; Benzing, 1998). Evidencia de ello, son los aumentos en la temperatura, derivados de la problemática actual que es el cambio climático global, y que repercuten negativamente en la cinética de las enzimas que participan en la fotosíntesis, principalmente en la enzima ribulosa-1, 5-bifosfato carboxilasa, e incrementan las tasas de respiración de la vegetación, disminuyendo la productividad de los ecosistemas (Arellano *et al.*, 2006), sin embargo, se conoce poco de cómo nuevas condiciones ambientales afectarán a las plantas con fotosíntesis ácido de las crasuláceas (CAM por sus siglas en inglés).

Dentro del marco del proyecto, y para poder evaluar las implicaciones que el cambio climático presente en las selvas estacionales, es primordial conocer el estado actual de la comunidad de bromeliáceas, por lo que, el objetivo de este estudio fue caracterizar la distribución actual y el microambiente en donde crecen las bromeliáceas epifitas a través de censos anuales en dos tipos de vegetación: selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia, de la Península de Yucatán. Las preguntas a responder son: ¿cuál es la distribución vertical y horizontal de las bromeliáceas epifitas en dos selvas de la Península de Yucatán? ¿Qué importancia tiene la morfología de las bromeliáceas epifitas en la estratificación vertical y qué relación presenta con el microambiente presente en los árboles hospederos? ¿Cómo se verá afectado el crecimiento de las bromeliáceas epifitas ubicadas en sitios expuestos en comparación con sitios sombreados? ¿Cuál será el estado del aparato fotosintético ante diferentes intensidades de luz y cómo esto puede afectar en su permanencia en el sistema?



## ANTECEDENTES

### LAS EPIFITAS VASCULARES

Los ecosistemas tropicales presentan una gran diversidad biológica, podemos encontrar ejemplares que son árboles, arbustos, lianas, epifitas, litófitas y parásitas (Ramírez *et al.*, 2004). Las epifitas vasculares son plantas no parásitas que utilizan a otras como punto de apoyo para su germinación y crecimiento (Mejía-Chang, 2009), usualmente árboles. Se estima que las epifitas vasculares constituyen cerca del 10 % de la flora en el mundo (Benzing, 1990). En México, éste gremio es representado con 1,377 especies en 217 géneros y 28 familias como Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Orchidaceae, Piperaceae, entre otras (Ceja-Romero *et al.*, 2009). La presencia de la flora epifita incrementa la riqueza de especies y la complejidad estructural del bosque o selva, además de proveer de recursos a la fauna, brindar nuevas rutas en el ciclaje de nutrimentos y en la dinámica del agua (Benzing, 1998; Coxon y Nadkarni, 1995), ya que funcionan como almacén de agua y grandes cantidades de materia orgánica que poco a poco son incorporados al ecosistema (Benzing, 1998; Pócs, 1980).

Las epifitas de diferentes familias comparten características en común, las cuales les han permitido diversificarse en el estrato vertical del dosel; como son la dispersión de sus semillas (usualmente por el viento), raíces que sirven de anclaje, rutas fotosintéticas como C<sub>3</sub> y CAM, modificaciones anatómicas que economizan el uso del agua como cutículas gruesas, succulencia en las hojas y tricomas (Benzing, 1990).

La familia Bromeliaceae es exclusiva de los trópicos y subtropicos de América (Acebey *et al.*, 2006; Smith y Downs, 1974), donde su abundancia y diversidad se relaciona con la cantidad de lluvia que presenta cada tipo de vegetación (Cervantes *et al.*, 2005; Benzing, 2000). En años recientes, la implementación de la filogenia se ha utilizado para vislumbrar el origen de caracteres específicos de esta familia, y con ello se ha comprobado que la subfamilia Tillandsioideae es un grupo monofilético y epifito, con caracteres que han persistido a lo largo de su evolución como lo es la fotosíntesis CAM, presencia y densidad de tricomas en las hojas y las semillas plumosas (Givnish *et al.*, 2007; Crayn *et al.*, 2004).





## ESTRATIFICACIÓN VERTICAL, NICHOS Y TIPOS ECOFISIOLÓGICOS DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

La estratificación vertical es el resultado de la variación microclimática desde la parte alta del dosel hasta el interior del bosque, siendo un mosaico complejo de microhábitats que provee el medio para su crecimiento (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Las bromeliáceas epifitas presentan estratificación vertical dentro del árbol hospedero, debido a que cada especie podría requerir un intervalo particular de luz, humedad y disponibilidad de agua (Graham y Andrade, 2004; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001).

Este microambiente junto con las características morfológicas y fisiológicas de cada especie constituye un *nicho*. Hutchinson definió al nicho como un hipervolumen de n-dimensiones, siendo el conjunto de factores ambientales que influyen en el crecimiento, supervivencia y reproducción de una especie. Se distinguen dos tipos de nicho, el nicho fundamental y el nicho realizado. El primero define las condiciones físicas bajo las cuales una especie puede vivir, en la ausencia de interacciones con otras especies; mientras que el segundo incluye las interacciones (competencia, depredación y parasitismo) con otras especies, las cuales restringen las condiciones en las cuales una especie puede existir (Molles, 2002). Otra definición involucra solo los intervalos de condiciones ambientales que puede tolerar un organismo y las distintas formas de vida que presenta, en sí, es su función ecológica en el sistema. Siendo así, que cada especie tiene un nicho distinto (Ricklefs, 2000).

Pittendrigh (1948) clasificó a las bromeliáceas de la Isla Trinidad, en cuatro tipos ecofisiológicos, basándose en la estratificación que presentaban en los árboles como una respuesta a diferentes condiciones microclimáticas, como su tolerancia a la luz y a la sombra; su distribución geográfica y vertical; y la morfología entendida como su forma de vida (tanque o atmosféricas). De esta misma clasificación, Benzing (2000) realizó una división del tipo III, dando como resultado seis tipos ecofisiológicos: siendo el tipo III, mayormente de CAM donde todas pertenecen a la subfamilia Bromelioideae y el tipo IV predominantemente de C<sub>3</sub>, pertenecientes principalmente a la subfamilia Tillandsioideae (Kessler 2002; Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Características y ocurrencia en las Bromeliáceas de los seis tipos ecofisiológicos.

Tipo	Sistema radical	Arquitectura del tanque	Tricomas foliares	Ruta fotosintética	Forma de vida	Distribución taxonómica
Ia	Funcional (captura de agua y nutrimentos)	Sin tanque	No absorbentes	Mayormente C <sub>3</sub>	Terrestre	Pitcairnioideae
Ib	Funcional	Sin tanque	No absorbentes	Mayormente CAM	Terrestre	Pitcairnioideae y Bromelioideae
II	Funcional y apogeotrópico	poco desarrollado	Absorbentes en la base de la hoja	CAM	Terrestres	Bromelioideae
III	Mecánica (función de anclaje) a funcional	bien desarrollado	Absorbentes en la base de la hoja	Mayormente CAM	Terrestres, saxícolas y epifitas	Bromelioideae
IV	Mecánica a funcional	bien desarrollado	Absorbentes en la base de la hoja	Mayormente C <sub>3</sub>	Principalmente epifitas	Principalmente Tillandsioideae
V	Mecánica o ausente	Sin tanque, a menudo neoténicas y miniaturizadas	Absorbentes en la totalidad de la hoja.	CAM	Principalmente saxícolas y epifitas	Tillandsioideae

Fuente: Modificado de Kessler, 2002.

En el presente estudio se hará mención a la forma de vida de las bromeliáceas epifitas como tanque a aquellas cuyas hojas dispuestas en roseta forman un contenedor bien desarrollado, y atmosféricas con las hojas más estrechas (o nebulófitas; Martorell y Ezcurra, 2007) y que carecen de tanque, ambas formas de vida obtienen agua y nutrimentos vía tricomas absorbentes en la epidermis de la hoja (Lüttge, 2010). Cabe mencionar que los tipos ecofisiológicos pueden ser equivalentes a los grupos funcionales, con base a la definición de *gremio*: grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de forma similar (Root, 1967).





## FISIOLOGÍA DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Los caracteres adaptativos que exhiben las bromeliáceas epifitas están involucrados en su fisiología. Las bromeliáceas epifitas están conformadas en su totalidad por hojas, en ellas se exhiben caracteres para absorber el agua en los pulsos de precipitación, como lo son una cutícula gruesa, un mesófilo con diferenciación en la hipodermis y el clorénquima, estomas de tamaño pequeño y en poca densidad, y una densa cubierta de tricomas (Reyes y Griffiths, 2009; Zotz y Hietz, 2001). Las raíces de las epifitas sirven sólo de fijación y por lo general tienen una epidermis de paredes gruesas y suberizadas (Reyes y Griffiths, 2009).

La estructura foliar de las bromeliáceas epifitas, es similar en las especies con fotosíntesis CAM, donde en su parte adaxial (superior) presenta un tejido de almacenamiento de agua y en la parte abaxial (inferior) domina el clorénquima que se distribuye alrededor de canales de aire, los cuales van longitudinal (especies terrestres) o paralelos (especies tanque) a las venas de la hoja (Benzing, 2000; Nobel, 1991). El movimiento del agua a partir de tejido de almacenamiento de agua en el clorénquima, permite un rendimiento fotosintético que deberá mantenerse bajo en virtud del contenido relativo de agua de la hoja (Reyes y Griffiths, 2009). Este arreglo en las especies CAM es una estrategia fisiológica que favorece en la supervivencia al conservar el agua en hábitats áridos (Pierce *et al.*, 2002; Martin, 1994; Nobel, 1991).

En la fotosíntesis CAM, las plantas abren sus estomas por la noche, cuando la humedad relativa es alta, llevando así el intercambio de gases y evitando la deshidratación, fijando el  $\text{CO}_2$  con el fosfoenol piruvato mediante la fosfoenol piruvato carboxilasa lo que forma un ácido de cuatro carbonos (generalmente málico) que es almacenado en las vacuolas, y a la mañana siguiente en presencia de luz solar el  $\text{CO}_2$  es extraído del ácido y utilizado en la vía  $\text{C}_3$  para formar azúcares (Andrade *et al.*, 2007; Taiz y Zeiger, 2006; Nobel, 1991). En la vía  $\text{C}_3$  (presente en la mayoría de las especies y donde los estomas se mantienen abiertos durante el día) con los estomas cerrados en las plantas CAM, el  $\text{CO}_2$  es fijado enzimáticamente por la ribulosa-1, 5-bifosfato carboxilasa (RUBISCO) con una molécula aceptor de cinco carbonos que genera dos moléculas intermedias de tres carbonos (vía fotosintética  $\text{C}_3$ ). Esta molécula intermedia (3-fosfoglicerato) es reducida a carbohidrato por el uso de ATP y NADPH generados



fotoquímicamente. El ciclo es completado por la regeneración del aceptor de cinco carbonos (ribulosa-1, 5-bifosfato abreviada RuBP; Taiz y Zeiger, 2006).

Las bromeliáceas epifitas obtienen los nutrimentos por medio de los detritos de insectos acumulados en los intersticios del tanque o por del suelo del dosel (acumulación de materia orgánica). Las concentraciones de los nutrimentos variaran de acuerdo al tipo de vegetación en que habiten las bromeliáceas epifitas, ya sean bosques húmedos y altos (altitud) o en bosques secos (Trópicos; Zotz y Hietz, 2001; Benzing, 1998).

La cubierta y densidad de tricomas varia dependiendo de la especie, siendo más abundantes en las bromeliáceas con forma de vida "atmosféricas" que aquellas con "tanque" (Lüttge, 2010; Reyes *et al.*, 2008). Los tricomas se encuentran asociados a los estomas, le proveen protección, sin embargo esto puede limitar el intercambio gaseoso, debido a las células externas (alas, células muertas) que al entrar en contacto con el agua se mueven por capilaridad, mientras que las células vivas que rodean al estoma absorben agua y nutrimentos (Reyes y Griffiths, 2009). La función de los tricomas es como defensa ante la herbivoría, excreción de compuestos aromáticos, reflejantes de la luz solar y aprovechan los pulsos de precipitación para capturar agua y nutrimentos (Lüttge, 2010; Reyes *et al.*, 2008).

Los caracteres descritos en las bromeliáceas epifitas le han conferido tolerancia a la sequía, siendo las especies más tolerantes al ambiente extremo las que se localizan en los sitios más expuestos del dosel (Andrade y Nobel, 1997). Sin embargo, los procesos vitales (fotosíntesis, transporte de fotosintatos, respiración, relaciones hídricas y nutrición mineral) están limitados por el aporte genético y por el ambiente en el cual crece y se desarrolla la planta. Donde ciertas adaptaciones pueden restringir la distribución de las especies a un ambiente lumínico específico o a un clima determinado, siendo agrupadas en tres estrategias (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.



## **PERMANENCIA Y CRECIMIENTO DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS**

El que una planta se establezca y perdure en un ecosistema, dependerá de dos factores: la capacidad de adaptación (dado por el pool genético) y el ambiente, como se mencionó anteriormente. Dicha permanencia estará vinculada con el crecimiento de la planta (acumulación de peso seco). El peso seco proporciona información sobre lo que la planta incorpora y cómo está distribuido entre los órganos involucrados en la adquisición de nutrimentos, ya sean hojas, tallos o raíces (Taiz y Zeiger, 2006; Lambers *et al.* 1998).

La forma de vida de las bromeliáceas epifitas también influye sobre su permanencia en el sistema. La disposición de las hojas en forma de roseta permite acumular materia orgánica y agua (Ramírez *et al.*, 2004; Benzing, 2000, Pittendrigh, 1948). La presencia de fotosíntesis CAM o C<sub>3</sub>-CAM les permite a las bromeliáceas epifitas tolerar ambientes áridos (Martin, 1994). La propagación vegetativa o producción de rametos de estas especies, representa un mecanismo exitoso de reclutamiento de nuevos individuos en el mismo microambiente de la planta madre (genet) y puede ser muy importante para la permanencia de las poblaciones (Mondragón *et al.*, 2004a).

Por tanto, al combinar el aporte genético reflejado en la morfología y fisiología, con el ambiente, se da una distribución dentro del hábitat (Pittendrigh, 1948) y a una escala más fina, estas características son determinantes para la distribución vertical en el árbol hospedero (Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001).

## **LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN**

La vegetación de la Península de Yucatán está determinada por un gradiente de precipitación que va de Norte a Sur en un rango de 400 a 3000 mm al año. White y Hoods (2004) mostraron que existe una variación en la composición florística que va de Oeste a Este, ligada con el gradiente pluvial. Los tipos de vegetación van desde la duna costera hasta las selvas altas (Granados-Castellanos, 2006).

Para la familia Bromeliaceae, México constituye un centro de diversificación, registrando 18 géneros y 342 especies, entre epifitas, terrestres y litófitas, siendo el género *Tillandsia* con el mayor número de especies (192 spp.; Espejo-Serna *et al.*, 2004).



En la Península de Yucatán se reportan hasta el momento 31 especies, de las cuales el 75% son epifitas y el 25% son terrestres y litófitas. Las bromeliáceas se distribuyen en matorral costero, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia, selva mediana perennifolia, selva alta perennifolia, selva baja inundable (“tintal” y “puctéal”) y manglar. De los seis géneros presentes en la Península el género *Tillandsia* es el más diverso con 21 especies (Ramírez *et al.*, 2004).

### **BROMELIÁCEAS EPIFITAS: PERSPECTIVAS HACIA EL CAMBIO CLIMÁTICO**

El presente trabajo forma parte del proyecto “Bromeliáceas epifitas del mosaico vegetacional de la Península de Yucatán como indicadores de los efectos del cambio climático”, que vincula la fisiología y ecología de las bromeliáceas epifitas con los efectos del cambio climático. Las bromeliáceas epifitas al estar acopladas a la precipitación (lluvia, rocío y neblina) y carecer de conexión con el suelo (Reyes-García *et al.*, 2008; Graham y Andrade, 2004; Mondragón *et al.*, 2004b; Andrade, 2003), pueden ser un modelo para estudiar los efectos del cambio climático, por ello se realizó una búsqueda bibliográfica de los efectos del cambio climático sobre las epifitas y cómo se puede ver afectada su fisiología.

El Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) define al cambio climático como cualquier cambio en el clima a lo largo del tiempo, ya sea debido a la variabilidad natural o como resultado de una actividad humana (IPCC, 2002). Aunque comúnmente se habla de cambio climático cuando esos cambios se producen a nivel mundial (Fernández *et al.*, 2007).

Se han realizado estudios en los que resaltan que el estadio de plántula es el más sensible, por lo que ante condiciones estresantes tanto de agua, temperatura, luz y viento pueden influir en su permanencia en el sistema (Winkler *et al.*, 2005; Mondragón *et al.*, 2004b). En otros se han observado alteraciones en el crecimiento y desarrollo de la plantas, principalmente en el patrón de asimilación de carbono durante la fotosíntesis (Reddy *et al.*, 2010). Se han realizado experimentos con altas concentraciones de CO<sub>2</sub> y temperaturas elevadas donde las plantas CAM resultan ser más productivas que las plantas C<sub>4</sub>, debido al metabolismo de las plantas CAM (Reddy *et al.*, 2010; Drennan y Nobel, 2000). Otros destacan, la tolerancia al estrés que presentan las plantas CAM y las





pueda hacer más resistentes a los posibles impactos del cambio climático mundial (Reddy *et al.*, 2010; Andrade *et al.*, 2007). Muy independientemente del cambio climático, la biodiversidad se verá disminuya en el futuro debido a presiones múltiples, en particular al aumento del uso intenso de los suelos y la consecuente destrucción de hábitats (IPCC, 2002).

## JUSTIFICACIÓN

El estudio de las epifitas ha dado resultados sobre su distribución neotropical (Smith y Downs, 1974; Gentry y Dodson, 1987), estratificación vertical, de su microambiente que requieren para su establecimiento y crecimiento (Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001), en su importancia ecológica (Benzing, 1998; Coxson y Nadkarni, 1995), así como de su fisiología (Lüttge, 2010; Zotz y Asshoff, 2009; Reyes-García *et al.*, 2008; Cervantes *et al.* 2005, Graham y Andrade 2004; Kessler 2002; Benzing, 1990). La mayoría de los reportes sobre la diversidad, distribución y abundancia de las epifitas se han realizado en zonas templadas (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Krömer *et al.*, 2007; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001). Sin embargo, en años recientes se han realizado estudios en las selvas tropicales estacionales, principalmente con la familia Bromeliaceae (Reyes-García *et al.*, 2009; Cervantes *et al.* 2005; Bernal *et al.*, 2005; Graham y Andrade 2004).

El presente trabajo es el marco de un proyecto más grande en donde se engloban las implicaciones del cambio climático sobre las selvas estacionales. Por ello, el poder conjuntar los diversos componentes y factores (descritos anteriormente) que conforman a las comunidad de bromeliáceas epifitas, las hace un excelente modelo que servirá como eje central para poder estudiar sistemas como las selvas tropicales. Dentro de estos ambientes estacionales, las bromeliáceas epifitas resultan un excelente indicador biológico, ya que al estar interactuando con el medio atmosférico circundante, sean más sensibles a las condiciones climáticas. Con base en lo anterior, se planteó estudiar la distribución espacial, la permanencia y crecimiento de la comunidad de bromeliáceas epifitas en dos selvas estacionales de la Península de Yucatán.





## **PREGUNTAS A RESPONDER**

- ¿Cuál es la distribución vertical y horizontal de las bromeliáceas epifitas en dos tipos de selvas de la Península de Yucatán?
- ¿Qué importancia tiene la morfología de las bromeliáceas epifitas en la estratificación vertical y qué relación presenta con el microambiente presente en los árboles hospederos?
- ¿Cómo se verá afectado el crecimiento de las bromeliáceas epifitas ubicadas en sitios expuestos en comparación con sitios sombreados?
- ¿Cuál será el estado del aparato fotosintético ante diferentes intensidades de luz y cómo esto puede afectar en su permanencia en el sistema?

## HIPÓTESIS

- El tipo de vegetación con mayor precipitación (selva mediana subcaducifolia) presentará la mayor diversidad y abundancia de bromeliáceas epifitas en comparación con hábitats con menor o escasa precipitación (selva baja caducifolia), donde el estrato medio será el más concurrido por esta especie.
- En las selvas tropicales, el microambiente de luz, humedad y temperatura presenta condiciones óptimas en el estrato medio del árbol hospedero, para el establecimiento de las epifitas, por tanto se espera encontrar este mismo patrón en las comunidades de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio.
- En las selvas tropicales la estratificación vertical de las bromeliáceas epifitas, ubica a las especies tanque en el estrato superior del dosel y a las atmosféricas sin estratificación. Por lo tanto se espera encontrar el mismo patrón en la estratificación vertical para las comunidades de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio.
- Existirá una alta especificidad de bromeliáceas epifitas en cuanto a árboles hospederos.
- La permanencia de las bromeliáceas epifitas respecto con el microambiente que ofrecen los árboles hospederos, es en gran parte resultado de la combinación de sus caracteres morfológicos y fisiológicos.
- Las bromeliáceas epifitas se ubican en sitios sombreados y expuestos en su ambiente natural (selva baja caducifolia). pero crecen mejor en un rango de 30 a 59 % de radiación solar. Entonces, la exposición cerca del 100% de radiación solar (sitios expuestos) reducirá la tasa de crecimiento relativo y eficiencia máxima del fotosistema II en tres especies de bromeliáceas epifitas atmosféricas comparadas con aquellas expuestas al 60 % de radiación (sitios sombreados).





## OBJETIVOS

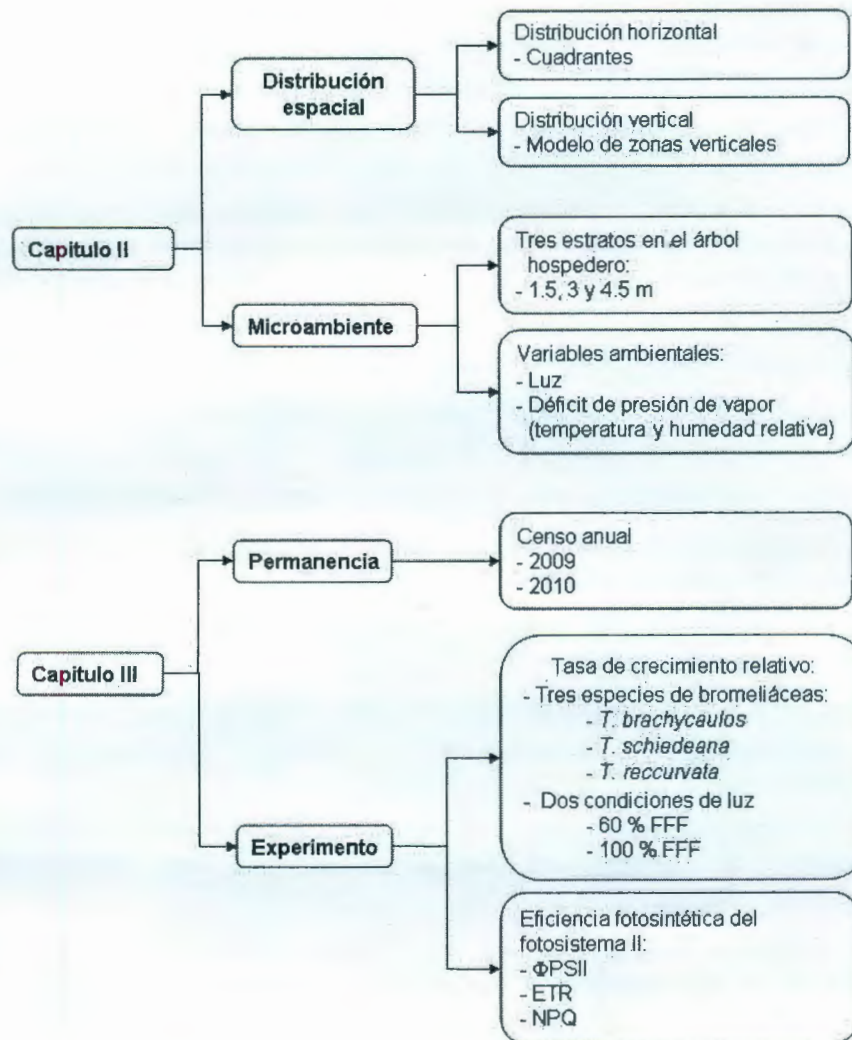
### OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la distribución actual y el microambiente en donde crecen las bromeliáceas epifitas a través de censos anuales en dos tipos de vegetación: selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia, de la Península de Yucatán

### OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la distribución, diversidad y abundancia de las bromeliáceas epifitas en dos tipos de vegetación: selva baja caducifolia (Parque Nacional de Dzibilchaltún) y selva mediana subcaducifolia (Reserva Biocultural de Kiuic).
- Caracterizar la estratificación vertical de las especies de bromeliáceas epifitas presentes en cada tipo de vegetación.
- Caracterizar el microambiente de tres estratos en árboles con bromeliáceas epifitas, en ambos sitios de estudio.
- Evaluar la permanencia de las bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio mediante censos anuales (2009 y 2010).
- Analizar la tasa de crecimiento relativo (RGR) de tres especies de bromeliáceas epifitas bajo dos condiciones de luz (expuestas y sombreadas) en el vivero del Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Indagar qué especies son más sensibles al exceso de luz y a las condiciones de sequía extremas, tanto en condiciones naturales como bajo condiciones experimentales.

