



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

PLASTICIDAD FISIOLÓGICA DE *TILLANDSIA*
UTRICULATA L. (BROMELIACEAE) EN DOS
AMBIENTES CONTRASTANTES DE TEMPERATURA
Y HUMEDAD RELATIVA.

Tesis que presenta
AGATHA TERESA ROSADO CALDERÓN

En opción al título de
MAESTRO EN CIENCIAS
(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México;
Diciembre 2012





RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado Plasticidad fisiológica de *Tillandsia utriculata* L. (Bromeliaceae) en dos ambientes contrastantes de temperatura y humedad relativa, 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 Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

Dr. Felipe Vázquez Flota

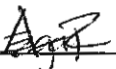
Coordinador de Docencia

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán, México; a 11 de Diciembre de 2012.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

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

Firma:  _____

Nombre: Agatha Teresa Rosado Calderón

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al CONACYT por la beca otorgada (número de registro: 375156) durante los dos años de la maestría. Al proyecto 80181 de SEP-CONACYT y el 107916 de SEMARNAT-CONACYT, con los que fue financiado el trabajo realizado.

A mi directora de tesis la Dra. Casandra Reyes García, por todo el apoyo brindado tanto en la toma de datos en campo como en la escritura de la tesis, por la paciente asesoría con la que me guió para resolver cada duda, por confiar en mí y en mi capacidad para cumplir los objetivos planteados, y en general por el tiempo dedicado a lo largo de la maestría.

Al CICY por las instalaciones prestadas, al laboratorio de Fisiología Ecológica de Plantas Vasculares y a los técnicos Luis Simá e Ing. Roberth Us, por facilitarme el equipo para mis salidas al campo.

A mi comité tutorial y de revisión de tesis, al Dr. José Luis Andrade por sus importantes críticas al proyecto y al formato del documento; a la Dra. Ivón Ramírez por sus notables cuestionamientos y consejos durante mis presentaciones, así como por las observaciones hechas a cada avance del documento; al Dr. Erick de la Barrera por sus interesantes aportaciones y por el apoyo durante estos dos años, y al Dr. Roger Orellana por sus propuestas durante la revisión de la tesis.

A la Dra. Celene Espadas Manrique por la identificación de las plantas del sitio de matorral de duna costera.

A mis compañeros de posgrado del grupo de fisiología ecológica Edilia, Lucía, Eduardo, Nallheli, Saúl, María y, en especial a Manuel Cach y Manuela Tamayo por su paciencia y por haberme apoyado incondicionalmente 24/7, tanto en mediciones como en análisis de datos. A mis compañeros de servicio social Evert, Karen y Yazmín un sincero agradecimiento por echarme la mano con las mediciones del apartado de morfología.

Al Dr. Germán Carnevali, al técnico Gregorio Amilcar Castillo y a los estudiantes Carlos Leopardi y Juan Pablo Pinzón del grupo de Sistemática y Florística del CICY, por su apoyo durante la colecta de material vegetal para este estudio.

Al Instituto de Ecología, A.C. por haber prestado sus instalaciones para el establecimiento de un experimento en sus invernaderos. De igual forma, agradezco sinceramente al Dr. Oscar Briones Villarreal y su grupo de trabajo (Karo, Pablo, Antonio y Mario), por todo el apoyo que me brindaron durante mi estancia en el INECOL y por sus comentarios acerca de la tesis. También del INECOL, agradezco a Wilberth y Karla por hacer más placentera y relajada mi estancia en Jalapa.

A mis compañeros de generación y del cubículo de estudiantes: César, Leo, Arturo, Víctor, Enrique López y Enrique Trujillo, por sus aportaciones en mi escrito y en las presentaciones, y principalmente por hacer mi estancia en CICY más divertida y brindarme su amistad.

A mi familia y mis amigos por echarme porras en los momentos difíciles y por todo el apoyo, en especial a los Catzín-Rosado y a la tía Cholis por su valiosa aportación para establecer parte de mis experimentos. A Fleites por todo el apoyo brindado en campo, así como en la parte emocional.