## DISEÑO EXPERIMENTAL







## BIBLIOGRAFÍA

- Acebey, A., Kessler, M., Maass, B. L. y Krömer, T. (2006). Aráceas y bromeliáceas de Bolivia, en: Botánica Económica de los Andes Centrales, Moraes, R.M., Øllgaard, B., Kvist, L.P., Borchsenius, F. y Balslev, H. (eds). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. pp. 434-448.
- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 479-488.
- Andrade, J.L., De la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M.F., Vargas-Soto, G. y Cervera, J.C. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Andrade, J.L. y Nobel, P. (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica*, 29(3), 261-270.
- Arellano, J.B. y De las Rivas, J. (2006). Plantas y el Cambio Climático. *Investigación y ciencia*, 354, 42-50.
- Benzing, D.H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Benzing, D.H. (1998). Vulnerabilities of tropical forest to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change*, 39(3), 519-540.
- Benzing D.H. (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 690p.
- Bernal, R., Valverde, T. Y Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preferente of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238-1247.
- Ceja-Romero, J., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., García-Cruz, J., Mendoza-Ruiz, A. y Pérez-García, B. (2008). Las plantas epifitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*, 91, 34 - 41.
- Cervantes, S.E., Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179(1), 107-118.
- Cogliatti-Carvalho, L. y Rocha, C.F.D. (2001). Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. São Paulo, 24(4), 389-394.
- Coxson, D. S. y Nadkarni, N. M. (1995). Ecological role of epiphytes in nutrient cycles, en: *Forest Canopies*, Lowman, M. D. y Nadkarni, N. M. (eds). Academic Press, New York. pp.495-543.
- Crayn, D.M., Winter, K. y Smith, J.A.C. (2004). Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(10), 3703-3708.



- Drennan, P.M. y Nobel, P.S. (2000). Responses of CAM species to increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant, Cell and Environment*, 23(8), 767–781.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B. K., Luther, H. y Till, W. (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25(1), 33-86.
- Fernández, O.V., Monclús, E.I., Álvarez, I.Z. y Morató, C.C. (2007). El Cambio Climático. Tecnología del medio ambiente. 23 p.
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V. y Serrano, H. (2003). Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlan Valley, Puebla, México. *Plant ecology*, 166(2), 207-215.
- Gentry, A.H. y Dodson, C. H. (1987). Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205-233.
- Givnish, T.J., Millam, K.M., Berry, P.E. y Sytsma, K.J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso*, 23, 3–26.
- Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 99(5), 699-706.
- Granados-Castellanos, J. (2006). Las selvas tropicales y el cambio climático. [Ducks Unlimited de México, A.C (DUMAC)]. [Actualizado 2008], Disponible en: [http://www.dumac.org/dumac/habitat/esp/notas/notas\\_julio/cambio\\_Climatico\\_esp.pdf](http://www.dumac.org/dumac/habitat/esp/notas/notas_julio/cambio_Climatico_esp.pdf). [Acceso 26 Octubre 2008].
- IPCC (2002). Cambio climático y biodiversidad, Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático, Documento técnico V. 83p.
- Kessler, M. (2002). Species richness and ecophysiological types among Bolivian bromeliad communities. *Biodiversity and Conservation*, 11(6), 987-1010.
- Krömer, T., Michael Kessler, M. y Gradstein, S.R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189(2), 261–278.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. y Pons, T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer, Nueva York, EUA. 604p.
- Lüttge, U. (2010). Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB PLANTS* 2010: plq005, doi:10.1093/aobpla/plq005.
- Martin, C.E. (1994). Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Botanical Review*, 60(1), 1–82.
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M.A. y Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epifitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2069-2086.
- Martorell, C. y Ezcurra, E. (2007). The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia*, 151(4), 561-573.





- Mejía-Chang, M. (2009). Los isótopos estables de oxígeno como indicadores del uso y el intercambio de agua en las epifitas vasculares tropicales. *Acta Biologica Panamensis*, 1, 46-67.
- Molles, M.C. (2002). *Ecology: Concepts and applications*. University of New Mexico. Mcgraw Hill, 2<sup>nd</sup> edition. 586p.
- Mondragón, D.M.C., Duran, R. Ramírez, I, y Valverde, T. (2004a). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189-200.
- Mondragón, D.M.C., Calvo-Irabien, L.M. y Benzing, D.H. (2004b). The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1), 97-104.
- Nobel, P. (1991). Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *New Phytologist*, 119(2), 183-205.
- Pierce, S., Winter, K. y Griffiths, H. (2002). The role of CAM in high rainfall cloud forest: an *in situ* comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. *Plant cell and environment*, 25(9), 1181-1189.
- Pittendrigh, C.S. (1948). The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution*, 2(1), 58-89.
- Pócs, T. (1980). The epiphytic biomass and its effect on the water balance on two rain forest types in the Uluguru mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 26, 143-167.
- Ramírez, I. Carnevali, G. y Chi, F. (2004). *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica, A.C., Mérida. 124p.
- Reddy, A.R., Rasineni, G.K. y Raghavendra, A.S. (2010). The impact of global elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis and plant productivity. *Current Science*, 99(1), 46-57.
- Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincón, E. y Huante, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2), 168-175.
- Reyes-García, C. y Griffiths, H. (2009). Ecophysiological studies of perennials of the Bromeliacear family in a dry forest Strategies for survival, en: *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel*, De la Barrera, E. y Smith, W.K. (eds). Editorial UNAM, México. pp. 121 – 152.
- Ricklefs, R.E. (2000). *The Economy of Nature*. W.H. Freeman and company, 5<sup>th</sup> edition. New york. 550 p.
- Root, R.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37(4), 317-350.
- Smith, L. B. y Downs, R. J. (1974). *Flora Neotropica Monograph No. 14, part 1, 2, 3*. Hafner Press New York, 1 – 2142 p.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology*; Cap. 8: Photosynthesis: carbon reactions, Sinauer Associates, Sunderland, USA, 4<sup>th</sup> Edition, 764 p.

- White, D.A. y Hoods, C.S. (2004). Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forest of northern Yucatan Peninsula. *Journal of vegetation science*, 15(2), 151 – 160.
- Winkler, M., Hülber, K. y Hietz, P. (2005). Effect of Canopy position on germination and seedling survival of epiphytic Bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Annals of Botany*, 95, 1039-1047.
- Zotz, G. y Asshoff, R. (2009). Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology*, 12(1), 108-113.
- Zotz, G. y Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2067–2078.





## CAPÍTULO II

### PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LAS BROMELIÁCEAS EN DOS SELVAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

#### INTRODUCCIÓN

#### ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Los bosques se caracterizan por presentar estructuras complejas, debido a la gran diversidad de formas de vida y crecimiento, que le confiere variabilidad al hábitat. Las epifitas son un componente importante en estos ecosistemas, que dependen e interaccionan con todo el sistema, siendo sensibles a cambios dentro de este hipervolumen o nicho (Hernández-Rosas, 2000). La distribución de las especies se debe en parte a la estructura espacial del paisaje, a las variables ambientales tales como la biogeografía histórica y a los procesos biológicos como la competencia y la dispersión (Wolf, 2005, García-Suárez *et al.*, 2003; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001; Hernández-Rosas, 2000). La composición y riqueza de especies de las epifitas está descrita por su presencia y por el patrón de distribución espacial en sitios de preferencia en el hipervolumen, por ejemplo, a diferentes niveles de altura en el árbol hospedero (Cascante-Marín *et al.*, 2006; Hernández-Rosas, 2000).

Entonces, la distribución vertical o estratificación vertical está determinada por la complejidad de nichos en el dosel (mosaico físico) favorecidos por los gradientes microambientales. Este gradiente microambiental involucra intensidad de la luz, velocidad del viento y temperatura del aire, condiciones que se incrementan en los niveles más altos del dosel mientras que la humedad relativa refresca las partes bajas (sotobosque). Así la estructura arquitectónica y morfológica, el microambiente, la presencia de materia orgánica muerta (suelo del dosel) y la distribución espacial de los árboles hospederos desempeñan un papel importante en la colonización y establecimiento de las epifitas (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Krömer *et al.*, 2007; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001).



## EL NICHU EN LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Una de las formas para evaluar la diversidad de nichos dentro de una comunidad es el uso de la morfología de las especies como un indicador de su papel ecológico, es decir, se asume que diferencias en la morfología entre especies relacionadas revela diferentes formas de vida o estrategias funcionales. A este tipo de análisis morfológico se le denomina "nicho espacio", en otras palabras, el tamaño promedio del nicho de las especies es independiente de la diversidad de la comunidad. De tal modo que al incrementar la diversidad de especies también lo hace la variedad total de la morfología, sugiriendo que las especies añadidas a una comunidad aumentan la variedad de funciones ecológicas que desempeñan sus miembros (Ricklefs, 2000).

Entonces, si cada especie de epífita con diversas morfologías muestran cierta preferencia por algún estrato en el árbol hospedero, de acuerdo a su intervalo de tolerancia, ya sea a la luz, humedad, temperatura y sustrato (Reyes-García *et al.*, 2008; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Cervantes *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004, García-Suárez *et al.*, 2003; Hernández-Rosas, 2000) se infiere que ocupan un nicho espacio (Ricklefs, 2000). En el caso de las bromeliáceas epifitas, ya sean tanque o atmosféricas, su distribución vertical es diferente. Por ejemplo, un caso en las selvas húmedas es el de las bromeliáceas tanque de la isla de Trinidad en el que ocupan los sitios más sombreados y las bromeliáceas atmosféricas se localizan en los estratos superiores y expuestos (Pittendrigh, 1948). En las selvas estacionales este patrón cambia, ahí las bromeliáceas tanque ocupan el estrato superior del dosel, mientras que las atmosféricas se ubican tanto en estratos superiores como inferiores (Reyes-García *et al.*, 2008; Graham y Andrade, 2004).

Cabe resaltar que en sistemas perturbados, dicha variación microclimática es diferente. En bosques altos o bajos con dosel cerrado el microclima es más sombrío, permitiendo el establecimiento de especies tolerantes a la sombra (Graham y Andrade, 2004; Griffiths y Maxwell, 1999), mientras que en bosques altos o bajos, con dosel abierto y con perturbaciones las altas tasas de incidencia de luz permiten el establecimiento de especies heliófitas en el estrato bajo (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001).

Con base a lo descrito previamente, las preguntas a responder son: ¿Cuál es la distribución vertical y horizontal de las bromeliáceas epifitas en dos tipos de selvas de la Península de Yucatán? y ¿Qué importancia tiene la morfología de las bromeliáceas epifitas en la estratificación vertical y qué relación presenta con el microambiente presente en los árboles hospederos? Para contestarlas, los siguientes rubros fueron desarrollados:

### OBJETIVOS

- Determinar la distribución, diversidad y abundancia de las bromeliáceas epifitas en dos tipos de vegetación: selva baja caducifolia (Parque Nacional de Dzibilchaltún) y selva mediana subcaducifolia (Reserva Biocultural de Kiuic).
- Caracterizar la estratificación vertical de las especies de bromeliáceas epifitas presentes en cada tipo de vegetación.
- Caracterizar el microambiente de tres estratos en árboles con bromeliáceas epifitas, en ambos sitios de estudio.

### HIPÓTESIS

- El tipo de vegetación con mayor precipitación (selva mediana subcaducifolia) presentará la mayor diversidad y abundancia de bromeliáceas epifitas en comparación con hábitats con menor o escasa precipitación (selva baja caducifolia), donde el estrato medio será el más concurrido por esta especies.
- En las selvas tropicales, el microambiente de luz, humedad y temperatura presenta condiciones óptimas en el estrato medio del árbol hospedero, para el establecimiento de las epifitas, por tanto se espera encontrar este mismo patrón en las comunidades de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio.
- En las selvas tropicales la estratificación vertical de las bromeliáceas epifitas, ubica a las especies tanque en el estrato superior del dosel y a las atmosféricas sin estratificación. Por lo tanto se espera encontrar el mismo patrón en la estratificación vertical para las comunidades de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio.
- Existe una alta especificidad de bromeliáceas epifitas en cuanto a árboles hospederos.





## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

#### PARQUE NACIONAL DE DZIBILCHALTÚN

El Parque Nacional de Dzibilchaltún (PND) se localiza entre los meridianos 89°34'51" y 89°36'50" longitud Oeste y entre los paralelos 21°04'26" y 21°06'00" latitud Norte. Se cuenta con 539.43 hectáreas de selva baja caducifolia (SEDUMA, 2002).

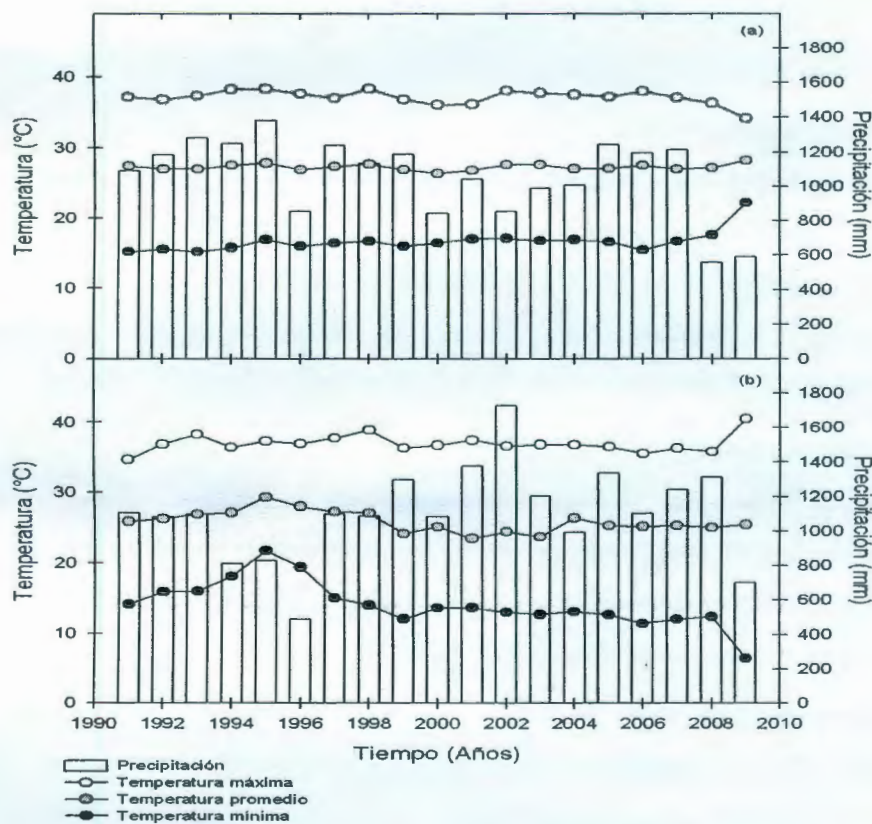
La selva baja caducifolia se caracteriza por tener más del 75 % de árboles que pierden sus hojas durante la temporada de sequía. Para esta zona existe la temporada de sequía (marzo a mayo), lluvias (junio a octubre) y un período de sequía con lluvias intermitentes conocido localmente como "nortes" (noviembre a febrero; Cervantes *et al.*, 2005). Los árboles dominantes de esta vegetación miden entre 4 a 5 m de altura, representados por 51 especies entre las que destacan *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Gymnopodium floribundum* var. *antigonoides* (B.L. Rob. ex Millsp. y Loes.) Standl. & Steyerl., *Phyllostylon brasiliense* Capan. ex Benth. Actualmente es una selva en recuperación (Thien *et al.*, 1982; Mondragón *et al.*, 2004b). El clima es cálido sub-húmedo y con una precipitación anual entre 700 y 900 mm. La temperatura media de la región es de 28 °C (SEDUMA, 2002). En la figura 1a se muestra el climograma de los últimos 10 años (1998 – 2008; Datos obtenidos de la estación meteorológica del Centro de Investigación Científica de Yucatán – CICY, ubicada a 13.5 km de Dzibilchaltún).

#### RESERVA BIOCULTURAL DE KIUIC

La Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBK) es una Unidad de Manejo Ambiental (UMA) dedicada a la conservación de la biodiversidad y el patrimonio cultural. Se localiza entre los paralelos 20°5'0" y 20°7'0" de latitud Norte y los meridianos 89°32'0" y 89°34'0" de longitud Oeste, la Reserva cuenta con 1,650 hectáreas de selva mediana subcaducifolia (Kaxil Kiuic, 2005; Yam, 2008).

Esta vegetación está conformada por árboles de estrato superior cuya estatura promedio oscila entre 10 y 20 m en y cerca del 50 al 75 % de las especies pierden sus hojas en la época seca del año. Dentro de las especies dominantes destacan: *Acacia*

*pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *Caesalpinia gaumeri* Greenm., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Mimosa bahamensis* Benth., L., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Vitex gaumeri* Greenm., y *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Flores, 1983). La precipitación media anual oscila entre 900 a 1300 mm, con tres temporadas: lluvias (mayo a octubre), en la que dominan los vientos del sureste con influencia ciclónica; nortes (noviembre a enero) caracterizada por vientos provenientes del norte, bajas temperaturas y lluvias esporádicas; y sequía (febrero a mayo). La temperatura media anual es de 26 °C. (Kaxil Kiuc, 2005). En la figura 1b se muestra el climograma en serie de tiempo de 1998 a 2008; datos de la estación meteorológica de Tabi).



**Figura 1.** Climograma de temperatura y precipitación de 10 años para la selva baja caducifolia en el Parque Nacional de Dzibilchaltún (a) y para selva mediana subcaducifolia en la Reserva Biocultural de Kiuc (b).



## DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

A continuación se presentará una breve descripción de las especies de bromeliáceas epifitas identificadas en los sitios de estudio (Ramírez *et al.*, 2004; Pittendrigh, 1948). Los tipos ecofisiológicos se encuentran detallados en el cuadro 1 del capítulo I.

### ***Tillandsia balbisiana*** Schult & Schult F.

Epifita, ocasionalmente subterrestre (sobre suelo somero arenoso, hojarasca o rocoso). Se caracteriza por su roseta pseudobulbosa, hojas poco pubescentes, recurvas y forman apicalmente una especie de látigo enroscado. Exhibe fotosíntesis CAM, la presencia de tricomas le confiere una apariencia gris plateada. Tiene un tipo ecofisiológico V. Se distribuye desde Florida, Islas del Caribe (Antillas y Bahamas), México a Colombia y Venezuela. En la Península se encuentra en todos los tipos de vegetación, aunque sus poblaciones no son tan grandes como en otras especies del mismo género (Figura 2a).

### ***Tillandsia brachycaulos*** Schlttdl.

Epifita o terrestre (sobre suelo somero), forma colonias de numerosas rosetas, de hasta 20 cm de alto. Presenta un tipo ecofisiológico V. Se distribuye desde el Sur de México hasta Panamá y Venezuela; en la Península se encuentra en Campeche (Camp), Quintana Roo (QR) y Yucatán (Yuc). Es una de las especies más abundantes en la Península y está presente en casi todos los ecosistemas del área (Figura 2b).

### ***Tillandsia paucifolia*** Baker

Epifita, sus hojas dispuestas forman una roseta pseudobulbosa, elipsoide, exhibe una fotosíntesis CAM y esta clasificada en el tipo ecofisiológico V. Se distribuye al Sur de Florida, en Mesoamérica, Islas del Caribe (Antillas y Bahamas), Colombia y Venezuela. En la Península se encuentra en Camp, QR y Yuc (Figura 2c).

### ***Tillandsia recurvata*** (L.) L.

Epifita, forma colonias globulares denominadas macollos. Se agrupa en el tipo ecofisiológico V. Se distribuye desde el extremo Sur de Estados Unidos hasta Argentina. En la Península de Yucatán, solo se distribuye en Yuc (Figura 2d).

### ***Tillandsia schiedeana*** Steud.

Epifita, forma colonias numerosas de forma globosa, presenta un tipo ecofisiológico V. Se distribuye desde el Norte de México al Norte de Sudamérica, en la Península de Yucatán se localiza en Camp, QR y Yuc (Figura 2e).



**Figura 2.** Bromeliáceas epifitas atmosféricas: *Tillandsia balbisiiana* (a), *Tillandsia brachycaulos* (b), *Tillandsia paucifolia* (c), *Tillandsia recurvata* (d), *Tillandsia schiedeana* (e).





***Aechmea bracteata*** (Sw.) Griseb.

Planta usualmente epífita, crece tanto en el suelo como en la base de los árboles. La base de sus hojas forma un tanque elipsoide que acumula agua, la presencia de tricomas le permite disminuir sus tasas de transpiración, exhibe fotosíntesis CAM, presenta un tipo ecofisiológico III. Se distribuye desde el Este de México hasta el Norte de Colombia y el Noroeste de Venezuela. En la Península de Yucatán se encuentra en Camp, QR y Yuc, su distribución es ampliamente asociada a cuerpos de agua. Forma colonias de pocos individuos (Figura 3a).

***Tillandsia elongata*** Kunth var. ***subimbricata*** (Baker) L.B. Sm.

Epífita, sus hojas forman una roseta compacta con forma globular. La roseta madre se encuentra rodeada por plántulas generadas por semillas. Exhibe fotosíntesis CAM y presenta el tipo ecofisiológico IV. Crece en ramas que están expuestas a la luz. Se distribuye en Mesoamérica: México, Jamaica, Trinidad, Colombia, Venezuela, Perú y Brasil. En la Península se encuentra en Camp, QR y Yuc (Figura 3b).

***Tillandsia fasciculata*** Sw.

Epífita de hasta 1 m de alto, sus hojas forman una roseta, las hojas presentan un color café oscuro hacia la base, son triangulares. Es variable en tamaño, así como en la preferencia de árboles hospederos. Presenta fotosíntesis CAM y se agrupa en el tipo ecofisiológico IV. Se distribuye en México, Mesoamérica, Islas del Caribe (Antillas y Bahamas), Colombia, Venezuela y Brasil. Presenta amplia distribución en la Península de Yucatán (Figura 3c).



**Figura 3.** Bromeliáceas epifitas tanque: *Aechmea bracteata* (a), *Tillandsia elongata* (b), *Tillandsia fasciculata* (c).

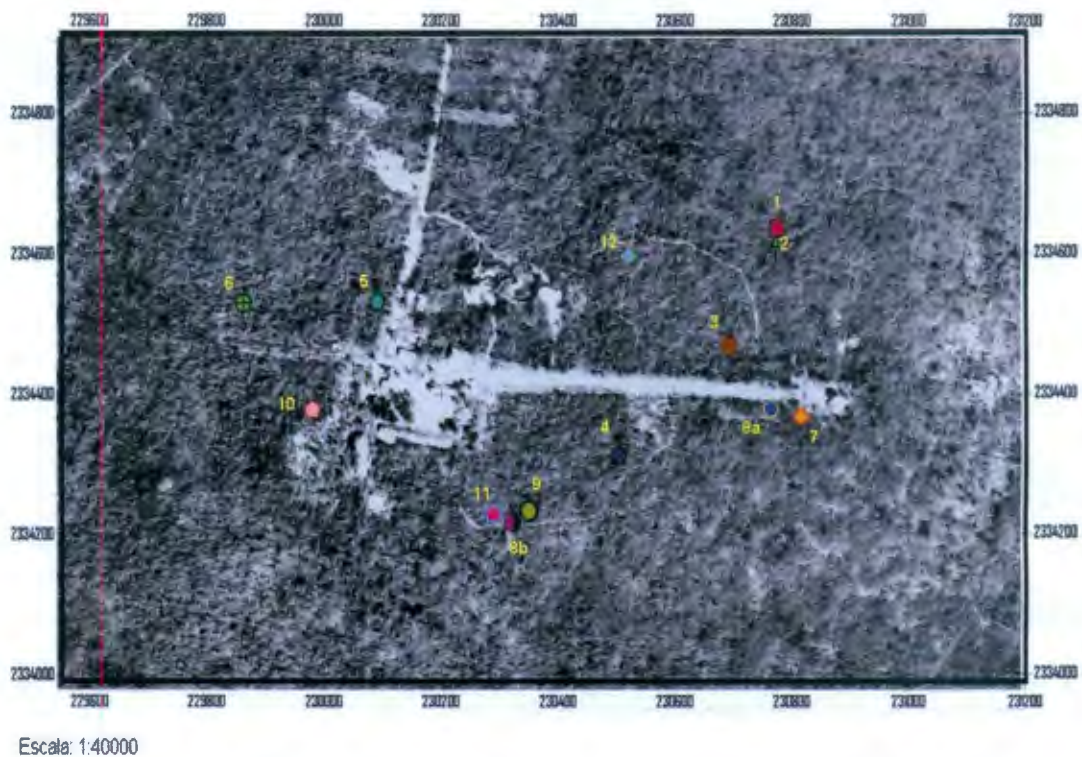
## MEDICIONES EN CAMPO

### CARACTERIZACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE COMUNIDADES DE BROMELIÁCEAS EPIFITAS

El trabajo de campo se llevó a cabo durante los años 2008, 2009 y 2010, en las temporadas de sequía y de lluvia, en ambos sitios de estudio. En cada sitio se delimitaron cuadrantes en puntos estratégicos, para tener una mejor representación del área de estudio en cuanto a la distribución de las bromeliáceas epifitas.

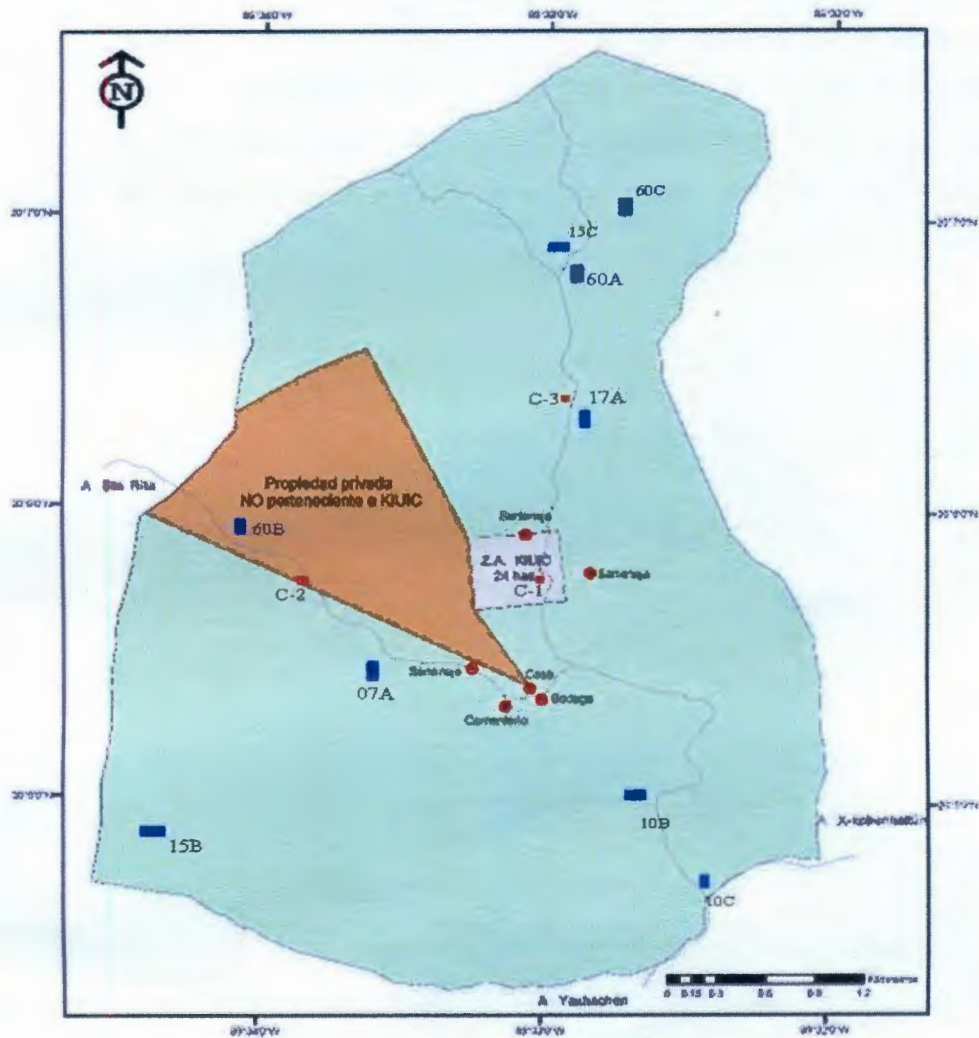


En el PND se establecieron 12 cuadrantes (Figura 4). En el área que comprende la RBK se utilizaron nueve parcelas permanentes previamente establecidas de 20 x 50 m, que contienen 10 cuadrantes de 10 x 10 m cada una (Figura 5). Adicionalmente se realizaron tres cuadrantes nuevos de 10 x 10 m. Cada cuadrante se georreferenció con un GPS MAP 76 CSx W684.



**Figura 4.** Ubicación de los cuadrantes establecidos en la selva baja caducifolia en el Parque Nacional de Dzibilchaltún.

Dentro de los cuadrantes, cada árbol fue marcado e identificado y se determinaron las siguientes características morfométricas: se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) > 4 cm, la altura total del árbol, la altura de la copa, la cobertura del dosel (distancia máxima y mínima; método modificado de Gentry, 1982), y constante de rugosidad ( $C_R$ ) de la corteza; método descrito por Carrascal y Tellería (1989). El método de  $C_R$  consiste en medir a la altura del pecho la circunferencia total del árbol y la circunferencia con entrantes e intersticios de la corteza (medida con un hilo fino), aplicando la siguiente fórmula:  $C_R = \text{Circunferencia entre los intersticios} / \text{Circunferencia total}$ .

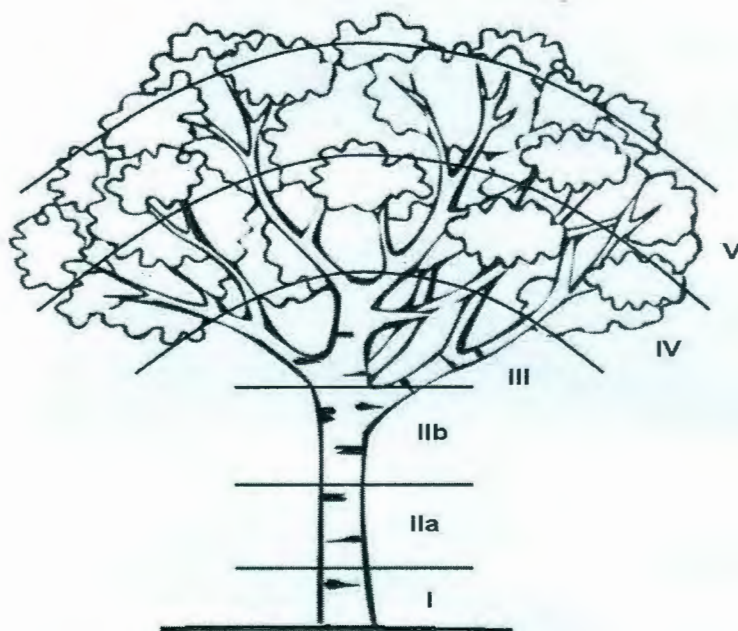


**Figura 5.** Ubicación de las parcelas y cuadrantes establecidos en la selva mediana subcaducifolia en la Reserva Biocultural de Kiuic. Mapa modificado de Yam, 2008.

La identificación taxonómica de árboles y bromeliáceas se realizó en campo, en el caso de los árboles fue por medio de personal calificado del CICY y para las bromeliáceas se utilizó la Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán (Ramírez *et al.*, 2004). Se tomaron en cuenta ejemplares adultos de bromeliáceas epifitas a partir de 8 cm de altura (Mondragón, 2004a). Se midió la altura de la bromeliacea epifita. Se cuantificó la presencia de hijuelos o estadios juveniles.



Para caracterizar la estratificación vertical de las bromeliáceas epifitas en los árboles hospederos se realizó una zonificación vertical con datos obtenidos de altura total del árbol y altura de la epifita. Se utilizó el modelo propuesto por Johansson (1974) con la modificación de Kelly *et al.* (2004), donde se divide al árbol hospedero en cinco zonas: **I** = base del árbol, **IIa** = parte inferior del tronco, **IIb** = parte superior del árbol, **III** = parte inferior del dosel; **IV** = parte media del dosel y **V** = parte superior del dosel (Figura 6).



**Figura 6.** Subdivisión del árbol hospedero. Esquema modificado de Kelly *et al.*, 2004, basado en el modelo de Johansson, 1974.

Para caracterizar a las comunidades y comparar la diversidad entre ambos hábitats, se utilizó la riqueza de especies (S) y se calcularon los índices de Shannon (H') para la diversidad, y de Simpson (D) para la dominancia, según las siguientes fórmulas:

Índice	Fórmula
Índice de Simpson	$S = \sum p_i^2$
Índice de Shannon	$H = -\sum (p_i)(\ln p_i)$

dónde,  $S$  es el índice de Simpson,  $H$  es el índice de Shannon-Wiener,  $p_i$  es la proporción de la muestra que corresponde a la especie,  $\ln p_i$  es el logaritmo natural de  $p_i$ , e  $i$  es igual a 1 (Cascante-Marín *et al.*, 2006; Margalef y Gutiérrez, 1983).

Para determinar la importancia estructural de una especie respecto a la comunidad florística muestreada, se aplicó la metodología del Índice de Valor de Importancia (IVI). El máximo valor es de 300 lo que indica la importancia estructural de una especie en particular, respecto a la comunidad florística muestreada y se calcula mediante la suma de la abundancia relativa, frecuencia relativa y diversidad relativa (número de especies). La abundancia relativa es la proporción porcentual de cada especie entre el número total de las bromeliáceas epifitas multiplicado por 100. La frecuencia relativa de una especie, se obtuvo a partir del porcentaje de la suma de una especie entre la suma de las frecuencias de todas las especies multiplicado por 100 (Linares y Fandiño, 2009). La diversidad relativa se calculó como la proporción de una especie evaluada dividida por el total de especies (Rudas, 2006).

## MEDICIONES DE MICROAMBIENTE

Para caracterizar el microambiente se realizaron mediciones de humedad relativa (HR), temperatura y flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) en tres estratos de altura (1.5, 3 y 4.5 m). En la selva baja las mediciones se realizaron en dos árboles hospederos con mayor frecuencia de epifitas, *G. floribundum* y *P. brasiliense* con tres repeticiones por especie. En la selva mediana se seleccionaron cinco árboles hospederos de diferentes especies que en el primer censo presentaron mayor abundancia de epifitas: *Caesalpinia mollis* (Kunth) Spreng., *Diospyros anisandra* S.F. Blake, *Luehea candida* (Moc. & Sessé ex DC.) Mart., *G. floribundum* y *Coccoloba acapulcensis* Standl.

Para medir la HR y temperatura se utilizaron sensores marca HOBO (New Hampshire, Estados Unidos) conectados a un registrador Hobo STFB-M00X M002, así como sensores inalámbricos tipo botón (Button Maxim; software One Wire Viewer Version 4.03 Beta; Silicon Valley, California, Estados Unidos). Para medir el FFF se utilizaron fotodiodos Hamamatsu conectados a un registrador de datos CR10X y CR21X Campbell SCI (Worthington, Estados Unidos), así como sensores de quanta conectados a un registrador de datos (MONI-PAM Walz, Efeltrich, Alemania). En cada caso se utilizó el



mismo tipo de sensor para medir los 3 estratos dentro de un árbol. En todos los casos los datos se registraron cada 10 minutos durante 72 h.

Los datos para la selva baja fueron monitoreados en los meses de julio, agosto y septiembre de 2009 correspondiente a la temporada de lluvia y en el mes de abril de 2010 para la temporada de sequía. El monitoreo de la selva mediana fue en los meses de octubre y noviembre del 2009, correspondiente a la temporada de lluvia y en los meses de abril y mayo de 2010 para la temporada de sequía. Los datos de referencia o ambientales se tomaron de las estaciones meteorológicas (descritas anteriormente).

Para caracterizar la luz que incide en cada estrato, se obtuvo la integral en moles  $m^{-2} d^{-1}$  de los días de medición, tanto en los árboles hospederos como en los datos de las estaciones meteorológicas. Una vez obtenida la integral se promediaron los días de medición por especie de árbol hospedero, este valor se dividió con el promedio de la estación (ambiente) para obtener el porcentaje de luz que recibe cada estrato.

Para caracterizar la demanda evaporativa en cada estrato, se siguió la metodología propuesta por Andrade (2003) para el déficit de presión de vapor ( $\delta e$ ) siguiendo las ecuaciones de Jones (1992):

$$1) e = RH \times e_{s(T)}$$

donde RH es la humedad relativa y  $e_{s(T)}$ , es la presión parcial de saturación de vapor de agua a una temperatura (T) en °C. El valor de  $e_{s(T)}$  es en KPa, y se estimó mediante la siguiente ecuación empírica:

$$2) e_{s(T)} = a \exp [(bT)/(c + T)]$$

donde T es en °C, y los coeficientes  $a = 0.61121$ ,  $b = 17.502$  y  $c = 240.97$ . El déficit de presión de vapor ( $\delta e$ ) se obtuvo de la siguiente forma:

$$3) \delta e = e_{s(T)} - e.$$

## ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para determinar si hay relación entre las variables morfométricas de los árboles hospederos con la abundancia de bromeliáceas epifitas se realizó una regresión lineal múltiple. Para cumplir con los supuestos de normalidad se transformaron los datos (Log).

Se realizó un ANOVA de medias repetidas para evaluar el efecto de la altura del árbol y las zonas verticales (modelo de Johansson; anidados dentro del árbol) con un supuesto de igualdad. Las especies de árboles sirvieron como replicas del factor "árbol", para cumplir con los supuestos de normalidad se transformaron los datos a logaritmo de base 10 (Log).

Para conocer las diferencias de las variables ambientales con el estrato y las especies de árboles hospederos (en el PND) se realizó un ANOVA de medias repetidas.

El análisis se realizó con los siguientes programas estadísticos: para la regresión se utilizó SPSS versión 11.5 para Windows (Illinois, Estados Unidos), y para las ANOVA's se utilizó STATISTICA 7 (Tulsa, Estados Unidos).



## RESULTADOS

Para contestar las preguntas ¿Cuál es la distribución vertical y horizontal de las bromeliáceas epifitas en dos tipos de selvas de la Península de Yucatán? ¿Qué importancia tiene la morfología de la bromeliácea epifita en la estratificación vertical y qué relación presenta con el microambiente presente en los árboles hospederos? primero debemos conocer la composición de especies de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio.

### ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE BROMELIÁCEAS EPIFITAS EN AMBOS SITIOS DE ESTUDIO

Para la porción de selva baja caducifolia ubicada en el PND se tienen registradas ocho especies, mientras que para la selva mediana subcaducifolia ubicada en la RBK se registraron cinco especies (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Bromeliáceas epifitas localizadas en ambas selvas y el tipo ecofisiológico que exhiben.

Bromeliácea epifita	Selva baja caducifolia	Selva mediana subcaducifolia	Tipo ecofisiológico
<i>Aechmea bracteata</i>	X	X	III
<i>Tillandsia balbisiana</i>	X	X	V
<i>Tillandsia brachycaulos</i>	X	X	V
<i>Tillandsia elongata</i>	X	X	IV
<i>Tillandsia fasciculata</i>	X	X	IV
<i>Tillandsia paucifolia</i>	X	---	V
<i>Tillandsia recurvata</i>	X	---	V
<i>Tillandsia schiedeana</i>	X	---	V

Para los tipos ecofisiológicos, según la clasificación propuesta por Pittendrigh (1948) y Benzing (2000; Cuadro 1), *A. bracteata* se agrupa en el tipo III que son bromeliáceas con el tanque bien desarrollado; *T. elongata* y *T. fasciculata* en el tipo IV, consideradas bromeliáceas facultativas (disposición de las hojas para formar el tanque y

presencia de tricomas absorbentes en la base de las hojas, características del tipo III y IV); y *T. balbisiana*, *T. brachycaulos*, *T. paucifolia*, *T. recurvata* y *T. schiedeana* en el tipo V, siendo todas atmosféricas (Cuadro 2).

La diversidad y composición es diferente para ambos hábitats, siendo la selva baja más rica en especies (S) y más diversa (H') en bromeliáceas epifitas que la selva mediana. Los valores de dominancia de especies (D) son similares en ambas selvas (Cuadro 3), siendo *T. brachycaulos* la bromeliácea epifita dominante, resultado que se corrobora con el índice de valor de importancia (descrito más adelante). Por lo que se rechaza nuestra primera hipótesis.

**Cuadro 3.** Valores para los parámetros de diversidad y composición de las bromeliáceas epifitas en ambos tipos de vegetación.

Parámetro	Tipo de vegetación	
	Selva baja caducifolia	Selva mediana subcaducifolia
Riqueza de especies, S	8	5
Índice de Shannon, H'	0.13	0.43
Índice de Simpson, D	0.61	0.53

La bromeliácea epifita *T. brachycaulos* es la más abundante y con mayor valor de importancia en ambos sitios (Figura 7a y Figura 7b). En la selva baja ésta bromeliácea representa el 78 % (n = 284) del total de 364 individuos y en la selva mediana representa el 83 % (n = 73) del total de 88 individuos.

Otra bromeliácea epifita que sobresale en valor de importancia en la selva baja es *T. recurvata* contribuyendo con un 8 % (n = 29) de individuos (Figura 7a) y para la selva mediana la bromeliácea *T. elongata* que contribuye con un 9% (n = 8) de individuos (Figura 7b). Las demás bromeliáceas epifitas presentan poca abundancia en las áreas de estudio.

Las bromeliáceas epifitas *T. paucifolia*, *T. schiedeana* y *T. recurvata* están reportadas para la selva mediana, sin embargo, los ejemplares encontrados fueron localizados fuera de las áreas muestreadas y en número de 1 a 2 individuos adultos o rametos y varios macollos en un solo árbol hospedero, respectivamente.



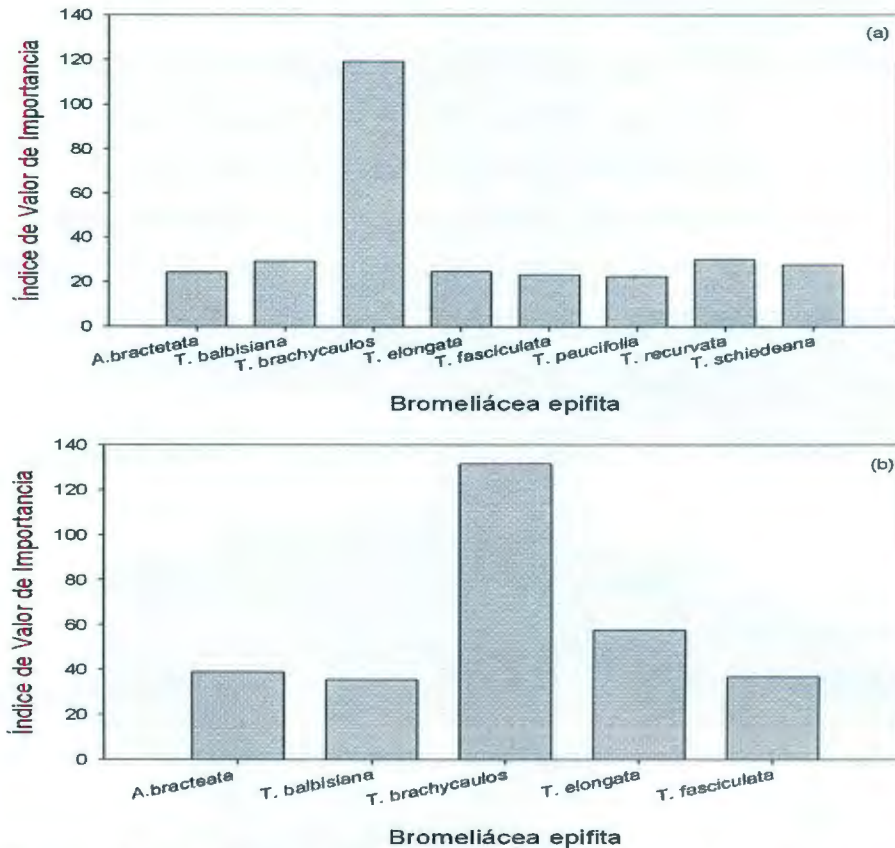


Figura 7. Valor de importancia de las especies de bromeliáceas epifitas en la selva baja caducifolia (a) y en la selva mediana subcaducifolia (b).

## ABUNDANCIA EN ÁRBOL HOSPEDERO Y ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Entonces, ¿Cuál es la distribución vertical y horizontal de las bromeliáceas epifitas en dos tipos de selvas de la Península de Yucatán? Para contestar esto se aplicó el modelo de Kelly (2004), con el cual se determina la distribución vertical de las bromeliáceas epifitas, mientras que con la distribución de los árboles hospederos, en toda el área de estudio, se obtiene la distribución horizontal de las epifitas. El azar, la capacidad de dispersión y la distribución del "potencial" árbol hospedero influirán en la distribución de las bromeliáceas epifitas.

En los cuadrantes establecidos en la selva baja se tiene un total de 34 especies de árboles y arbustos identificados, donde *G. floribundum* (arbusto) es la especie más abundante en el área. De las 34 especies arbóreas registradas, 15 especies arbóreas son hospederos potenciales, incluyendo 2 especies de cactus columnares (Figura 8a). Estos árboles hospederos se distribuyen en el 46.2 % de los cuadrantes (5, 6, 8b, 10, 11 y 12) que presentaron bromeliáceas epifitas (Figura 4).