	Página
ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE DE CUADROS	ix
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO I	
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES	8
Plasticidad fenotípica	8
Las epífitas	10
Estrategias morfológicas y fisiológicas en las epífitas de la familia Bromeliaceae	11
Factores que afectan la distribución de las bromeliáceas epífitas	13
El género <i>Tillandsia</i>	13
<i>Tillandsia utriculata</i> L.	14
OBJETIVOS	14
Objetivo general	14
Objetivos particulares	14
HIPÓTESIS	15
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	16
BIBLIOGRAFÍA	17
CAPÍTULO II. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE INDIVIDUOS DE DOS POBLACIONES DE <i>TILLANDSIA UTRICULATA</i> L., PROVENIENTES DE SELVA ALTA Y DUNA COSTERA.	
INTRODUCCIÓN	25
Tricomas	26
Estomas	27

MATERIALES Y MÉTODOS	28
Especie de estudio	29
Sitios de colectas	29
Medición de variables morfológicas	32
Caracterización de la roseta	32
Densidad de tricomas y estomas	33
Análisis estadísticos	34
RESULTADOS	34
Caracterización de la roseta	34
Densidad de tricomas y estomas	37
DISCUSIÓN	39
BIBLIOGRAFÍA	41
CAPÍTULO III. PLASTICIDAD FISIOLÓGICA DE DOS POBLACIONES DE <i>TILLANDSIA UTRICULATA</i> L. (BROMELIACEAE) EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES.	
INTRODUCCIÓN	47
Respuesta intraespecífica de las plantas al ambiente	47
Respuestas fisiológicas de las plantas al ambiente	48
Altitud	48
Agua	49
Luz	50
Temperatura	51
Normas de reacción	52
MATERIALES Y MÉTODOS	54
Sitios de trasplante	54
Estrategia experimental	57

Medición de variables microambientales	58
Medición de variables fisiológicas	58
Determinación del contenido relativo de agua y succulencia	58
Acumulación de ácidos orgánicos	58
Intercambio gaseoso y eficiencia en el uso de agua	59
Evaluación de la fluorescencia de la clorofila	59
Curvas de respuesta a la luz	60
Medición de la plasticidad fisiológica de <i>Tillandsia utriculata</i>	60
Normas de reacción	60
Índice de plasticidad	61
Análisis estadísticos	62
RESULTADOS	63
Variables microambientales	63
Variables fisiológicas	66
Medición de la plasticidad fisiológica de <i>Tillandsia utriculata</i>	81
DISCUSIÓN	86
Variables fisiológicas	86
Análisis de la plasticidad fisiológica de <i>Tillandsia utriculata</i>	92
BIBLIOGRAFÍA	94
CAPÍTULO IV	
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	101
PERSPECTIVAS	104
BIBLIOGRAFÍA	105

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Estrategia experimental con las actividades realizadas para probar las hipótesis.	17
Figura 2. Climograma anual de los sitios de colecta: San Benito, Yucatán (matorral de duna costera) y Ocosingo, Chiapas (selva alta perennifolia).	32
Figura 3. Representación esquemática de la altura y el ancho de la roseta de <i>Tillandsia utriculata</i> .	33
Figura 4. Número de hojas de individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).	35
Figura 5. Altura y ancho de la roseta de individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).	35
Figura 6. Área de una hoja en su máximo de expansión de individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).	36
Figura 7. Suculencia foliar de individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).	37
Figura 8. Densidad de tricomas (media \pm error estándar) en individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán; y Oco, de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas), en las dos caras de la hoja (zona adaxial y abaxial), en tres secciones (ápice, parte media y base).	38