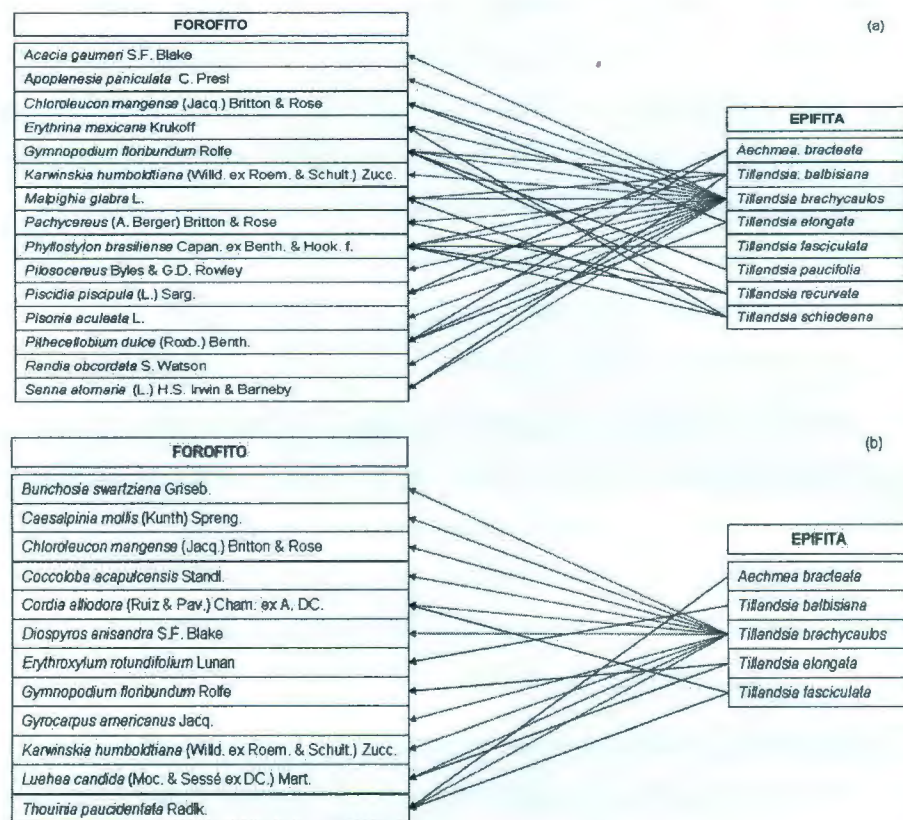
Las siguientes especies arbóreas hospedan al menos cuatro especies de bromeliáceas epifitas (Figura 8a); *P. brasiliense* es el árbol hospedero que presenta mayor número de bromeliáceas epifitas, con el 42 % ( $n = 153$ ) de epifitas, en *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth el 13.7 % de las epifitas y en *G. floribundum* crece el 7.4 % de las bromeliáceas epifitas. En estos árboles hospederos, se pueden encontrar individuos de bromeliáceas epifitas entre  $30.6 \pm 18.9$  en *P. brasiliense*,  $12.5 \pm 5.8$  en *P. dulce* y  $6.7 \pm 2.7$  en *G. floribundum* (media  $\pm$  error estándar). *T. brachycaulos* habita en las 15 especies de árboles hospederos (Figura 8a).

En las parcelas de la selva mediana, se tiene un total de 58 especies de árboles identificados. El árbol *Luehea speciosa* Willd., es la especie más abundante en el área. De las 58 especies de árboles y arbustos registrados en la selva mediana, en 12 especies crecen las bromeliáceas epifitas. Estos árboles hospederos se distribuyen en el 4.6 % de los cuadrantes (parcela 60B -cuadrantes 2 y 3- y en los cuadrantes 1, 2 y 3) que presentaron bromeliáceas epifitas (Figura 5).

Las siguientes especies arbóreas hospedan al menos dos o tres especies de bromeliáceas epifitas (Figura 8b), siendo *Thouinia paucidentata* Radlk el árbol hospedero con mayor ocurrencia de bromeliáceas con 18.2 % de epifitas, en *L. candida* se encuentra el 13.6 % de epifitas y en *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Cham. ex A. DC. está el 8 % de epifitas. En estos árboles hospederos, se pueden encontrar individuos de bromeliáceas epifitas entre  $5.3 \pm 2.3$  en *T. paucidentata*,  $7 \pm 3.1$  en *L. candida* y  $3.5 \pm 1.5$  en *C. alliodora*. *T. brachycaulos* habita en 10 árboles hospederos (Figura 8b). Cabe resaltar que en un solo ejemplar del arbusto *Diospyros anisandra* se encontraron 20 individuos de la bromeliacea epifita *T. brachycaulos*, del total de 88 individuos adultos censados de bromeliáceas epifitas.



Sin embargo, en observaciones directas para ambos sitios de estudio, en los puntos de muestreo ubicados en el interior del área, la distribución de bromeliáceas se presenta en pequeñas islas, mientras que la mayor abundancia se concentra en árboles a las orillas de los caminos, siendo sitios más expuestos y abiertos, lo que puede potencialmente facilitar la dispersión de las semillas, sin ningún obstáculo.



**Figura 8.** Interacción de los árboles hospederos con las bromeliáceas epifitas localizadas en la selva baja caducifolia (a) y en la selva mediana subcaducifolia (b).

Al realizar una regresión múltiple entre las características morfométricas de los árboles hospederos y la abundancia de bromeliáceas epifitas en la selva baja, resultaron significativas las variables: altura total del árbol, altura a la cual inicia el dosel, área foliar (AF) y constante de rugosidad ( $C_R$ ;  $n = 359$ ,  $r^2 = 0.28$ ,  $p < 0.05$ ). En contraste, en la selva mediana ninguna característica morfométrica se relacionó estadísticamente con la presencia de bromeliáceas epifitas ( $n = 88$ ,  $r^2 = 0.48$ ,  $p > 0.05$ ). Se realizó una regresión

lineal con las coordenadas de los cuadrantes medidos para indagar si hay una relación espacial con la distribución horizontal de las bromeliáceas epifitas, existiendo una relación significativa solo en la selva baja ( $n = 359$ ,  $r^2 = 0.22$ ,  $p < 0.05$ ; Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Resumen de la regresión lineal múltiple de las características morfométricas con la abundancia de las bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio. Selva baja caducifolia (SBC) y Selva mediana subcaducifolia (SMSC).

Variable	Error Estándar		P	
	SBC	SMSC	SBC	SMSC
Diámetro a la altura del pecho	0.002430	0.004411	0.150214	0.684059
<b>Altura total del árbol</b>	<b>0.026351</b>	0.038186	<b>0.020447</b>	0.498258
<b>Altura de la copa</b>	<b>0.036241</b>	0.047638	<b>0.000006</b>	0.378556
Cobertura total	0.003825	0.015606	0.672042	0.147012
<b>Área foliar</b>	<b>0.002213</b>	0.002418	<b>0.024019</b>	0.782695
<b>Constante de rugosidad</b>	<b>1.145365</b>	2.912394	<b>0.004371</b>	0.209037
<b>Distribución horizontal</b>	<b>0.0001</b>	0.000003	<b>0.000000</b>	0.490398

Efectos estadísticamente significativos se dan en negrita

Las ocho especies de bromeliáceas epifitas registradas en la selva baja (Cuadro 5), así como las cinco especies de bromeliáceas epifitas reportadas para la selva mediana (Cuadro 6) presentaron preferencia por algún estrato o zona *sensu* Johansson (1974). En ambos sitios de estudio, las zonas IIb y III presentaron la mayor abundancia de especies e individuos (Cuadro 5 y 6).

En la selva baja la menor abundancia de bromeliáceas epifitas corresponde a las zonas I (sotobosque) y V (parte más alta del dosel), mientras que las zonas intermedias muestran diversas frecuencias. En la zona IIb se encontró un 33.5 % de bromeliáceas y en la zona III un 24.5 %, siendo las zonas más habitadas (Cuadro 5). El ANOVA no mostró una relación estadística significativa con la variable altura del árbol ( $n = 359$ ;  $p > 0.05$ ).





**Cuadro 5.** Patrón de distribución vertical sobre los árboles hospederos de las bromeliáceas epifitas para selva baja caducifolia. Total de individuos adultos por especie (excluyendo rametos y plántulas). Datos expresados en porcentaje del total de individuos registrados (n = 364).

Bromeliácea epifita	No. de individuos	Porcentaje de individuos por zonas					
		I	Ila	IIb	III	IV	V
<i>A. bracteata</i>	8	0.3	---	1.6	0.3	---	---
<i>T. balbisiana</i>	9	---	0.3	1.6	---	0.3	0.3
<i>T. brachycaulos</i>	284	5.5	15.4	22.8	20.1	9.1	5.2
<i>T. elongata</i>	9	---	0.3	1.6	0.5	---	---
<i>T. fasciculata</i>	4	---	---	0.5	0.3	0.3	---
<i>T. paucifolia</i>	1	---	---	---	0.3	---	---
<i>T. recurvata</i>	29	---	---	1.4	3.0	1.9	1.6
<i>T. schiedeana</i>	20	0.3	1.4	3.8	---	---	---
Porcentaje total por zona		6.0	17.3	33.5	24.5	11.5	7.1

En los cuadrantes de la selva baja, las especies de epifitas localizadas en las zonas Ila y IIb se pueden considerar “especialistas del tronco” (de acuerdo al esquema de Kelly 2004), siendo la zona IIb con mayor riqueza de especies de bromeliáceas epifitas. Las especies *A. bracteata* (tipo III, plantas de sol), *T. brachycaulos*, *T. paucifolia*, *T. recurvata* (tipo V, plantas de sol y de sombra), *T. elongata* y *T. fasciculata* (tipo IV plantas de sol o expuestas) habitan en la zona III. En la zona V se encontraron menos individuos pertenecientes a las especies *T. brachycaulos*, *T. balbisiana* y *T. recurvata* se encuentran en la zona V (Cuadro 5).

En la selva mediana la menor abundancia de bromeliáceas epifitas corresponde a las zonas I (sotobosque) y IV (parte media del dosel), mientras que las zonas intermedias muestran diversas frecuencias, siendo la zona IIb con un 37.5 % y la zona III con un 15.9 % las zonas más concurridas (Cuadro 6). El ANOVA indicó que las bromeliáceas epifitas fueron afectadas significativamente por la altura del árbol (n = 88; p < 0.05). Cabe resaltar que no se registró ninguna bromeliácea epifita en la parte más alta del dosel de la selva mediana, que corresponde a la zona V, aunque no se descarta su presencia (Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Patrón de distribución vertical sobre los árboles hospederos de las bromeliáceas epifitas para la selva mediana subcaducifolia. Total de individuos adultos por especie (excluyendo rametos y plántulas). Datos expresados en porcentaje del total de individuos (n = 88).

Bromeliácea epifita	No. de individuos	Porcentaje de individuos por zonas					
		I	Ila	Ilb	III	IV	V
<i>A. bracteata</i>	4	---	3.4	1.1	---	---	---
<i>T. balbisiana</i>	1	---	---	1.1	---	---	---
<i>T. brachycaulos</i>	73	12.5	25.0	33.0	10.2	2.3	---
<i>T. elongata</i>	8	---	---	1.1	4.5	3.4	---
<i>T. fasciculata</i>	2	---	---	1.1	1.1	---	---
Porcentaje total por zona		12.5	28.4	37.5	15.9	5.7	---

En la selva mediana, la zona IIb es la que presenta la mayor riqueza de especies de bromeliáceas epifitas, donde *A. bracteata* (tipo III), *T. balbisiana*, *T. brachycaulos* (tipo V), *T. elongata* y *T. fasciculata* (tipo IV) se pueden considerar como "especialistas del tronco"; mientras que pocos individuos de *T. elongata*, *T. brachycaulos* y *T. fasciculata* fueron localizados en la zona III correspondiente a la zona baja de la copa de los árboles, y todavía menos individuos de *T. elongata* y *T. brachycaulos* en la zona IV considerada. En esta vegetación la parte más alta del dosel a la cual se localizan las bromeliáceas epifitas (Cuadro 6).

*T. brachycaulos* es la bromeliácea que se puede encontrar en todo el estrato vertical con diferentes frecuencias, desde la zona I (altura mínima 0.24 m) hasta la zona V (altura máxima 9 m) en la selva baja (Cuadro 5) y desde la zona I (altura mínima 0.97 m) hasta la zona IV (altura máxima 8.05 m) en la selva mediana (Cuadro 6), pero con una mayor concentración en las zonas IIb y III, en ambos sitios.

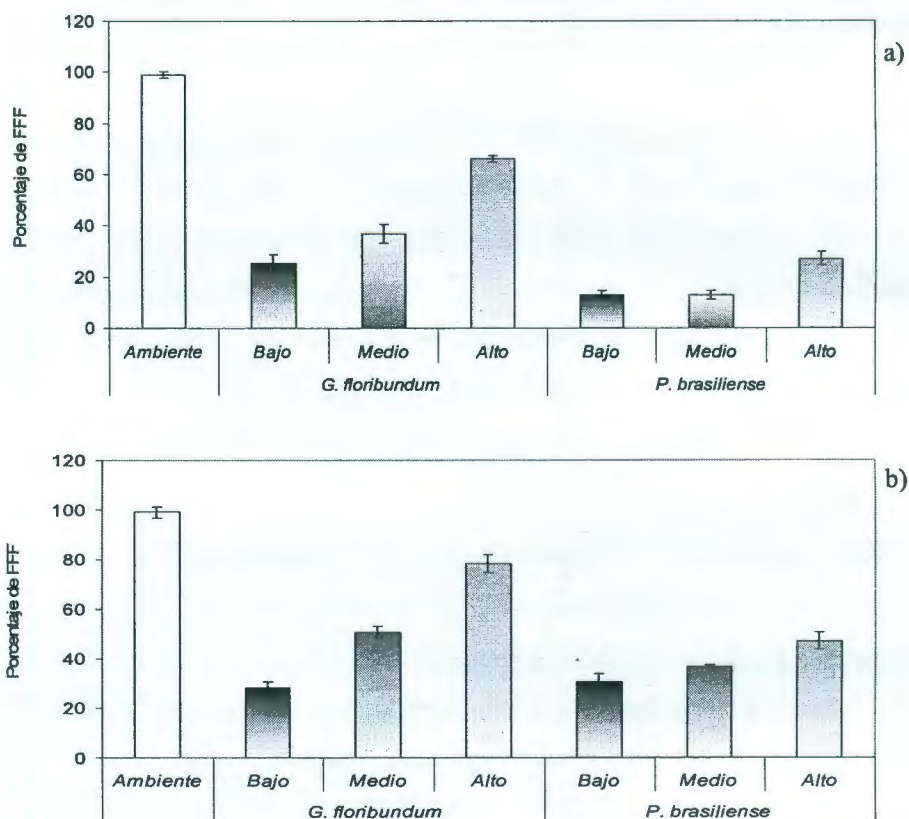
## CARACTERIZACIÓN DEL MICROAMBIENTE EN AMBAS SELVAS

Se realizó la caracterización del microambiente en ambas selvas con las variables de luz, temperatura y humedad relativa, estas dos últimas englobadas en el déficit de presión de vapor o demanda evaporativa en cada estrato. Se observó una estratificación vertical en



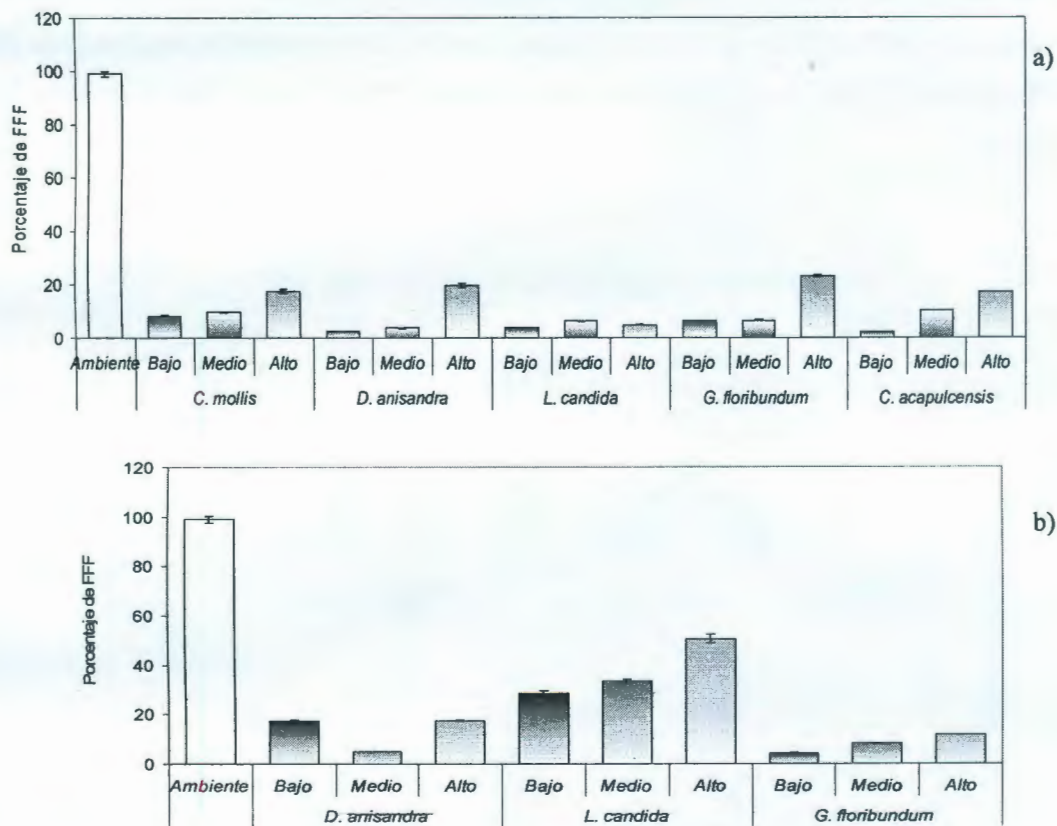
cuanto a las variables microambientales por especie de árbol hospedero y entre los sitios de estudio.

En la selva baja, durante la temporada de lluvias el FFF, es más incidente en los tres estratos de *G. floribundum* en comparación con los valores que presenta *P. brasiliense*, siendo el estrato alto (4.5 m) el que recibe más luz con 66 % (35 moles  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) en *G. floribundum* y 27 % (13 moles  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) en *P. brasiliense* (Figura 9a). En la temporada de sequía, se observa el mismo patrón que en lluvias, con un 78 % (39 moles  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) de FFF total en el estrato alto de *G. floribundum* y un 47 % (23 moles  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) en *P. brasiliense* (Figura 9b).



**Figura 9.** Representación del microambiente con el parámetro luz (FFF) en la selva baja caducifolia: en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en porcentaje de luz.

El ANOVA mostró diferencias significativas en el flujo de fotones para la fotosíntesis ( $P < 0.05$ ), donde la interacción entre estratos y entre las especies de árboles hospederos fue significativa en la temporada de lluvia pero no así en la temporada de sequía. El estrato alto (4.5 m) es diferente estadísticamente a los otros dos estratos en ambas especies de árboles y en ambas temporadas.



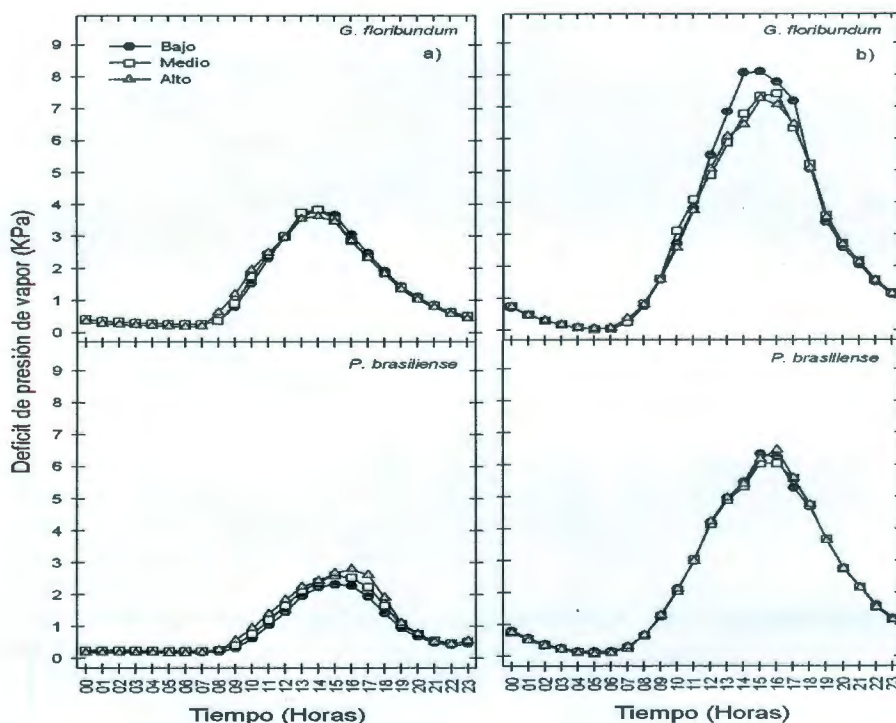
**Figura 10.** Representación del microambiente con el parámetro luz (FFF) en la selva mediana subcaducifolia: en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en porcentaje de luz.

En la selva mediana subcaducifolia, el FFF incidente en la temporada de lluvia es menor si se compara con el FFF que incide en la selva baja caducifolia. Los cinco hospederos presentaron gran variabilidad entre sí en el microambiente. Como se esperaba, el estrato que recibe más luz es el alto, con  $2.22 \pm 0.45$  moles  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$  en la temporada de lluvias y  $5.15 \pm 2.54$  moles  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$  en la temporada de sequía (valores expresados en promedio  $\pm$  ES de las cinco especies). Los hospederos que más luz



recibieron en el estrato alto fueron *G. floribundum* con un 23 % de FFF total ( $3.17 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , temporada de lluvias; Figura 10a), y *L. candida* con un 50 % ( $10.2 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , temporada de sequía; Figura 10b).

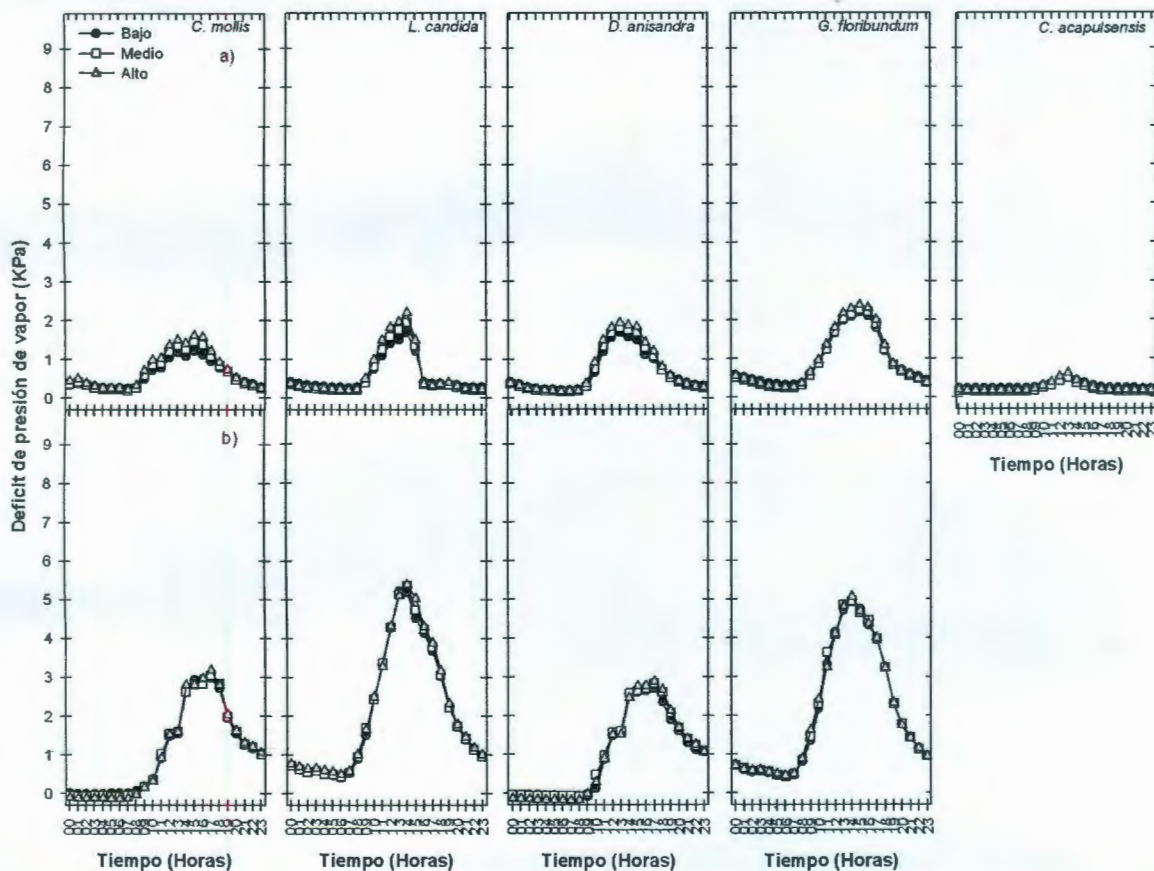
Con la variable DPV, en la selva baja *G. floribundum* presenta los valores más altos con respecto a *P. brasiliense* durante la temporada de lluvia (Figura 11a). En esta temporada el estrato alto en el DPV nocturno (7 pm – 7 am) es menor con  $0.47 \pm 0.10$  KPa En *G. floribundum*. En *P. brasiliense* el estrato bajo presenta un DPV menor con  $0.36 \pm 0.07$  KPa (promedio  $\pm$  ES). En el DPV diurno (7am – 7pm) el estrato alto fue más seco con  $2.19 \pm 0.31$  KPa. En *G. floribundum* y en el mismo estrato con  $1.62 \pm 0.26$  KPa para *P. brasiliense*.



**Figura 11.** Representación del microambiente con el parámetro DPV en la selva baja caducifolia. Se muestra el día más soleado en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en KPa.

En la temporada de sequía se observan valores más altos en el DPV respecto a la temporada de lluvias (Figura 11). Durante la noche, el DPV es menor en el estrato bajo

con  $0.98 \pm 0.30$  KPa en *G. floribundum*. En *P. brasiliense* el estrato alto presenta un DPV menor con  $1.05 \pm 0.32$  KPa. En el DPV diurno el estrato bajo es más seco con  $4.69 \pm 0.78$  KPa en *G. floribundum*. En *P. brasiliense* el estrato alto presenta un DPV diurno mayor con  $3.74 \pm 0.58$  KPa (Figura 11b). El análisis estadístico (ANOVA) no mostró diferencias significativas en el DPV entre las especies de árboles ( $P > 0.05$ ). El estrato medio (3 m) fue significativamente diferente a los otros dos estratos en ambas temporadas.

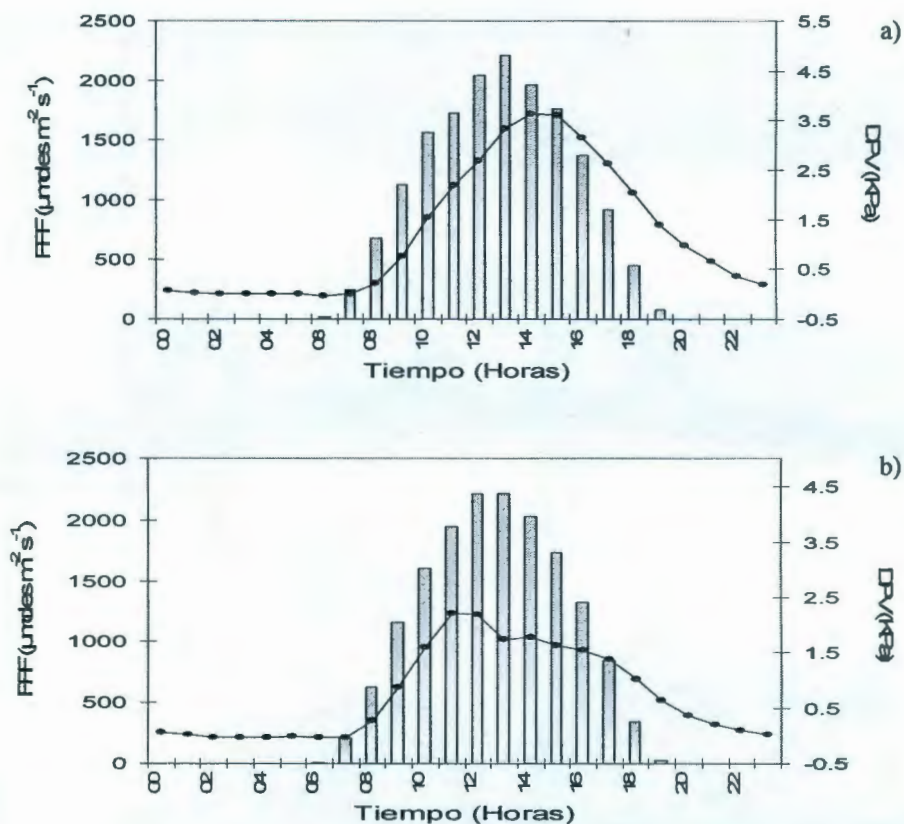


**Figura 12.** Representación del microambiente con el parámetro DPV en la selva mediana subcaducifolia. Se muestra el día más soleado en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b), datos expresados en KPa.

En la selva mediana el DPV presentó valores bajos en todos los árboles hospederos en la temporada de lluvia, respecto a los que se exhiben en la temporada de sequía (Figura 12). En la temporada de lluvia, los valores máximos de DPV nocturno, se presentan en el estrato bajo con  $0.76 \pm 0.03$  KPa en *G. floribundum* y en el estrato alto



con  $0.60 \pm 0.03$  KPa en *C. mollis*, mientras que los valores mínimos están en el estrato medio con  $0.15 \pm 0.01$  KPa para *C. acapulcensis* y en el mismo estrato con  $0.19 \pm 0.01$  KPa en *L. candida*. Los valores máximos de DPV diurno, se muestran en el estrato alto con  $2.44 \pm 0.21$  KPa en *G. floribundum* y en el mismo estrato con  $2.29 \pm 0.21$  KPa en *L. candida*, mientras que los valores mínimos ocurren en el estrato medio con  $0.15 \pm 0.03$  KPa en *C. acapulcensis* y en el mismo estrato con  $0.19 \pm 0.11$  KPa en *C. mollis*.

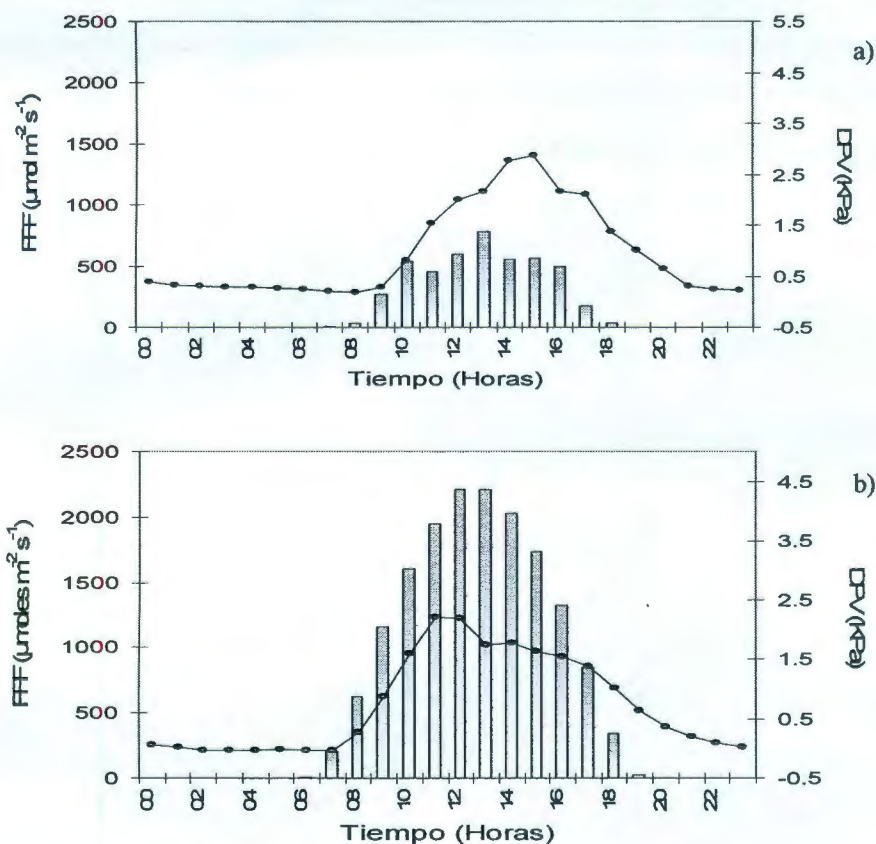


**Figura 13.** Diagrama de luz (FFF, barras) y déficit de presión de vapor (DPV, línea) ambiental en la selva baja caducifolia en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b). Datos expresados como el día más soleado.

Mientras que durante la temporada de sequía en la selva mediana, los valores máximos del DPV nocturno ocurren en el estrato medio con  $1.97 \pm 0.42$  KPa en *G. floribundum* y en el estrato alto con  $1.96 \pm 0.12$  KPa en *L. candida*, mientras que los valores mínimos se presentan en el estrato alto con  $0.14 \pm 0.01$  KPa en *C. mollis* y en el

estrato medio con  $-0.11 \pm 0.21$  KPa en *D. anisandra*. Los valores máximos de DPV diurno se registraron en el estrato alto con  $6.09 \pm 0.43$  KPa en *L. candida* y en el estrato medio con  $5.36 \pm 0.42$  KPa en *G. floribundum*, mientras que los valores mínimos fueron de cero en el estrato alto tanto en *D. anisandra* como en *C. mollis*.

En la figura 13 se muestra el patrón de luz (FFF en  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y el DPV (Kpa) ambiental que mide el poder desecante del aire en el día más soleado en la selva baja. El patrón de el FFF en ambas estaciones mantiene valores por encima de los 2000  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  entre las 11:00 y las 15:00 hrs. siendo en este período de tiempo donde el DPV presenta los valores máximos para ir decreciendo conforme transcurre el día hasta el anochecer (Figura 13a y 13b).



**Figura 14.** Diagrama de luz (FFF, barras) y déficit de presión de vapor (DPV, línea) ambiental en la selva mediana subcaducifolia en temporada de lluvia (a) y temporada de sequía (b). Datos expresados como el día más soleado.





En la figura 14 se muestra el patrón de FFF y el DPV ambiental en el día más soleado en la selva mediana. En el patrón de FFF muestra valores de  $800 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la temporada de lluvia, y de  $900 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la temporada de sequía, siendo en esta misma temporada cuando el DPV presenta valores altos (Figura 14a y 14b).

Con la caracterización de la estratificación vertical y del microambiente en ambos sitios de estudio, se puede responder la siguiente pregunta, ¿Qué importancia tiene la morfología de las bromeliáceas epifitas en la estratificación vertical y qué relación presenta con el microambiente presente en los árboles hospederos? Para ello se consideró la altura estándar de los árboles en los sitios muestreados, que en la selva baja corresponde a cinco metros y en la selva mediana a seis metros.

En la selva baja, la estratificación de las bromeliáceas atmosféricas con tipo ecofisiológico V se pueden localizar en todo el estrato vertical (zona I – zona V) a diferentes frecuencias, mientras que las bromeliáceas tanque con tipos ecofisiológicos III y IV se ubican desde la base del tronco (zona I) hasta la parte media del dosel (zona IV; Cuadro 4). Sobreponiendo ésta estratificación con los estratos de microambiente (FFF y DPV), las zonas intermedias (IIb y III) corresponden al estrato medio.

## DISCUSIÓN

La riqueza de especies en las selvas estacionales, principalmente del gremio epifito ha sido poco estudiada en comparación con la alta riqueza reportada para las selvas húmedas (Krömer *et al.*, 2007; Kelly *et al.*, 2004; Hietz *et al.*, 2002; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001). En los sitios de estudio, la riqueza de especies de bromeliáceas epifitas es baja, ya que en ambos sitios se encuentran dos géneros de bromeliáceas epifitas y se establecen de tres a cuatro especies en los árboles hospederos. En otra selva baja caducifolia de México, la riqueza de epifitas es mayor comparada con nuestros sitios de estudio, en donde se reportan 47 especies epifitas, siendo el género *Tillandsia* el más diverso con 17 especies (Lott y Atkinson, 2002). Aún así, la riqueza de las selvas estacionales sigue siendo menor si se compara con la reportada para las selvas húmedas, en las que se pueden encontrar cerca de 10 especies de epifitas en los árboles hospederos, con un total de 21 géneros y 281 especies de bromeliáceas (Acebey *et al.*, 2006).

A escala local, la diversidad de especies de las bromeliáceas epifitas está determinada por la distribución espacial de los potenciales árboles hospederos, en los que forman parches o islas (teoría limitante a la dispersión; Paine, 2007), y su estratificación vertical está influenciada por gradientes de temperatura, humedad y luz (García-Suárez *et al.*, 2003). En este trabajo se puede constatar que las características estructurales de los árboles hospederos son importantes para el establecimiento de las bromeliáceas epifitas (Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003; Hernández-Rosas, 2000). Se cuantificó que en árboles con una morfología frondosa del dosel y con ramificaciones en todas direcciones como *P. brasiliense*, *C. mollis* y *L. candida* son árboles que pueden soportar un mayor número de bromeliáceas epifitas ( $n = 24$  individuos en la selva baja), a diferencia de los arbustos o árboles pequeños como *G. floribundum*, *C. acapulcensis* y *D. anisandra*, con troncos delgados que pueden alojar a pocos individuos. Esta diferencia de estructura también influyó en el microclima que presentaba cada árbol. En el caso de la selva baja, se pudieron cuantificar diferencias entre 2 hospederos. La estructura frondosa de *P. brasiliense* permitió mayor atenuación de luz en comparación con *G. floribundum*. Dicha atenuación puede ser benéfica, ya que en esta selva las condiciones de la radiación pueden ser estresantes para las especies, en especial durante la sequía (González-



Salvatierra *et al.*, 2010; González-Salvatierra, 2009). Varias características del árbol fueron importantes en la selva baja para la presencia y número de epifitas que los colonizaban: altura total del árbol, altura a la cual inicia el dosel, área foliar y constante de rugosidad. Diversos trabajos reportan que características físicas de los árboles hospederos, como la rugosidad de la corteza y la humedad presente en el ambiente, son importantes para que puedan germinar las semillas, ya que la corteza al humedecerse propicia condiciones favorables para el crecimiento y desarrollo de la raíz que permite el anclaje en el árbol hospedero (Goode y Allen, 2009; Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003). En nuestro estudio, la rugosidad fue solo una de las variables relevantes. Esto coincide con la interpretación de Reyes-García *et al.* (2008) que mencionan que en las selvas secas, factores ambientales estresantes pueden favorecer el establecimiento, además de la probabilidad de las semillas de adherirse a los troncos de los hospederos. En conjunto, podemos señalar que es importante que el hospedero presente una serie de condiciones para el establecimiento de las bromeliáceas. Sin embargo, rechazamos la hipótesis de que exista una alta especificidad de bromeliáceas epifitas en cuanto a árboles hospederos, resaltando la importancia de la identidad, conclusión que es apoyada por algunos estudios previos (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003; Hernández-Rosas, 2000)

Los árboles con un dosel denso y alto como el que presentan las selvas húmedas limitan la entrada de luz al sotobosque (Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001), mientras que en las selvas estacionales los cambios ambientales son más pronunciados debido a la estacionalidad marcada, la presencia de árboles deciduos y la disponibilidad discontinua de humedad o fuentes de agua (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Cervantes *et al.*, 2005; Hernández-Rosas, 2000). De acuerdo a lo anterior y con los datos de las estaciones meteorológicas, la selva mediana, es más húmeda, con un aporte pluvial anual de 900 a 1300 mm y cuya altura arbórea promedio es de 6 a 7 m, contrario a la selva baja caducifolia con un aporte pluvial anual de 700 a 900 mm y con una altura arbórea de 4 a 5 m. Por tanto, contrario a nuestras expectativas y rechazando la hipótesis, no observamos que el tipo de vegetación con mayor precipitación (selva mediana subcaducifolia) presentará la mayor diversidad y abundancia de bromeliáceas epifitas en comparación con hábitats con menor o escasa precipitación (selva baja caducifolia). Esto puede ser, porque si la distribución espacial de las epifitas está influenciada por tres circunstancias,



el azar, el microambiente y la distribución de los potenciales árboles hospederos, donde, dicha distribución se muestra baja para la selva mediana, con especies distintas y en baja frecuencia como *T. paucidentata*, *L. candida* y *C. alliodora* como árboles hospederos de bromeliáceas epifitas. Tanto en la selva mediana como en la selva baja, la distribución de los árboles hospederos, en baja frecuencia en los sitios muestreados, proporciona una visión en forma de pequeñas islas de bromeliáceas epifitas en el interior de las selvas. En la selva baja, las fuentes de agua alternas como el rocío matinal puede aportar a las plantas cantidades importantes de humedad y esto puede deberse a su cercanía con el mar. Este aporte de humedad permite mayores posibilidades de supervivencia ante las condiciones estresantes de la temporada de sequía (Andrade, 2003; Martínez *et al.*, 1994). En el caso de la selva mediana, la cual se ubica en la parte central de la Península, el aporte de agua es principalmente por medio de la lluvia. También hay que considerar la edad madura de un ecosistema, ya que esto influye en la riqueza de especies. Goode y Allen (2008), reportan que sitios con etapas sucesionales tempranas presentaron mayores valores de diversidad y abundancia que los más conservados y maduros. Entonces, la perturbación que se observa en la selva baja siendo mayor que en la selva mediana, se convierte en un factor importante, que presenta cada sitio en donde las bromeliáceas epifitas son diversas y abundantes (Goode y Allen, 2008; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001).

Diversos estudios sugieren que la estratificación vertical está determinada por el gradiente microambiental del dosel (principalmente de luz, humedad y temperatura), así como la historia evolutiva de la epifita, debido a la adaptabilidad de las epifitas al medio circundante, lo que favorece su crecimiento y supervivencia, reflejando así la heterogeneidad en el dosel. La estratificación vertical de las bromeliáceas epifitas en las selvas del presente estudio fue similar, siendo las zonas intermedias IIa, IIb y III las más habitadas por las bromeliáceas epifitas, con mayor concentración de especies atmosféricas (tipo ecofisiológico V) y tanque (tipo ecofisiológico III y IV). Estas últimas son consideradas por Pittendrigh como especies tolerantes a la sombra. Este patrón es similar al encontrado en las selvas húmedas, pero debido a la altura de los árboles, son las zonas III y IV las de mayor riqueza y abundancia de especies, teniendo especies heliófitas en las partes altas del dosel y especies tolerantes a la sombra en el interior del dosel hasta el sotobosque (Krömer *et al.*, 2007; Kelly *et al.*, 2004; Johansson, 1974).





Entonces, si los sitios intermedios del dosel presentan mayor abundancia de epifitas, esperamos que presenten el microambiente más favorable para su crecimiento. Los resultados de microambiente para este estudio muestran un 37 % de FFF total en dicho estrato (*G. floribundum*) para la selva baja en la temporada de lluvias. El valor coincide con el intervalo de 30 -59 % descrito como óptimo por Cervantes *et al.* (2005). En ese trabajo registraron el mayor número de individuos de *T. brachycaulos*, presentando mayor crecimiento, desarrollo de inflorescencia y de rametos. En la selva mediana en los tres estratos el FFF no supera valores por encima del 23 %.

En cuanto al DPV en temporada de lluvia presentó los valores más bajos comparados con los de la temporada de sequía, para ambos sitios de estudio. Este patrón coincide con dos estudios realizados en una selva baja de la Península de Yucatán, uno se realizó con una cactácea epífita (Andrade *et al.*, 2006) y el otro con dos especies de bromeliáceas (una epífita y otra terrestre; González-Salvatierra, 2009), donde la temporada de lluvias presenta las condiciones propicias tanto de luz, humedad, temperatura y DPV bajos, los que favorecen el establecimiento y crecimiento de las bromeliáceas epifitas, en contraste con la temporada de sequía (Goode y Allen, 2009; González-Salvatierra, 2009; Andrade *et al.*, 2006).

Las bromeliáceas epifitas al ser un grupo con características xerófitas como la fotosíntesis CAM (presente en todas las especies hasta ahora descritas de selvas secas estacionales), poseen tricomas foliares de absorción que interceptan el agua, y alta capacidad de fotoprotección, pueden establecerse en todo el estrato vertical, ya sea en sitios de sombra como expuestos (Krömer *et al.*, 2007; Kelly *et al.*, 2004; Graham y Andrade, 2004; Martin, 1994). Al revisar estudios previos, podemos esperar que *T. recurvata* (atmosféricas con tipo V) y *T. fasciculata* (tanque con tipo IV) crezcan en sitios expuestos en el dosel ya que son consideradas especies heliófitas (Bernal *et al.*, 2005; Graham y Andrade, 2004; García-Suárez *et al.*, 2003; Johansson, 1974). En contraste, *A. bracteata* (tanque de mayor tamaño, tipo III) se ha reportado a pocos centímetros del suelo y en las bifurcaciones de ramas altas, ya que debido a su gran tamaño requiere un soporte adecuado (Hernández-Rosas, 2000). Una especie considerada más generalista es *T. brachycaulos* (atmosférica con tipo V) que se localiza en todo el estrato vertical, pero con una concentración mayor en las zonas intermedias, dicha distribución posiblemente se deba a su plasticidad fisiológica. Las especies *T. recurvata* y *T. schiedeana*



(atmosféricas con tipo V), forman individuos de poco tamaño con un crecimiento en macollos lo que les permite el establecimiento en ramas totalmente verticales, coincidiendo con diversos estudios basándose en la zonación *sensu* Johansson (Bernal *et al.*, 2005; García-Suárez *et al.*, 2003; Johansson, 1974).

Con lo anterior, se valida la hipótesis que en las selvas estacionales, el microambiente de luz, humedad y temperatura muestran intervalos óptimos en el estrato medio para el establecimiento de las epifitas. Sin embargo, no se encontró mayor abundancia de las especies tanque en el estrato superior, tal como se registra en trabajos anteriores de otros autores. En el presente estudio registramos a las bromeliáceas tanque en las zonas del tronco y en la parte inferior y media del dosel (Cuadro 5), zonas consideradas como sombreadas. En la selva mediana, las bromeliáceas atmosféricas como tanque se pueden localizar en casi todo el estrato vertical, con excepción de la parte más alta del dosel, concentrándose principalmente en las zonas intermedias (Cuadro 6). El hecho de no haber encontrado presencia de bromeliáceas epifitas en la zona V, puede deberse a una limitación en la dispersión, debido a que las semillas no llegan hasta esa zona. El patrón observado en ambos sitios de estudio es similar al reportado por Pittendrigh (1948) en cuyo caso las especies tanque se localizaban en sitios sombreados, habiendo sido especies menos tolerantes a la sequía y a sitios expuestos (Griffiths y Maxwell, 1999). Contrario a lo que reportan Graham y Andrade (2004) y Reyes-García *et al.* (2008), donde las especies tanque de una selva baja se localizaron en los estratos altos.