Figura 9. Densidad de estomas (media \pm error estándar) en individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán; y Oco de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas), en tres secciones de la hoja (ápice, parte media y base).	39
Figura 10. Normas de reacción lineales y los efectos que se detectarían como significativos en un análisis de varianza para el genotipo (G), el ambiente (A) o bien la interacción genotipo x ambiente (G x A).	53
Figura 11. Climograma anual de los sitios de trasplante: San Benito, Yucatán (matorral de duna costera) y Xalapa, Veracruz (bosque mesófilo).	56
Figura 12. Déficit de presión de vapor (DPV) durante la aclimatación de los individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> y durante la sequía, en los sitios de trasplante,	64
Figura 13. Flujo de fotones fotosintéticos (FFF) incidente sobre los individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> durante la aclimatación y durante la sequía en los sitios de de trasplante.	66
Figura 14. Contenido relativo de agua en el tejido foliar (CRA; media \pm error estándar) de individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), sometidos a 20 días de sequía en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B).	68
Figura 15. Suculencia foliar (media \pm error estándar) de individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia), sometidos a 20 días de sequía en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B).	69

-
- Figura 16.** Acumulación nocturna de ácido málico (H^+) en el tejido foliar (media \pm error estándar) de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia), sometidos a 20 días de sequía en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B). 70
- Figura 17.** Relación entre la acumulación nocturna de ácido málico en el tejido foliar (acidez) y el contenido relativo de agua (CRA), en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) sometidos a dos ambientes (matorral de duna costera y bosque mesófilo). 71
- Figura 18.** Asimilación de CO_2 durante la noche (media \pm error estándar), por parte de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), en los días 0 y 20 de la sequía en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz). 73
- Figura 19.** Luz incidente (FFF, flujo de fotones fotosintéticos; A y B), tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés; C y D) y rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ ; E y F; media \pm error estándar) en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), en el día 0 de la sequía en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo Xalapa, Veracruz). 76
- Figura 20.** Luz incidente (FFF, flujo de fotones fotosintéticos; A y B), tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés; C y D) y rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ ; E y F; media \pm error estándar) en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), en el día 20 de la sequía en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo Xalapa, Veracruz). 77
-

- Figura 21.** Tasa de transporte de electrones máxima (ETR por sus siglas en inglés; A y B) y Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm; C y D) de individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) en el día 0 y 20 de la sequía en dos ambientes: (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz). 78
- Figura 22.** Curvas de respuesta a la luz en individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia) en el día 0 (A y B) y 20 de la sequía (C y D), en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz). 80
- Figura 23.** Eficiencia en el uso de agua (EUA) en individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) en el día 0 y 20 de la sequía, en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa Veracruz (B). 81
- Figura 24.** Normas de reacción para variables fisiológicas de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) en respuesta a dos gradientes, uno de humedad y uno de luz, producto de la combinación de las siguientes condiciones: muy alta humedad (H++), alta humedad (H +), baja humedad (H+-), muy baja humedad (H -), mucha luz (L) y poca luz (l). 84
- Figura 25.** Índice de plasticidad de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia). 85

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Comparación de las condiciones ambientales en los sitios de colecta (datos tomados de Torres <i>et al.</i> , 2010; SEGOB, 2003; Rico-Gray <i>et al.</i> , 1987; Miranda y Hernández, 1963 y del Servicio Meteorológico Nacional).	31
Cuadro 2. Comparación de las condiciones ambientales en los sitios de trasplante (datos tomados de Torres <i>et al.</i> , 2010; Rendowsky, 1978 y del Servicio Meteorológico Nacional).	56
Cuadro 3. Clave para definir las condiciones de humedad relativa y luz a las que estuvieron sometidos los individuos de <i>Tillandsia utriculata</i> durante la aclimatación (día 0) y el día 20 de la sequía en los dos sitios de trasplante.	61
Cuadro 4. Temperatura (°C) de las hojas de <i>Tillandsia utriculata</i> (media±error estándar) en dos sitios, durante los días 0 y 20 de la sequía, a diferentes horas del día.	67
Cuadro 5. ANOVA de 3 vías para la luz, la tasa de transporte de electrones máxima (ETR máx.) y la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de dos poblaciones de <i>Tillandsia utriculata</i> (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia) durante el día 0 y 20 de la sequía en dos sitios de trasplante (matorral de duna costera y bosque mesófilo).	75
Cuadro 6. ANOVA de 3 vías para las curvas de respuesta a la luz de dos poblaciones de <i>Tillandsia utriculata</i> (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) durante el día 0 y 20 de la sequía en dos sitios de trasplante (matorral de duna costera y bosque mesófilo).	79