Una especie que puede considerarse generalista es *T. brachycaulos*. Esta bromeliácea epífita, es la especie más abundante en ambas selvas y se le encuentra en las cinco zonas *sensu* Johansson en frecuencias diferentes, además de ser una especie con una amplia distribución en los tipos de vegetación de la Península de Yucatán. A pesar de ser una especie CAM, diversos estudios resaltan que se le puede encontrar en sitios expuestos, pero con una exposición a alta radiación puede ocasionarle fotodaño (datos mostrados en el capítulo III; Cervantes *et al.*, 2005; Mondragón *et al.*, 2004b; Graham y Andrade; 2004; Johansson, 1974). El fotodaño también se observó en las bromeliáceas *T. elongata*, *T. fasciculata* y *A. bracterata* (tanque con tipo IV y III), *T. brachycaulos*, *T. balbisiana* y *T. recurvata* (atmosféricas con tipo V), siendo visible tanto en la coloración (más pálida) de las hojas y quemaduras desde puntos pequeños hasta en





la mayor parte de la hoja, principalmente en la temporada de sequía (Observación personal), cabe resaltar que la sequía que se presentó en el 2008 fue más severa que en años anteriores (Figura 1).

Un factor que también hay que considerar es la perturbación que presenta cada zona estudiada. Tanto el área de selva baja como de selva mediana son consideradas áreas turísticas, donde la perturbación es evidente. En ambos sitios de estudio se observó, que la mayor abundancia de epifitas se encuentra concentrada en parches a las orillas de los caminos, comparada con la encontrada en los cuadrantes establecidos en el interior de la selva, lo cual puede estar relacionado con la teoría del efecto de borde, lo que propicia diferentes ambientes microclimáticos en árboles más expuestos, los que concentran la mayor riqueza y abundancia de especies de bromeliáceas epifitas a las orillas de los caminos que en el interior de la selva (Goode y Allen, 2009; Wolf, 2005; López-Barrera, 2004).

## CONCLUSIONES

- Las características físicas y arquitectónicas de los árboles son importantes para ser potenciales hospederos de las bromeliáceas epifitas, principalmente aquellos con una conformación de dosel frondoso que proporcione sombra como *Phyllostylon brasiliense* y *Thouinia paucidentata*. Esas características, combinadas con la ubicación geográfica de los tipos de vegetación en la cual se establecen las bromeliáceas epifitas, las condiciones ambientales propias del lugar y la perturbación presente en dicho sitio pueden influir en la riqueza de especies y distribución de las bromeliáceas epifitas.
- Las bromeliáceas atmosféricas (tipo V) como las bromeliáceas tanque (tipo III y IV), pueden establecerse en sitios sombreados y expuestos en las zonas intermedias del estrato vertical, donde las condiciones de microambiente son las óptimas, siendo el estrato medio, el que proporcione dichas condiciones, tanto de luz como de déficit de presión de vapor. La temporada de lluvia presenta las condiciones menos estresantes para las bromeliáceas epifitas.
- La especificidad de las bromeliáceas epifitas hacia alguna especie arbórea en particular no se observó en los sitios de estudio, sino que se basa en ciertas especies que presenten características físicas y arquitectónicas similares, ejemplos de ello son *P. brasiliense* y *Luehea candida*, donde parece ser que el microambiente que proporcionan estas especies es más sombreado y favorable para las epifitas, si este se compara con el microambiente más expuesto que proporciona *Gymnopodium floribundum*.



**BIBLIOGRAFÍA**

- Acebey, A., Kessler, M., Maass, B. L. y Krömer, T. (2006). Aráceas y bromeliáceas de Bolivia, en: Botánica Económica de los Andes Centrales, Moraes, R.M., Øllgaard, B., Kvist, L.P., Borchsenius, F. y Balslev, H. (eds). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. pp. 434-448.
- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 479-488.
- Andrade, J.L., Rengifo, E., Ricalde, M.F., Simá, J.L., Cervera, J.C. y Vargas-Soto, G. (2006). Microambientes de luz, crecimiento y fotosíntesis de la pitahaya (*Hylocereus undatus*) en un agrosistema de Yucatán, México. *Agrociencia*, 40(6), 687-697.
- Bernal, R., Valverde, T. Y Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preferente of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238-1247.
- Carrascal, L.M. y Tellería, J.L. (1989). Comportamiento de búsqueda del alimento y selección de especies arbóreas: análisis con el agateador común (*Certhia brachydactyla*) durante el invierno. *Ardeola*, 36(2), 149-160.
- Cascante-Marín, A., Wolfa, J.H.D., Oostermeijera, J.G.B., den Nijsa, J.C.M., Sanahujab, O., Durán-Apuy, A. (2006). Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology*, 7(6), 520-532.
- Cervantes, S.E., Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179(1), 107-118.
- Cogliatti-Carvalho, L. y Rocha, C.F.D. (2001). Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica. São Paulo*. 24(4), 389-394.
- Flores, J.S. (1983). Vegetación insular de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 45, 23-37.
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V. y Serrano, H. (2003). Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlan Valley, Puebla, México. *Plant ecology*, 166(2), 207-215.
- Gentry, A.H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15, 1-84.
- Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 99(5), 699-706.
- 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(1), 15-23.



- González-Salvatierra, C. (2009). Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 141 p.
- González-Salvatierra, C., Andrade, J.L., Escalante-Erosa, F., García-Sosa, K., Peña-Rodríguez, L.M. (2010). Antioxidant content in two CAM bromeliad species as a response to seasonal light changes in a tropical dry deciduous forest. *Journal of Plant Physiology*, 167(10), 792-799.
- Goode, L.K. y Allen, M.F. (2008). The impacts of Hurricane Wilma on the epiphytes of El Edén Ecological Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 135(3), 377-387.
- Goode, L.K. y Allen, M.F. (2009). Seed germination conditions and implications for establishment of fan epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology*, 204(2), 179-188.
- Hietz, P., Ausserer, J. y Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 177-191.
- Hernández-Rosas, J.I. (2000). Patrones de distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los fororitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 20(3), 43-60.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59, 1-136.
- Kaxil Kiuic, (2005). Reserva Biocultural Helen Moyers. [Online] (Actualizado 2005). Disponible en: [http://www.kiuic.org/spanish\\_f/reserva.htm](http://www.kiuic.org/spanish_f/reserva.htm). [Acceso: 5 enero 2009].
- Kelly, D.L., O'Donovan, G., Feehan, J., Murphy, S., Drangeid, S.O. y Marcano-Berti, L. (2004). The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology*, 20(6), 643-666.
- Krömer, T., Michael Kessler, M. y Gradstein, S.R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189(2), 261-278.
- Linares, J.R. y Fandiño, M.C.O. (2009). Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 33(126), 5-15.
- López-Barrera, F. (2004). Estructura y función en bordes de un bosque. *Revista Ecosistemas*, 13(1), 67-80.
- Lott, E.J. y Atkinson, T.A. (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco, en: *Historia Natural de Chamela*, Noguera, F.A., Vega-Rivera, J.H., García-Aldrete, A.N. y Quesada-Avedaño, M. (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 83 - 98.
- Margalef, R. y Gutiérrez, E. (1983). How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. *The American Naturalist*, 121(5), 601-607.





- Martínez, M.L., Moreno-Casasola, P. y Rincón, E. (1994). Sobrevivencia y crecimiento de plántulas de un arbusto endémico de dunas costeras ante condiciones de sequía. *Acta Botánica Mexicana*, 26, 53 – 62.
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M.A. y Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2069-2086.
- Martin, C.E. (1994). Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Botanical Review*, 60(1), 1–82.
- Mondragón, D.M.C., Duran, R. Ramírez, I, y Valverde, T. (2004a). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189-200.
- Mondragón, D.M.C., Calvo-Irabien, L.M. y Benzing, D.H. (2004b). The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1), 97-104.
- Paine, C.E.T. (2007). Ecological factors affecting the diversity of tropical tree seedlings. Doctoral Thesis. Department of Biological Sciences. Louisiana State University. 122 p.
- Pittendrigh, C.S. (1948). The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution*, 2(1), 58-89.
- Ramírez, I. Carnevali, G. y Chi, F. (2004). Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica, A.C., Mérida. 124 p.
- Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincón, E. y Huante, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2), 168–175.
- Ricklefs, R.E. (2000). *The Economy of Nature*. W.H. Freeman and company, 5<sup>th</sup> edition. New York. 550 p.
- Rudas, A. (2006). Análisis de los datos de la vegetación. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. 3 p.
- Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente (SEDUMA). (2002). Dirección de Conservación de la Biodiversidad. Parque Nacional Dzibilchaltún. Ficha Técnica. Gobierno del Estado de Yucatán.
- Thien, L.B., Bradburn, A.S. y Welden, A.L. (1982). The woody vegetation of Dzibilchaltun a maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. Occasional paper 5.
- Wolf, J.H.D. (2005). The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management*, 212(3), 376-393.
- Yam, O.U. (2008). Relación suelo-vegetación en parcelas de diferente edad sucesional en la Reserva Kaxil-kiuc. Tesis de Licenciatura. Instituto tecnológico de Conkal - CICY. Conkal, Yucatán, México. 66 p.

### **CAPÍTULO III**

## **PERMANENCIA Y CRECIMIENTO DE LA COMUNIDAD DE BROMELIÁCEAS EPIFITAS EN DOS SELVAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN**

### **INTRODUCCIÓN**

#### **PERMANENCIA DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS.**

Se sabe poco sobre la comunidad vegetal en los bosques tropicales, y aun menos sobre el estado poblacional de las epifitas y el efecto que las condiciones ambientales puedan tener en ella. La permanencia de las poblaciones epifitas en los bosques tropicales se ve amenazada por la continua reducción y fragmentación de su hábitat natural (Cascante, 2006; Hernández-Rosas, 2000). La permanencia de las bromeliáceas epifitas, al igual que en otros grupos vegetales, está influenciada por diversos factores. Sin dejar a un lado la influencia de las condiciones ambientales en la diferenciación de nicho (Capítulo II), hay que considerar el efecto de la dispersión, entendido como el número de semillas disponibles para tal efecto y la viabilidad de las semillas para germinar en un determinado estrato en el árbol hospedero (Paine, 2007).

En el estudio demográfico de, la bromeliácea epifita *T. brachycaulos* en una selva decidua, se demostró que las plántulas son el estadio más sensible a las condiciones ambientales estacionales, ya que al disminuir la precipitación también disminuye el establecimiento de la epifita (Mondragón *et al*, 2004). Durante la sequía los individuos adultos de *T. brachycaulos* fueron propensos a la caída o la rotura de las ramas en las que estaban establecidos.

Ante esto, los pronósticos del cambio climático global sobre la estacionalidad que presentan las selvas tropicales serán de sequías más largas y períodos cortos de lluvia (Karl *et al.*, 1997), esta variación climática puede traer repercusiones importantes en la permanencia de este gremio. Por ello, es importante llevar a cabo censos que permitan aportar más información sobre una o varias especies, para entender la sensibilidad ante los efectos del cambio climático.





## FISIOLOGÍA ECOLÓGICA DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Las bromeliáceas epifitas exhiben caracteres morfológicos y fisiológicos para absorber el agua en los pulsos de precipitación, como lo son una cutícula gruesa, un mesófilo con diferenciación en la hipodermis y el clorénquima, estomas de tamaño pequeño y en poca densidad, y una densa cubierta de tricomas (Reyes y Griffiths, 2009; Zotz y Hietz, 2001), y la fotosíntesis CAM que le proporciona diferentes respuestas ante ciertas condiciones ambientales (Andrade *et al.*, 2007; Nobel, 1991).

En una revisión, de un total de 73 especies de bromeliáceas epifitas 120 (69%) exhiben la fotosíntesis CAM (o C<sub>3</sub>-CAM; Martin 1994). Las plantas CAM son consideradas plantas extremófilas por desarrollarse en hábitats con poca o escasa disponibilidad de agua o CO<sub>2</sub>. Este tipo de metabolismo es considerado por muchos investigadores como una forma evolutiva de las especies para economizar el uso del agua, ante las condiciones extremas del ambiente (Andrade *et al.*, 2007; Nobel, 1991). Por ejemplo, las bromeliáceas C<sub>3</sub> tienden a ocupar sitios sombreados y hábitats menos estresantes, las especies CAM se presentan en frecuencias altas en hábitats más áridos, y las especies intermedias C<sub>3</sub>-CAM exhiben la ruta C<sub>3</sub> ante condiciones de buena irrigación pero ante condiciones de sequía presentan la ruta CAM (Martin, 1994; Griffiths *et al.*, 1983).

## EFFECTO DE LA LUZ EN LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

El nivel de irradiación es un factor ecológico importante que influye en el crecimiento de la planta. Las plantas responden a diferentes niveles de irradiación a través de su adaptación genética y de su aclimatación fenotípica (Lambers *et al.*, 1998). Por tanto, en el estrato vertical se pueden distinguir especies que sean “expuestas” localizadas en la parte alta del dosel, las de “sol” establecidas en el interior del dosel y las “tolerantes a la sombra” ubicadas en sitios con requerimientos de alta humedad en la parte baja del dosel y el sotobosque (Pittendrigh, 1948). Cada grupo de especie se caracteriza por tener propiedades morfológicas y adaptaciones fisiológicas a diferentes niveles de luz, aporte de agua y nutrimentos (Griffiths y Maxwell, 1999). Algunas de las adaptaciones para evitar el estrés ante altas intensidades de luz, son el movimiento de los cloroplastos, de la hoja (incluyen ángulos de 90° en la parte superior del dosel), el aumento de albedo, y la fotoinhibición (Théry, 2001; Lambers *et al.*, 1998).

## CRECIMIENTO EN LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

El crecimiento de la planta se basa en el incremento de biomasa. Las bromeliáceas epifitas se desarrollan y crecen en hábitats con pocos nutrimentos y pronunciadas sequías, por lo que este es lento. Algunas especies como *Tillandsia circinnata* requieren de 8 a 10 años para alcanzar un tamaño reproductivo (Schmidt y Zotz, 2002). En general las plantas CAM son de lento crecimiento, ya que debido a su ambiente, la asignación de recursos es en primera instancia para supervivencia y en segundo término para crecimiento (Lambers *et al.*, 1998).

Para mantener unas tasas de crecimiento constantes, es indispensable el buen funcionamiento del aparato fotosintético y esto se puede evaluar a través de la eficiencia fotosintética del fotosistema II. La eficiencia fotosintética está dada por la energía absorbida por las moléculas de clorofila que es dirigida a tres rutas: fotosíntesis, disipación como calor y reemitida como luz (fluorescencia). Estos procesos ocurren en competencia, por lo que la eficiencia de uno repercute en el decremento de la eficiencia de los otros dos (Maxwell y Johnson, 2000). Para medir esta eficiencia, se registra la diferencia entre la fluorescencia de la clorofila bajo luz tenue y tras un pulso rápido de luz saturante. La diferencia de fluorescencia nos dará la máxima capacidad de uso de luz en los fotosistemas. Al tomar estas mediciones antes del amanecer, se puede inferir si la planta se encuentra fotoestresada (valores debajo de 0.75) o no, debido a que la eficiencia máxima cuántica del fotosistema II se correlaciona con los centros de reacción (constituidos por la molécula de clorofila  $\alpha$  y el aceptor primario de electrones). En ellos la excitación se convierte en una separación de cargas -quedando la clorofila  $\alpha$  oxidada-, y que conduce el flujo de electrones entre el PSII al PSI a través del complejo de citocromo (González-Moreno *et al.*, 2008; Szabó *et al.*, 2005; Maxwell y Johnson, 2000). Si medimos la eficiencia durante el día y la multiplicamos por la luz incidente más coeficientes de extinción, podemos obtener la tasa de transporte de electrones.

Con base a lo descrito previamente, las preguntas a responder son: ¿Cómo se verá afectado el crecimiento de las bromeliáceas epifitas ubicadas en sitios expuestos en comparación con sitios sombreados? ¿Cuál será el estado del aparato fotosintético ante





diferentes intensidades de luz y cómo esto puede afectar en su permanencia en el sistema? Para contestar lo anterior, fueron desarrollados los siguientes rubros:

## OBJETIVOS

- Evaluar la permanencia de las bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio en dos años sucesivos (2009 y 2010).
- Analizar la tasa de crecimiento relativo (RGR) de tres especies de bromeliáceas epifitas bajo dos condiciones de luz (expuestas y sombreadas) en el vivero del Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Indagar qué especies son más sensibles al exceso de luz y a las condiciones de sequía extremas, tanto en condiciones naturales como bajo condiciones experimentales.

## HIPÓTESIS

- La permanencia de las bromeliáceas epifitas respecto con el microambiente que ofrecen los árboles hospederos, es en gran parte resultado de la combinación de sus caracteres morfológicos y fisiológicos.
- Las bromeliáceas epifitas se ubican en sitios sombreados y expuestos en su ambiente natural (selva baja caducifolia), pero crecen mejor en un rango de 30 a 59 % de radiación solar. Entonces, la exposición cerca del 100% de radiación solar (sitios expuestos) reducirá la tasa de crecimiento relativo y eficiencia máxima del fotosistema II en tres especies de bromeliáceas epifitas atmosféricas comparadas con aquellas expuestas al 60 % de radiación (sitios sombreados).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### MEDICIÓN DE LA PERMANENCIA DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Durante los años 2009 y 2010 se realizaron censos anuales en dos selvas: selva baja caducifolia (12 cuadrantes) y selva mediana subcaducifolia (93 cuadrantes). La metodología fue descrita en el capítulo II. Todos los árboles fueron marcados dentro de los cuadrantes y se registraron de nuevo las alturas de las epifitas en el subsecuente muestreo. El primer censo se realizó en enero-febrero de 2009 para la selva baja y julio para la selva mediana. El segundo censo se realizó en el 2010, en abril para la selva baja y mayo para la selva mediana.

Del total de individuos muestreados, en ambos sitios, se consideraron los individuos adultos por ser los menos propensos a perecer por factores como caída, depredación o condiciones ambientales como ocurre en las plántulas.

### EXPERIMENTO EN EL VIVERO

#### TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO

Para obtener la tasa de crecimiento relativo (RGR, por las siglas del inglés "relative growth rate") de tres especies de bromeliáceas epifitas en dos tratamientos de luz (sombra, 60 % FFF y expuestas 100 % FFF) se siguió el diseño experimental de Zotz y Asshoff (2009), para ello se colectaron 15 individuos de *T. brachycaulos*, *T. recurvata* y *T. schiedeana* de la selva baja caducifolia. En laboratorio fueron limpiadas de restos de materia orgánica y pesadas, para su posterior aclimatación de cuatro semanas bajo sombra (apertura de malla sombra 40 %) y con irrigación diaria por la tarde. El experimento duró tres meses, con la primera medición el 16 de enero y la última medición el 16 de marzo de 2010.

Al concluir la aclimatación, se obtuvo una muestra inicial de 5 individuos por especie, se pesaron para obtener el peso fresco ( $W_F$ , por sus siglas en inglés "fresh weight") y posteriormente se secaron a 60 °C durante 3 días para obtener el peso seco ( $W_D$ , dry weight), con ello se estableció la correlación inicial entre el  $W_F$  y el  $W_D$  ( $R^2 = 0.95 - 0.99$ , dependiendo de la especie). Cada tratamiento presentó replicas de 5 individuos por especie. Desde el inicio del experimento, mensualmente se pesaron y cuantificaron el





número de hojas de cada individuo. Para *T. schiedeana* y *T. recurvata* que forman macollos, cada macollo fue considerado como un individuo para el análisis.

El concepto central de la tasa de crecimiento relativo, que se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo, se describe en la siguiente fórmula:

$$\text{RGR} = (\ln W_{D \text{ final}} - \ln W_{D \text{ inicial}}) / \Delta t$$

donde,  $\Delta t$  es la duración del experimento en días. El  $W_{D \text{ inicial}}$  fue estimado de la medida de peso fresco usando la estrecha correlación entre el peso fresco y el peso seco. El  $W_{D \text{ final}}$  fue directamente determinado gravimetricamente.

En pocos casos, hubo desarrollo de nuevas raíces durante el experimento. Para la determinación del área foliar ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) se utilizó un Medidor de área foliar Li-COR LI-3100 (Nebraska, Estados Unidos). Las plantas de *T. brachycaulos* fueron deshojadas, mientras que en *T. recurvata* y *T. schiedeana*, se midió el macollo completo, separando los individuos. El peso en gramos (g) se obtuvo con una balanza analítica (Mettler Toledo, España).

Para calcular los componentes de la RGR necesarios para el análisis de crecimiento, las hojas, raíces y tallos fueron secados por separado. Los componentes son: razón o relación de área foliar (LAR del inglés "leaf area ratio",  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ), y la tasa de asimilación neta (NAR, del inglés "net assimilation rate",  $\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$ ). La variación en NAR, definida como el incremento en la biomasa de la planta por unidad de área foliar, refleja el balance entre la fotosíntesis foliar y la pérdida por respiración. LAR, es el área foliar por unidad de peso de la plantas, y el área foliar específica (SLA, del inglés "specific leaf area",  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ) es el área foliar por unidad de peso de las hojas.

## MEDICIÓN DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA

Los tratamientos establecidos, sirvieron para evaluar cómo se encontraban las plantas ante dos condiciones de luz durante el experimento, siendo que en condiciones naturales, las tres especies pueden observarse en condiciones expuestas y de sombra. Para ello se midió la fluorescencia de la clorofila con el uso del fluorómetro MONITORING-PAM walz (Effeltrich, Alemania), se llevaron a cabo dos mediciones, semana 1 (días iniciales) y semana 8 (días finales) de dicho experimento.

Entre los parámetros a medir están la eficiencia fotosintética del fotosistema II, que representa la eficiencia con la cual los electrones son procesados en la fotosíntesis por cantidad de luz absorbida y se registra antes del amanecer. Esta se expresa como la relación  $F_v/F_m$ , donde  $F_v$  es la fluorescencia variable y  $F_m$  la fluorescencia máxima cuando una planta está adaptada a condiciones de luz (Sanclemente y Peña, 2008). Los valores de  $F_v/F_m$  en plantas pre-ajustadas a la oscuridad reflejan la eficiencia potencial cuántica del Fotosistema II 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 este dato se observa en plantas sometidas a estrés y pueden ser asociados a fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000). Los parámetros relacionados a la fluorescencia son: la disipación no fotoquímica (NPQ), el rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) y la tasa de transporte de electrones (ETR).

Para medir la fluorescencia fueron seleccionados al azar tres individuos por especie. Se programó el fluorómetro MONITORING-PAM para que el registro de datos se hiciera cada 30 minutos, durante 72 horas. El registro diurno y nocturno, proporcionó datos de pre-alba de  $F_v/F_m$  entre las 5:00 y las 6:00 am cuando las plantas están terminando el período de oscuridad y los fotosistemas no se encuentran saturados de luz ("abiertos"), y de esta forma poder determinar la fotoinhibición en las plantas.

## ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para saber si las diferencias en la tasa de crecimiento relativo y en la fluorescencia entre los tratamientos y las especies de bromeliáceas epifitas eran significativas, se realizaron ANOVAs factoriales. Para los posibles efectos de SLA, NAR y LAR con la RGR se realizó una regresión lineal. Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA 7.





## RESULTADOS

Para contestar las preguntas ¿Cómo se verá afectado el crecimiento de las bromeliáceas epifitas ubicadas en sitios expuestos en comparación con sitios sombreados? ¿Cuál será el estado del aparato fotosintético ante diferentes intensidades de luz y cómo esto puede afectar en su permanencia en el sistema? primero debemos conocer el estado actual de la comunidad de bromeliáceas epifitas en ambos sitios de estudio.