RESUMEN

La plasticidad fenotípica (producción de múltiples fenotipos a partir de un genotipo) incluye cambios en la fisiología de los organismos y cierto grado de plasticidad fisiológica permite a organismos sésiles, como las plantas, enfrentar la heterogeneidad ambiental. Así, aquellas especies vegetales que estén presentes en un amplio rango de ambientes, se espera sean más plásticas que aquellas de distribución restringida. Debido al amplio rango de distribución ecológica de *Tillandsia utriculata* L., especie de hábito epífita que presenta fotosíntesis CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, por sus siglas en inglés), el objetivo fue cuantificar su plasticidad, comparando una población de matorral de duna costera (San Benito, Yucatán; SB) y una de selva alta perennifolia (Ocosingo, Chiapas; Oco), considerando variables fisiológicas y morfológicas. Se colectaron 15 individuos de cada población de tamaños comparables. Éstos fueron caracterizados morfológicamente a través de la descripción de la roseta (número de hojas por roseta, alto y ancho de la roseta; área y succulencia de la hoja) y la densidad de estomas y tricomas foliares. Posteriormente, éstos fueron trasplantados a dos sitios contrastantes en temperatura, humedad relativa y precipitación (5-10 individuos por población de origen, por sitio). Sus respuestas fisiológicas al ambiente fueron caracterizadas después de 45 días de aclimatación en condiciones naturales del sitio, para después ser sometidos a 20 días de sequía. Las variables fisiológicas medidas fueron contenido relativo de agua (CRA), acidez nocturna (H^+), asimilación de CO_2 , transporte de electrones (ETR), eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m) y eficiencia de uso del agua (EUA). Los resultados morfológicos mostraron que la población Oco presentó rosetas más anchas, un mayor número de hojas y menos succulencia foliar que la población SB. La altura de la roseta y el área de la hoja no presentaron diferencias entre poblaciones. La población Oco tuvo mayor densidad de tricomas que la población SB, pero igual densidad de estomas. Los resultados fisiológicos muestran en las normas de reacción que las variables CRA, H^+ y F_v/F_m responden preferentemente a un gradiente de humedad relativa; la ETR y la EUA a un gradiente de luz; y la asimilación de CO_2 responde a una combinación de ambos factores. En ambas poblaciones, el índice de plasticidad fue bajo para las variables F_v/F_m y CRA, en comparación con las demás. Al considerar que dichas variables son los principales rasgos utilizados para definir el estrés fisiológico en la gran mayoría de las especies vegetales (aunque en las especies con fotosíntesis CAM, el CRA es más variable), se sugiere que una regulación en determinados rasgos (caracteres plásticos), mantiene la estabilidad en otros (caracteres no plásticos).