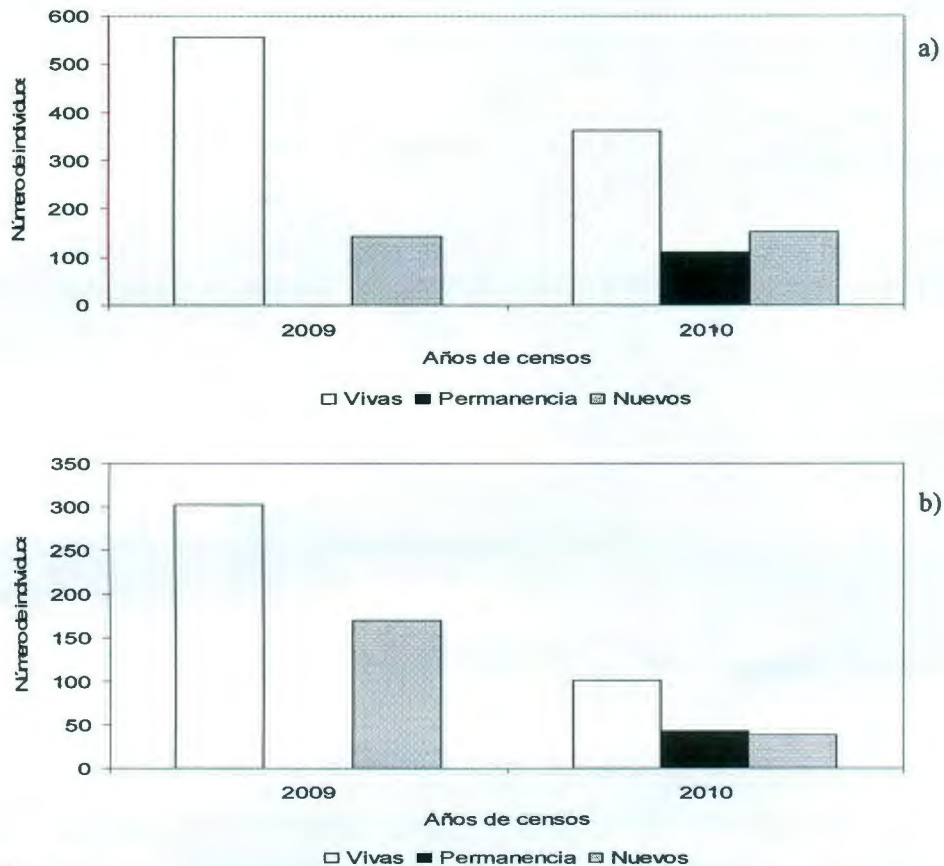
### PERMANENCIA DE LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

La permanencia de las bromeliáceas epifitas en los sistemas tropicales se ve afectada por las perturbaciones naturales o antropogénicas. La realización de censos anuales proporciona información sobre su distribución y riqueza de especies. Cabe resaltar que en ambos sitios de estudio, estos censos se pueden considerar como los primeros, al menos para el gremio de las bromeliáceas epifitas.

En el primer censo realizado en la selva baja en el 2009, se registraron 555 individuos, incluidos adultos, plántulas y rametos (Figura 15a) representado en ocho especies de bromeliáceas. En el segundo censo (2010), realizado en los cuadrantes permanentes establecidos, el número se redujo registrándose 361 individuos (Figura 15a), encontrándose nuevamente 8 especies.

En el censo realizado en el 2009 para la selva mediana, a pesar de ser un área más extensa que el área de la selva baja (incluida el área muestreada 93 vs. 12), para esta área se registraron 196 individuos (Figura 15b) representadas en cinco especies de bromeliáceas epifitas. En el segundo censo (2010), el número se redujo registrándose 101 individuos (Figura 15b), en el mismo número de especies de bromeliáceas epifitas del censo anterior.

Todas las bromeliáceas epifitas reportadas y que permanecieron de un año a otro presentaron diferencias en la frecuencia de sus individuos adultos. Cabe resaltar que la bromeliácea *T. brachycaulos* es la especie que más abunda y de la cual más individuos se mantuvieron de un censo a otro, comparado con las otras especies registradas en ambos sitios (Cuadro 7 y 8).



**Figura 15.** Representación de los censos anuales en la selva baja caducifolia (a) y selva mediana subcaducifolia (b). Datos expresados en número de individuos encontrados en cada sitio de estudio en cada año de muestreo. Vivas son los individuos adultos muestreados (barra blanca); Permanencia son los individuos adultos que permanecieron de un año al otro (barra gris); Nuevos, se consideraron a los individuos en estadio de plántula y juveniles (< a 8 cm de altura; barra negra).

De las bromeliáceas adultas que permanecieron del año 2009 al año 2010, se detalla que para la selva baja se reporta el 30.2 % ( $n = 109$ ) de individuos adultos (Cuadro 7), mientras que para la selva mediana se reporta el 42.6 % ( $n = 43$ ) de individuos adultos (Cuadro 8). Cabe mencionar que para esta selva, los individuos de *A. bracteata* no se encontró evidencia de ellos en el segundo censo.



**Cuadro 7.** Representación de los censos 2009 y 2010 en la selva baja caducifolia, datos expresados en valores totales (porcentaje de individuos) para cada año.

Bromeliácea epífita	2009		2010		
	Vivas	Nuevas	Vivas	Permanecen	Nuevas
<i>A. bracteata</i>	8 (1.4)	---	16 (4.4)	5 (1.4)	---
<i>T. balbisiana</i>	9 (1.6)	5 (0.9)	7 (1.9)	4 (1.1)	3 (0.8)
<i>T. brachycaulos</i>	286 (51.5)	124 (22.3)	138 (38.2)	80 (22.2)	92 (25.5)
<i>T. elongata</i>	9 (1.6)	4 (0.7)	8 (2.2)	7 (1.9)	3 (0.8)
<i>T. fasciculata</i>	5 (0.9)	---	15 (4.2)	5 (1.4)	---
<i>T. paucifolia</i>	1 (0.2)	41 (7.4)	2 (0.6)	1 (0.3)	54 (15.0)
<i>T. recurvata</i>	26 (4.7)	17 (3.1)	18 (5.0)	2 (0.6)	---
<i>T. schiedeana</i>	20 (3.6)	---	5 (1.4)	5 (1.4)	---
Valor (Porcentaje) total por rubro	364 (65.6)	191 (34.4)	209 (57.9)	109 (30.2)	152 (42.1)

Vivas: Individuos adultos muestreados.

Permanencia: Individuos adultos que permanecieron de un año al otro.

Nuevas: Se consideraron a los individuos en estadio de plántula y juveniles, < a 8 cm de altura.

El reclutamiento de plántulas es dependiente de la dispersión de los adultos, y la germinación y supervivencia de la plántula (Paine, 2007). En los años de medición, se observó que existe reclutamiento en las bromeliáceas epifitas, considerando plántulas a aquellos individuos con tamaño >0.4 a 4.9 cm de acuerdo con el método de Mondragón *et al.*, (2004), siendo éste un número considerable de individuos que a futuro pueden incrementar la abundancia de especies en ambos sitios de muestreo.

Considerando el segundo censo (2010), el reclutamiento actual de plántulas de las bromeliáceas epifitas varía en frecuencia. En la selva baja el reclutamiento actual es representado por el 42.1% (n = 152) de bromeliáceas epifitas comparado con el año anterior que represento el 34.4 % (n = 191; Cuadro 7). En la selva mediana el reclutamiento actual es representado por el 37.6 % (n = 38) de bromeliáceas epifitas comparado con el año anterior que represento el 55.1 % (n = 108; Cuadro 8). Así como en las bromeliáceas epifitas adultos, en las plántulas se observa el mismo patrón, donde *T. brachycaulos* es la especie más abundante, para ambos sitios (Cuadro 7 y 8).

**Cuadro 8.** Representación de los censos 2009 y 2010 en la selva mediana subcaducifolia, datos expresados en valores totales (porcentaje de individuos) para cada año.

Bromeliácea epifita	2009		2010		
	Vivas	Nuevas	Vivas	Permanecen	Nuevas
<i>A. bracteata</i>	4 (2.0)	---	2 (2.0)	---	---
<i>T. balbisiana</i>	1 (0.5)	---	1 (1.0)	1 (1.0)	---
<i>T. brachycaulos</i>	73 (37.2)	82 (41.8)	52 (51.5)	35 (34.7)	34 (33.7)
<i>T. elongata</i>	8 (4.1)	5 (2.6)	7 (6.9)	6 (5.9)	---
<i>T. fasciculata</i>	2 (1.0)	21 (10.7)	1 (1.0)	1 (1.0)	4 (4.0)
Valor (Porcentaje) total por rubro	88 (44.9)	108 (55.1)	63 (62.4)	43 (42.6)	38 (37.6)

Vivas: Individuos adultos muestreados.

Permanencia: Individuos adultos que permanecieron de un año al otro.

Nuevas: Se consideraron a los individuos en estadio de plántula y juveniles, < a 8 cm de altura.

La reproducción vegetativa (rametos) que presentan algunas especies de bromeliáceas epifitas, puede ser un aporte considerable en la permanencia de éstas. En la selva baja podemos encontrar  $3.5 \pm 1.8$  individuos clonales ( $n = 96$ , datos expresados en promedio  $\pm$  ES) junto a la planta madre de cuatro especies de bromeliáceas epifitas (*A. bracteata*, *T. balbisiana*, *T. brachycaulos*, *T. paucifolia*) en un árbol hospedero, mientras que en la selva mediana hay  $1.9 \pm 0.1$  individuos clonales ( $n = 23$ ) junto a la planta madre para dos especies de bromeliáceas epifitas (*A. bracteata* y *T. brachycaulos*) en un árbol hospedero.

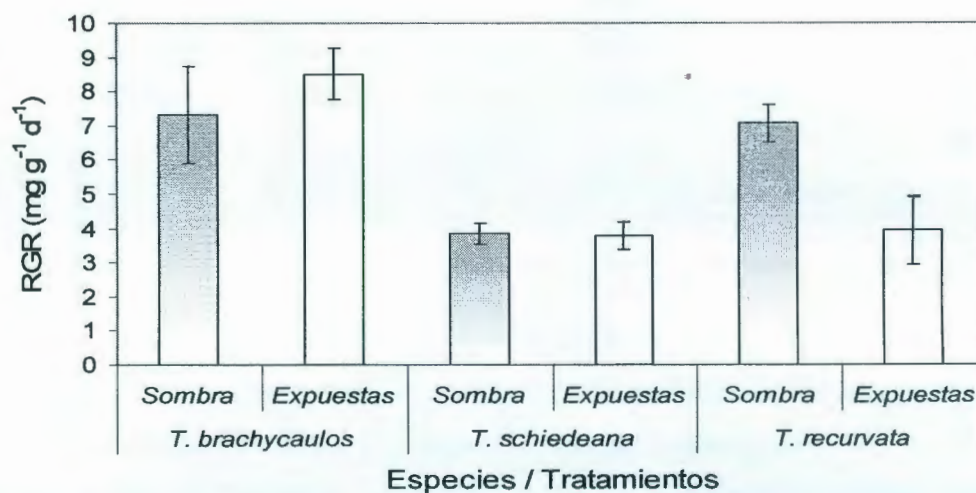
## CRECIMIENTO RELATIVO EN LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Entonces, ¿Cómo se verá afectado el crecimiento de las bromeliáceas epifitas ubicadas en sitios expuestos en comparación con sitios sombreados? ¿Cuál será el estado del aparato fotosintético ante diferentes intensidades de luz y cómo esto puede afectar en su permanencia en el sistema? para ello se llevó a cabo un experimento de crecimiento con tres especies de bromeliáceas epifitas.

De las dos condiciones de luz, las bromeliáceas epifitas ubicadas en el tratamiento expuesto (100 % FFF), los individuos de *T. brachycaulos* presentaron las mayores tasas de crecimiento con  $8.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  ( $n = 6$ ; Figura 16). Solamente *T. recurvata* mostró



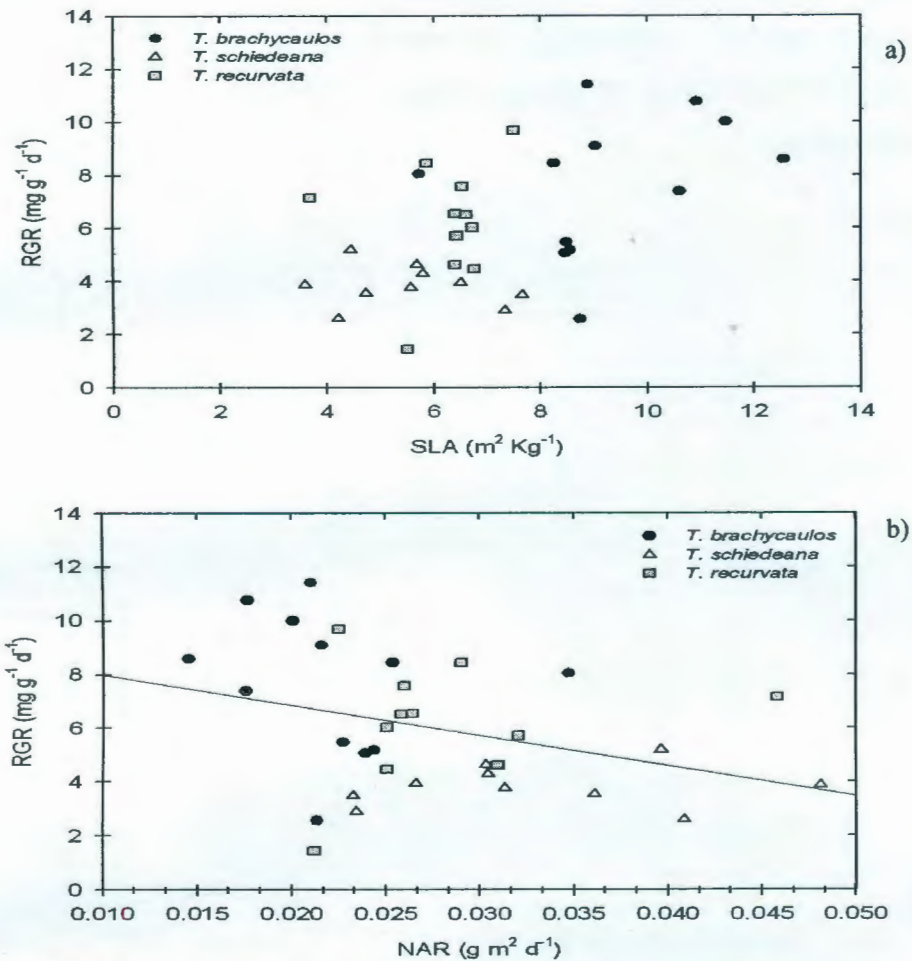
diferencias estadísticamente significativas en su crecimiento, en respuesta a los tratamientos de luz ( $P < 0.05$ ), siendo menor en las plantas expuestas. Cabe mencionar que en el transcurso del experimento hubo pérdidas considerables de individuos de *T. recurvata* ( $n = 3$ ), de ahí una baja tasa de crecimiento comparada con el tratamiento de sombra (Figura 16).



**Figura 16.** Tasa de crecimiento relativo de tres especies de bromeliáceas epifitas en dos tratamientos de luz: sombra (60 % FFF) y expuestas (100 % FFF). Datos expresados en promedio  $\pm$  ES ( $n = 3-6$ ).

Las bromeliáceas epifitas *T. schiedeana* y *T. recurvata* forman macollos, y siendo especies nebulofitas (hojas delgadas y en forma de aguja) presentan una superficie foliar menor, por el contrario *T. brachycaulos*, presenta una superficie foliar mayor en la que incide la luz (Figura 17a), sin embargo, presenta valores bajos en NAR (Figura 17b), siendo menores a los presentados por *T. schiedeana* y *T. recurvata*.

Los análisis de los componentes LAR, SLA y NAR mostraron un efecto estadístico significativo en relación a la tasa de crecimiento relativo, cuando se evaluaron por separado (Figura 16). Entre especies, *T. brachycaulos* mostró valores altos en LAR y SLA en tanto que los valores altos para la NAR corresponden a *T. schiedeana* (Figura 17b).



**Figura 17.** Tasas de crecimiento relativo (RGR) de tres especies de bromeliáceas epifitas como una función del área foliar específica (SLA; a) y la tasa de asimilación neta (NAR; b).

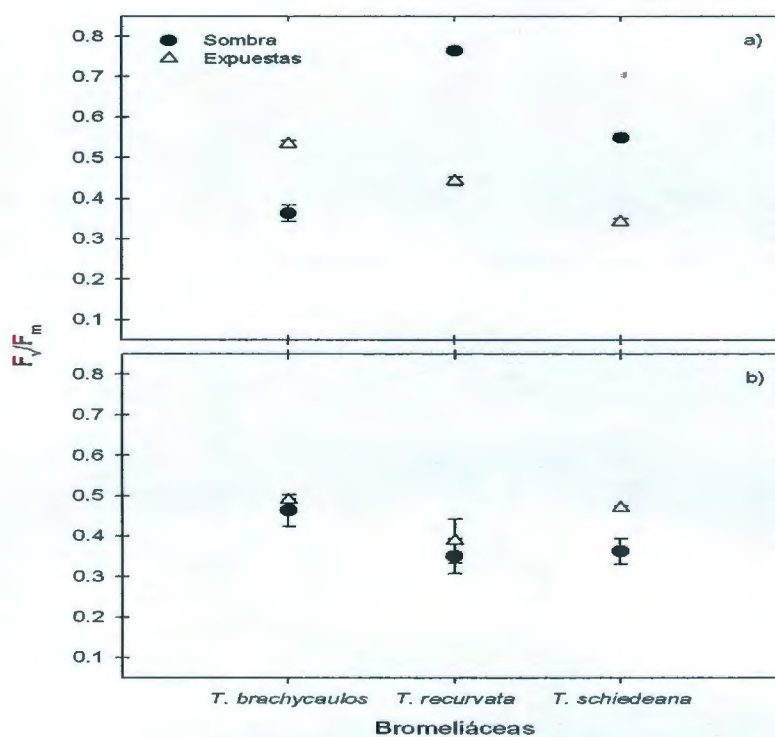
## EFICIENCIA DEL FOTOSISTEMA II EN LAS BROMELIÁCEAS EPIFITAS

Los valores de la eficiencia fotosintética que presentan las tres especies en ambos tratamientos fueron bajos, indicativos de fotoinhibición (Figura 18), con excepción de *T. recurvata* durante el tratamiento sombra que presentó un valor de 0.77 en  $F_v/F_m$  en la semana 1 en el tratamiento de sombra ( $P < 0.05$ ; Figura 18a). En la semana 8 para ambos tratamientos, se presentaron valores de  $F_v/F_m$  por debajo de 0.5 en las tres especies (Figura 18b), indicando que no hubo recuperación durante la noche en la



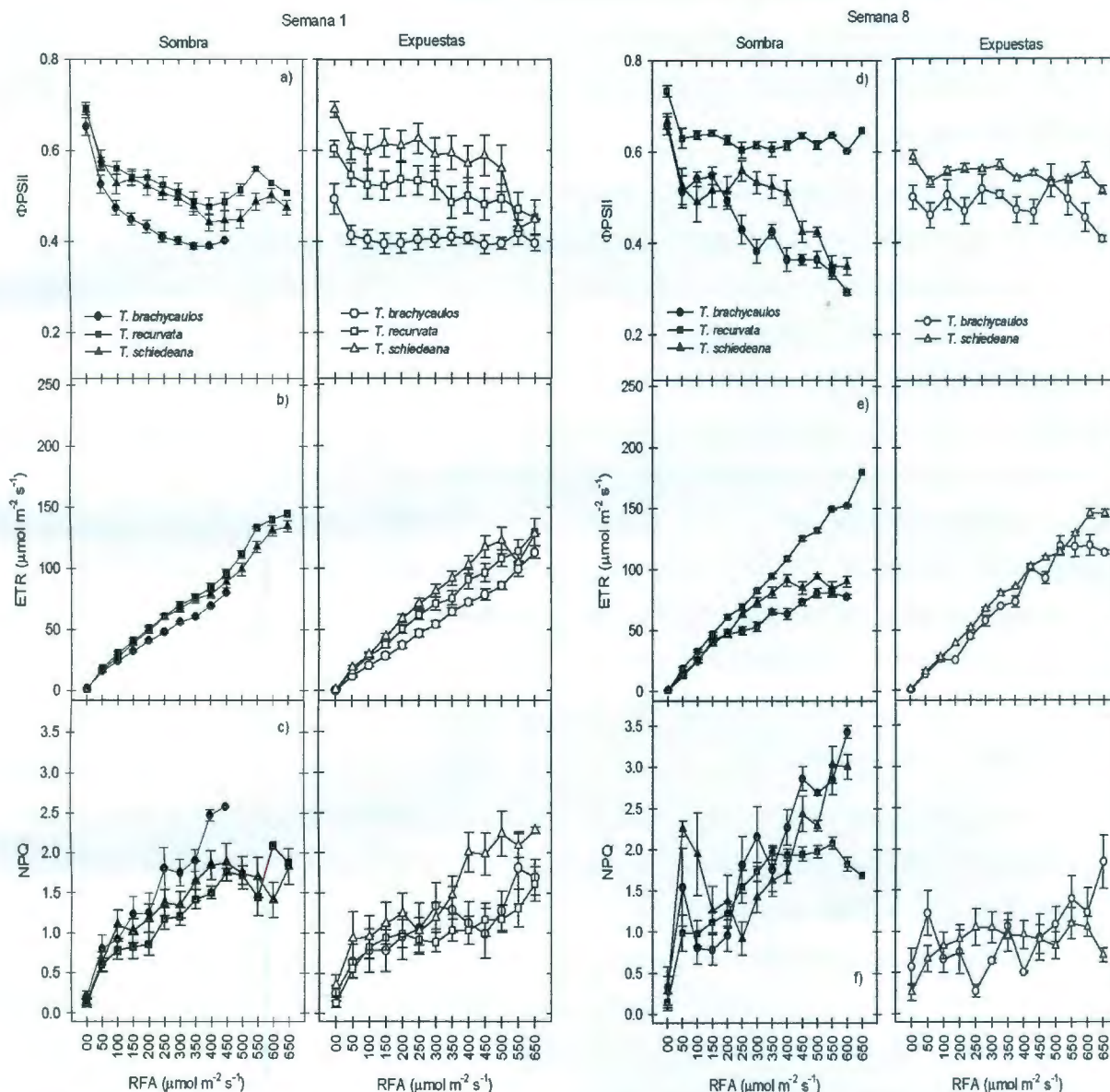


eficiencia del fotosistema II. El ANOVA mostró diferencias significativas entre las tres especies de bromeliáceas, siendo *T. recurvata* y *T. schiedeana* en el tratamiento de sombra y en la semana 1 diferentes estadísticamente a *T. brachycaulos* ( $P < 0.05$ ) mientras que en la semana 8, estadísticamente no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos.



**Figura 18.** Fluorescencia máxima del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) de tres especies de bromeliáceas epifitas en dos tratamientos de luz en prealba y en dos tiempos: semana 1 (a) y semana 8 (b). Datos expresados en promedio  $\pm$  ES ( $n = 3$ ).

Para determinar cómo la radiación ( $FFF \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) afecta la capacidad fotosintética en ambos tratamientos se evaluaron los parámetros de fluorescencia de la clorofila: rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), tasa de transporte de electrones (ETR) y la disipación no fotoquímica (NPQ).



**Figura 19.** Parámetros de la fluorescencia de la clorofila de tres especies de bromeliáceas epifitas bajo dos tratamientos de luz: sombra y expuestas. Se muestran los patrones de la eficiencia fotosintética ( $\Phi$ PSII; a y d), la tasa de transporte de electrones (ETR; b y e) y la eficiencia no fotoquímica (NPQ; c y f), en la semana 1 y semana 8 del experimento. Datos expresados en promedio  $\pm$  ES ( $n = 3$ ).

En la semana 1 el  $\Phi$ PSII de las tres especies se mantuvo conforme aumento el RFA tanto en sombra como en expuestas (Figura 19a), mientras que en la semana 8 el  $\Phi$ PSII disminuyó en *T. schiedeana* y *T. brachycaulos* en sombra (Figura 19d). Para estas



dos especies en condiciones expuestas el  $\Phi$ PSII se mantuvo en un intervalo de 0.4 - 0.6. *T. recurvata* mantuvo altos sus valores de  $\Phi$ PSII cuando se encontraba en sombra y es significativamente diferente al tratamiento de expuestas ( $P < 0.05$ ; Figura 19a), mientras que las plantas expuestas no registraron actividad, por lo que dichos valores no se muestran en la gráfica (Figura 19d).

La tasa de transporte de electrones (ETR) en la semana 1 tanto en el tratamiento de sombra como en el de expuestas fue incrementando conforme aumentó el FFF (Figura 19b y 19e), alcanzando el punto de saturación a la luz en  $\sim 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con una ETR de  $139 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *T. recurvata* y  $130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *T. schiedeana* en el tratamiento de sombra. En las plantas expuestas el punto de saturación a la luz se alcanza en  $\sim 900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con una ETR entre los  $155$  y  $178 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 19b). En la semana 8 *T. recurvata* en sombra fue la especie que más incremento su ETR al incrementar el FFF, con un máximo de  $152 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 19b), mientras que las otras dos especies mantuvieron un ETR de  $\sim 80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En las plantas expuestas el punto de saturación a la luz se alcanza a los  $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *T. brachycaulos* con un ETR de  $210 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y en *T. schiedeana* el punto de saturación fue a los  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un ETR de  $333 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los valores fueron significativamente diferentes a los exhibidos por *T. recurvata* ( $P < 0.05$ ; Figura 19e).

La disipación no fotoquímica o disipación de calor (NPQ) en las tres especies de bromeliáceas epifitas muestra valores bajos durante la semana 1 en ambos tratamientos (Figura 19c), por lo que aparentemente el fotosistema II se encuentra protegido de la sobreexcitación. *T. recurvata* en el tratamiento de sombra mantiene valores bajos en el NPQ, por lo que evita la sobreexcitación o fotoinhibición del fotosistema II, valor que se corrobora con la eficiencia fotosintética (Figura 19c y 18a). Mientras que en la semana 8, en el tratamiento de sombra, *T. brachycaulos* y *T. schiedeana* incrementan sus valores de NPQ con forme aumenta el FFF, por lo que aparentemente se están sobreexcitando o fotoinhibiendo. Las plantas expuestas, exhiben valores bajos, siendo *T. recurvata*, la especie que no soportó los altos valores de FFF, pereciendo al final del experimento, por lo que no mostró valores para este parámetro, y exhibiendo diferencias entre los tratamientos y en las mediciones ( $P < 0.05$ ; Figura 19f).

## DISCUSIÓN

Diversos estudios han valorado la presencia de especies CAM en sitios xéricos o en hábitats con condiciones de extrema sequía como los bosques deciduos (Andrade *et al.*, 2007; Martín, 1994; Pittendrigh, 1948), y coinciden en que las características fisiológicas que presentan estas plantas las hacen tolerantes a la sequía y a las altas temperaturas sin que ello dañe considerablemente su sistema fotosintético (Hernández-González, 2007). En éste estudio se pudo observar una disminución en la demografía poblacional en la comunidad de bromeliáceas epifitas tanto en la selva baja como en la selva mediana (Fig. 15). El estadio adulto es el más importante porque afecta la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), debido a que son los que soportan a la población por su estatus reproductivo (Mondragón *et al.*, 2004). Dado que hubo una gran reducción de individuos adultos entre 2009 y 2010, se infiere que la permanencia de las bromeliáceas epifitas es frágil en las dos selvas.

La plasticidad que presentan algunas especies de bromeliáceas epifitas, debido a la historia evolutiva como en el caso de *T. brachycaulos*, le ha permitido ocupar nichos con diferentes condiciones microclimáticas (Andrade *et al.*, 2007). Sin embargo, se ha reportado que condiciones de sequía, alta radiación y temperaturas, dañan el aparato fotosintético provocando la muerte del individuo, e incrementando considerablemente la mortandad de las bromeliáceas epifitas (Mondragón *et al.*, 2004; Graham y Andrade, 2004). Esto se corrobora con nuestros censos, donde en el segundo censo (2010) se observó la ausencia de las bromeliáceas en el árbol hospedero así como la evidencia de las plantas muertas, el número de muertes para la selva baja corresponde a un 43 % ( $n = 155$ ) y para la selva mediana corresponde a un 28 % ( $n = 25$ ).

Hietz *et al.* (2002) resaltaron la importancia de la reproducción vegetativa en el decremento de la RGR del genet, debido a que parte de la asignación de los recursos nutrimentales es para los rametos. Dado que se tiene un rango reproductivo amplio, de por lo menos 10 años, la reproducción vegetativa (clonal o rametos) puede fungir como fuente de crecimiento poblacional, aunque en menor proporción. Los rametos se mantienen en el mismo sitio que el genet y bajo las mismas condiciones ambientales, esta estrategia reproductiva aumenta principalmente en aquellos años donde las condiciones



ambientales son desfavorables. Debido a que su ciclo de vida es más rápido, alcanzando la categoría de adulto clonal en uno o dos años (Mondragón *et al.*, 2004; Hietz *et al.*, 2002). Incluso durante el experimento de crecimiento que se llevó a cabo en el vivero, con duración de 8 semanas, pudo observarse el desarrollo de nuevos rametos en *T. recurvata* y *T. schiedeana*, bromeliáceas que forman macollos. Con lo anterior se valida nuestra hipótesis, la cual cita que la permanencia de las bromeliáceas epifitas es en gran parte resultado de la combinación de su morfología y fisiología con el microambiente que ofrecen los árboles hospederos. Esta hipótesis se corrobora con los resultados obtenidos del experimento (descritos a continuación) así como del análisis del microambiente (Capítulo II).

A diferencia de estudios previos en bosques de más altura y húmedos (Griffiths y Maxwell, 1999; Pittendrigh, 1948), las bromeliáceas de sol de nuestras selvas estacionales no se encontraron en los estratos más expuestos sino en los medios. Encontrándose creciendo de manera óptima bajo un rango de 30 – 59 % de FFF total (microclima intermedio, Cervantes *et al.*, 2005, capítulo II). Siendo estas las condiciones más favorables tanto para el establecimiento y germinación, como para el crecimiento. Nuestros tratamientos en vivero, simulaban las condiciones de los estratos más expuestos o la estación sin presencia de hojas en el dosel (expuestas) y los estratos medios que presentan cobertura del dosel (sombreados). Siendo el DPV (Capítulo II) menos desecante en los sitios sombreados que en los abiertos o expuestos (González-Salvatierra, 2009), favoreciendo a la planta, lo que le permite soportar mejor el exceso del FFF.

Bajo estos tratamientos, la RGR que encontramos en las tres especies, *T. brachycaulos*, *T. recurvata* y *T. schiedeana*, fue baja (Fig: 16), pero similar a lo reportado para tres bromeliáceas epifitas tipo tanque ( $13.0 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; Zotz y Asshof, 2009). Una característica de las bromeliáceas epifitas es que al ser plantas CAM presentan tasas de crecimiento relativamente lento donde el genet puede necesitar largos periodos para alcanzar una edad reproductiva, por ejemplo: 8 a 10 años para *T. paucifolia*, y 11 años para *T. deppeana* (Hietz *et al.*, 2002). También es importante considerar el microambiente en el cual se desarrolla la planta, donde al menos para una especie de bromeliacea atmosférica *T. brachycaulos*, en nuestro experimento arrojó que bajo riego constante, los sitios expuestos (100 % de FFF) son los más favorables para su crecimiento. En



contraste, *T. recurvata* una bromeliácea atmosférica con hojas delgadas, tuvo mayores tasas de crecimiento en condiciones de sombra (60 % de FFF; Fig. 16). Un componente muy relacionado con la RGR es el SLA (Lambers *et al.*, 1998), por lo que al mostrar valores bajos en este componente como lo presentaron las bromeliáceas de hojas delgadas, *T. recurvata* y *T. schiedeana*, se reduce la superficie de intercepción de la luz, por lo tanto la luz utilizada en la fotosíntesis para incremento de biomasa, será menor (Lambers *et al.*, 1998).

A pesar de que las bromeliáceas epifitas de las selvas estacionales presenten mecanismos para sobrellevar el exceso de FFF, (antocianinas, ceras y tricomas) una prolongada exposición a un alto FFF puede repercutir en su aparato fotosintético. El estado saludable del aparato fotosintético se puede constatar mediante la eficiencia fotosintética de la planta (González-Salvatierra, 2009). En la semana 1 del experimento, la presencia de lluvias esporádicas disminuyeron los valores del FFF total, aumentando la eficiencia fotosintética de las plantas (Fig. 17a). En contraste, la eficiencia fotosintética se redujo considerablemente en la semana 8, cuando las condiciones cambiaron a días más soleados, sin que las plantas pudieran recuperarse (Fig. 17b). Con lo anterior se valida la hipótesis la cual cita que las bromeliáceas epifitas se ubican en sitios sombreados y expuestos en su ambiente natural (selva baja caducifolia), pero crecen mejor en un rango de 30 a 59 % de radiación solar. Entonces, la exposición al 100% de radiación solar (sitios expuestos) reducirá las tasas de crecimiento relativo y eficiencia máxima del fotosistema II en tres especies de bromeliáceas epifitas atmosféricas comparadas con aquellas expuestas al 60 % de radiación (sitios sombreados).

Aunque se pudo constatar que las bromeliáceas no se recuperaron al final del experimento. En un estudio de campo realizado en la selva baja del PND con *T. brachycaulos* la eficiencia del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) fue mayor en la temporada de lluvias en comparación con la temporada de sequía, presentando valores superiores a 0.5 en la  $F_v/F_m$ , tanto en plantas expuestas (80 % de FFF) como en sombra (20 % de FFF; González-Salvatierra, 2009).

Es probable que otras diferencias microambientales, como un mayor DPV presente en el vivero, en comparación a un sitio natural como las condiciones de microambiente del dosel, sean factores que expliquen las discrepancias en los resultados. Sin embargo, a pesar de que dicho estudio de campo encontrara diferencias en el estrés presentado en





sequía, sus resultados sugieren que *T. brachycaulos* puede establecerse exitosamente en diversos estratos (González-Salvatierra, 2009). Si bien las bromeliáceas epifitas al presentar mecanismos de fotoprotección, la sensibilidad de algunas especies ante el estrés a la sequía, efecto que puede ser derivado de la fluctuación climática y de la perturbación observada en los sitios de estudio, puede ser un factor que este reduciendo las poblaciones en nuestros sitios de estudio.

Desde hace años se ha podido observar un cambio en los patrones de distribución y la fenología de ciertas especies vegetales, que repercuten de manera importante en los procesos ecológicos (dispersión, polinización, etc.; Arellano y De las Rivas, 2006; Thomas *et al.*, 2004; Miller y Urban, 1999). Entre los efectos del cambio climático se espera que las temporadas de sequía se alarguen (Karl *et al.*, 1997). Ante este posible escenario, las bromeliáceas epifitas pueden ser más sensibles que otras especies no epifitas, debido a su exposición e interacción con el ambiente circundante, donde las condiciones extremas provocadas por la sequía deterioren su sistema fotosintético, lo que afectará a toda la planta (Mondragón *et al.*, 2004; Benzinger, 1998). Por lo que, el realizar inventarios florísticos, estudios demográficos y fisiológicos en las especies sirven de punto de partida para evaluar el cambio en la distribución de las especies.

Un objetivo de este estudio es Indagar qué especies son más sensibles al exceso de luz y a las condiciones de sequía extremas, tanto en condiciones naturales como bajo condiciones experimentales. Si bien con la consulta bibliográfica de estudios previos así como el desarrollo de un experimento bajo dos condiciones de luz, se puede inferir que todas las especies de bromeliáceas epifitas presentan cierta sensibilidad ante las condiciones estresantes de luz y sequía. Pese a que presentan mecanismos de fotoprotección y reproducción vegetativa, la sensibilidad de especies como *T. balbisiana*, *T. elongata*, *T. fasciculata*, *T. paucifolia*, *T. recurvata* y *T. schiedeana*, cuyas poblaciones son menores en los sitios de estudio y que en algunas de ellas como en el caso de *T. recurvata* se ha observado su sensibilidad ante condiciones de alta radiación son muestra de un efecto, que puede ser derivado de la fluctuación climática y de la perturbación observada en los sitios de estudio. Sin embargo, es posible que algunas especies sean más plásticas que otras y puedan tolerar dichas condiciones derivadas del cambio climático actual.

## CONCLUSIONES

- La permanencia de la comunidad de bromeliáceas epifitas en el sistema, esta determinada por la morfología y fisiología que presente cada especie en un sitio determinado así como del microambiente proporcionado por las características arquitectónicas del árbol hospedero, un ejemplo de ello, es *Tillandsia brachycaulos* que presentó un área foliar específica y una tasas de crecimiento relativo altos, tanto en sitios de sombra como expuestos comparada con las otras dos especies de bromeliáceas, aunado a ello es la especie más abundante y la que coloniza más especies arbóreas en ambas selvas.
- El ambiente lumínico, parece ser un factor importante en el éxito de permanencia de las bromeliáceas epifitas en las selvas estacionales, y a pesar de ser consideradas especies tolerantes al sol, pueden crecer en sitios sombreados, donde las tasas de crecimiento son más lentas que en sitios soleados. Sin embargo, dependiendo de la especie, los efectos fisiológicos al exponerse por períodos prolongados a una alta radiación las repercusiones son fotodaño visible y fotoinhibición de los fotosistemas, el cual puede no ser reversible y producir la muerte del individuo, como en el caso de *Tillandsia recurvata*.



**BIBLIOGRAFÍA**

- Andrade, J.L., De la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M.F., Vargas-Soto, G. y Cervera, J.C. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Arellano, J.B. y De las Rivas, J. (2006). Plantas y el Cambio Climático. *Investigación y ciencia*, 354, 42-50.
- Benzing, D.H. (1998). Vulnerabilities of tropical forest to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change*, 39(3), 519-540.
- Cascante-Marín, A., Wolfa, J.H.D., Oostermeijera, J.G.B., den Nijsa, J.C.M., Sanahujab, O., Durán-Apuy, A. (2006). Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology*, 7(6), 520-532.
- Cervantes, S.E., Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, 179(1), 107-118.
- Graham, E.A. y Andrade, J.L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 99(5), 699-706.
- 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(1), 15-23.
- Griffiths H. y Smith J.A.C. (1983). Photosynthetic Pathways in the Bromeliaceae of Trinidad - Relations between Life-Forms, Habitat Preference and the Occurrence of Cam. *Oecologia*, 60(2), 176-184.
- González-Moreno, S., Perales-Vela, H. y Salcedo-Alvarez, M.O. (2008). La fluorescencia de la clorofila  $\alpha$  como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica (UNAM)*, 27(4), 119-129.
- González-Salvatierra, C. (2009). Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 141 p.
- Hernández-González, O. (2007). Estudio comparativo en la ecofisiología de cactáceas columnares (Tribu: Pachyceeae). Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 68 p.
- Hernández-Rosas, J.I. (2000). Patrones de distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los fororitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 20(3), 43-60.



- Hietz, P., Ausserer, J. y Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 177-191.
- Karl, T.R., Nicholls, N. y Gregory, J. (1997). El clima que viene. *Investigación y Ciencia*, 26, 4-10.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. y Pons, T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer, Nueva York, EUA. 604 p.
- Martin, C.E. (1994). Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Botanical Review*, 60(1), 1-82.
- Maxwell, K. y Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668.
- Miller, C. y Urban, D.L. (1999). Forest Pattern, Fire, and Climatic Change in the Sierra Nevada. *Ecosystems*, 2, 76-87.
- Mondragón, D.M.C., Duran, R. Ramírez, I. y Valverde, T. (2004). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 189-200.
- Nobel, P. (1991). Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. *New Phytologist*, 119(2), 183-205.
- Paine, C.E.T. (2007). Ecological factors affecting the diversity of tropical tree seedlings. Doctoral Thesis. Department of Biological Sciences. Louisiana State University. 122 p.
- Pittendrigh, C.S. (1948). The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution*, 2(1), 58-89.
- Reyes-García, C. y Griffiths, H. (2009). Ecophysiological studies of perennials of the Bromeliaceae family in a dry forest Strategies for survival, en: *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel*, De la Barrera, E. y Smith, W.K. (eds). Editorial UNAM, México. pp. 121 – 152.
- Sanclémente, Ma.A. y Peña, E.J. (2008). Crecimiento y eficiencia fotosintética de *Ludwigia decurrens* Walter (Onagraceae) bajo diferentes concentraciones de nitrógeno. *Acta Biológica Colombiana*, 13(1), 175 – 186.
- Schmidt, G y Zotz, G. (2002). Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: A demographic approach. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 527-534.
- Szabó, I., Bergantino, E. y Giacometti, G.M. (2005). Light and oxygenic photosynthesis: energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation. *EMBO reports*, 6(7), 629-634.
- Théry, M. (2001). Forest light and its influence on habitat selection. *Plant Ecology*, 153(2), 251-261.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., De Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. y Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.





- Zotz, G. y Asshoff, R. (2009). Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology*, 12(1), 108-113.
- Zotz, G. y Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2067–2078.

## CAPÍTULO IV

### DISCUSIÓN GENERAL

Con este estudio se pudo constatar la estratificación vertical que presenta la comunidad de bromeliáceas epifitas en dos selvas estacionales de la Península de Yucatán, con un patrón similar al reportado en selvas húmedas teniendo la mayor concentración en las zonas intermedias (Krömer *et al.*, 2007; Kelly *et al.*, 2004; Johanson, 1974). Por tanto, nuestros resultados demostraron que la morfología y fisiología de la bromeliácea con el microambiente (teoría de nicho), así como su restricción a pequeñas islas en pocos árboles hospederos (teoría limitante a la dispersión) en ambos sitios de estudio, juegan un papel importante en su distribución vertical y horizontal (Paine, 2007; Cascante, 2006).

En su ambiente natural, se les puede localizar a estas especies en sitios sombreados y expuestos; sin embargo, ante una alta densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis y a una prolongada exposición, la eficiencia máxima del fotosistema II de estas epifitas se reduce a pesar de esto último, este gremio presenta estrategias de protección a la exposición solar como la fotoinactivación de los fotosistemas y la producción de antocianinas, como filtro solar, lo que proporciona un color rojizo en las hojas de la planta, principalmente en la temporada de sequía (González-Salvatierra, 2009).

Si bien el ambiente y el microambiente así como la distribución y características de los árboles hospederos son importantes en la permanencia de las bromeliáceas, se deben considerar las perturbaciones tanto naturales como antropogénicas en las selvas estacionales, porque ello influirá sobre su distribución y permanencia. Se ha observado que en selvas con sucesión secundaria la riqueza de especies es mayor, pero decrece conforme madura el ecosistema (Goode y Allen, 2008), como en el caso de nuestros sitios de estudio donde la selva baja es un ecosistema en restauración con sucesión secundaria y por tanto presenta especies pioneras de ciclo de vida corto, en contraste con la selva mediana que presenta etapas sucesionales de mayor tiempo (> 60 años) y cuya vegetación madura esta representada por especies tardías con ciclo de vida más largo (Valverde *et al.*, 2005). Dado que son selvas estacionales, con temporadas marcadas de





lluvia y sequía, los modelos de cambio climático pronostican incrementos en la temperatura y una estación seca más larga en estas áreas, siendo dichas condiciones menos favorables para este gremio. Esto concuerda con los censos realizados, donde la comunidad de bromeliáceas epifitas disminuyó de manera significativa en ambas selvas entre el 2009 y el 2010.

Un tema de relevancia actual es el posible efecto que el cambio climático pueda tener sobre algunas especies. Se sabe que las actividades humanas han modificado los ecosistemas a favor de su provecho común, y con ello se modifica el balance de gases atmosféricos y de los meteoros que ocurren periódicamente (Heitz, 1999). Este cambio climático tiene origen antropogénico, por lo que la mayoría de los modelos climáticos pronostican posibles escenarios en los que la estacionalidad de las precipitaciones sea cada vez mayor en zonas cubiertas por selvas tropicales (Karl *et al.*, 1997). Por ello, es necesario realizar estudios sobre la fisiología de las especies sensibles y la influencia que el ambiente ejerce sobre ellas.

## CONCLUSIONES GENERALES

- Existe una estratificación vertical en la distribución de las bromeliáceas epifitas de las selvas baja y mediana, donde las zonas intermedias presentan mayor abundancia de individuos. La selección del estrato parece estar influenciado por condiciones microambientales de luz y de déficit de presión de vapor.
- La distribución de los árboles hospederos, resulta importante para la distribución horizontal de las bromeliáceas epifitas, pero se sugiere que características como el diámetro del tronco, la rugosidad, la cobertura, el área foliar y el microambiente que presenten los árboles con potencial hospedador como en el caso de *Phyllostylon brasiliense* o *Thouinia paucidentata*, sean factores importantes en la colonización, establecimiento y permanencia de las bromeliáceas epifitas.
- La plasticidad que presentan las bromeliáceas epifitas es reflejo de su historia evolutiva, como se observa en *Tillandsia brachycaulos* siendo la especie más abundante y con una morfología (con la mayor área foliar específica) y fisiología (con la mayor tasa de crecimiento relativo en sitios expuestos) que le confiere una adaptabilidad en diversos ambientes tanto expuestos como sombreados, y en diversos ecosistemas.



## PERSPECTIVAS

- Al ser selvas estacionales, la radiación, disponibilidad de agua y temperatura varían enormemente de una temporada a otra y dentro de los estratos de los árboles hospederos, por lo que para entender mejor la interacción y ecofisiología de las bromeliáceas epifitas es importante continuar con el monitoreo de la comunidad de bromeliáceas epifitas en los cuadrantes establecidos, ya que con ello se podrá incrementar al conocimiento sobre estas especies.
- Las características morfológicas y arquitectónicas de los árboles hospederos son importantes para el establecimiento de las bromeliáceas epifitas y de las epifitas en general, pero se requieren realizar más estudios para poder determinar cual de todas esas características es la que influye más.
- Dado que durante el estudio se observó un decremento en la comunidad de bromeliáceas epifitas, se propone realizar estudios demográficos que incluyan experimentos *in situ* y controlados sobre la fisiología de las bromeliáceas, para comprender mejor su comportamiento dentro de su microambiente y ante la estacionalidad de los ecosistemas que habitan.
- El presente estudio forma parte del proyecto "Bromeliáceas epifitas del mosaico vegetal de la Península de Yucatán como indicadores de los efectos del cambio climático" por lo que es importante realizar estudios de este tipo, en donde se procura resaltar la importancia fisiológica con los procesos ante los posibles escenarios del cambio climático.

## BIBLIOGRAFÍA

- Cascante-Marín, A., Wolfa, J.H.D., Oostermeijera, J.G.B., den Nijsa, J.C.M., Sanahujab, O., Durán-Apuy, A. (2006). Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology*, 7(6), 520-532.
- Goode, L.K. y Allen, M.F. (2008). The impacts of Hurricane Wilma on the epiphytes of El Edén Ecological Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 135(3), 377-387.
- González-Salvatierra, C. (2009). Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 141 p.
- Heitz, P. (1999). Diversity and Conservation of Epiphytes in a Changing Environment. *Pure and Applied Chemistry*, 70(11), 1-11.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59, 1-136.
- Karl, T.R., Nicholls, N. y Gregory, J. 1997. El clima que viene. *Investigación y Ciencia*, 26, p. 4-10.
- Kelly, D.L., O'Donovan, G., Feehan, J., Murphy, S., Drangeid, S.O. y Marcano-Berti, L. (2004). The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology*, 20(6), 643-666.
- Krömer, T., Michael Kessler, M. y Gradstein, S.R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189, 261-278.
- Paine, C.E.T. (2007). Ecological factors affecting the diversity of tropical tree seedlings. Doctoral Thesis. Department of Biological Sciences. Louisiana State University. 122 p.
- Valverde, T.V., Meave, J.A.C., Carabias, J.L. y Cano-Santa, Z. (2005). *Ecología y Medio Ambiente*. Pearson Educación, México. 240 p.