ABSTRACT

Phenotypic plasticity (expression of multiple phenotypes from a single genotype) comprises physiological changes in organisms. A certain degree of plasticity in physiological traits allows sessile organisms, like plants, to face environmental heterogeneity. Thereby, plant species present in a wide range of environmental conditions, are expected to be more plastic than those with a constrained habitat. Due to the wide ecological distribution of *Tillandsia utriculata* L., epiphytic species which presents CAM (crassulacean acid metabolism) photosynthesis, the objective of this study was to describe its plasticity by comparing the behavior of a coastal dune scrub population (collected at San Benito, Yucatan; SB) and a perennial mountain forest one (collected at Ocosingo, Chiapas; Oco), considering physiological and morphological traits. Fifteen individuals of each population with comparable size were collected. Individuals were morphologically characterized by describing the rosette (leaves per rosette, height and width of the rosette, leaf area and succulence), and leaf trichome and stomatal density. Individuals were monitored after they were transplanted to either of two environments with contrasting temperature, relative humidity and precipitation (5-10 individuals per population of origin, per site), where they were characterized after 45 days of acclimation to local environment and then subjected to a 20 day drought. Physiological traits measured were relative water content (RWC), accumulation of nocturnal acidity (H^+), CO_2 assimilation, electron transport rate (ETR), maximum quantum efficiency (F_v/F_m) and water use efficiency (WUE). Results showed that the Oco population had wider rosettes, more leaves and less foliar succulence compared to the SB one. The rosette's height and leaf area did not show statistical differences between populations. The Oco population had higher trichome density than the SB one, but the same stomatal density. Reaction norms using the physiological traits measured, showed that some variables respond to a humidity gradient (RWC, H^+ and F_v/F_m), others to a light gradient (ETR and WUE), with a third group which responds to a combination of both factors (CO_2 assimilation). For both populations, plasticity index was low for F_v/F_m and RWC, compared with the other variables. Considering those variables as the main traits used to define physiological stress in most of the plants species (although RWC of CAM species is more variable), it is suggested that an adjustment at some traits (plastic traits), maintains stability in other ones (non plastic traits).

INTRODUCCIÓN

La distribución de las especies puede ser explicada por diferentes factores como la historia evolutiva, la distribución histórica, la capacidad de dispersión de los organismos, así como por su capacidad para ofrecer respuestas plásticas al ambiente (Saldaña *et al.*, 2005; González y Gianoli, 2004; Zunino y Zullini, 2003; Sultan, 2001). La plasticidad fenotípica es definida como la capacidad de un genotipo (composición genética de un organismo) para producir diferentes fenotipos (características observables de un organismo producidas por la interacción del genotipo con el ambiente) bajo diferentes condiciones ambientales (Bradshaw, 1965). Dicha plasticidad es considerada un medio para enfrentar la heterogeneidad ambiental (Sultan, 2000; Jenkins, 1975).

Un genotipo plástico, especialmente en organismos sésiles, puede tolerar mejor la variación ambiental a la que se enfrenta durante su ciclo de vida o entre generaciones. Es por esto que la plasticidad fenotípica es fundamental para la distribución ecológica (Sultan, 1995). En este contexto, especies o genotipos que poseen mayor plasticidad fenotípica, en teoría, deben crecer y reproducirse bajo un rango más amplio de ambientes, que los que son menos plásticos (Brock *et al.*, 2005).

Las plantas exhiben respuestas plásticas a una amplia variedad de condiciones ecológicas incluyendo variación en el ambiente abiótico, disturbios, herbivoría, parasitismo, relaciones mutualistas, y la presencia, ausencia, o identidad de vecinos. Estas respuestas plásticas, al ser inducidas, pueden ser permanentes, relativamente fijadas por una etapa del crecimiento, o dinámicas en una escala de horas, como en el caso de los efectos de la luz en la química fotosintética o los efectos de la herbivoría en la química de defensa de los individuos (Baldwin, 1999; Pearcy, 1999).

Muchos trabajos se han enfocado en el estudio de la plasticidad fenotípica de los organismos desde que Bradshaw (1965) estableció que el valor por el cual la expresión de características individuales de un genotipo cambia debido a diferentes ambientes, es una medida de la plasticidad fenotípica de estos caracteres. A través del tiempo, se ha concebido a la plasticidad fenotípica de dos maneras. En la primera es considerada como un rasgo cuantitativo sujeto a selección y evolución, y es una propiedad del genotipo. Desde este punto de vista, la plasticidad fenotípica puede ser de gran importancia

ecológica, pero es un rasgo como cualquier otro que evoluciona (De Witt y Scheiner, 2004; Scheiner, 1993). En el segundo enfoque, se considera a la plasticidad fenotípica como un proceso del desarrollo que facilita la evolución. En este punto de vista, la pregunta principal no es cómo evoluciona la plasticidad fenotípica, sino cómo genera cambios en el desarrollo de los individuos y con esto genera evolución (de Jong, 2005; West-Eberhard, 2003).

Además de las revisiones realizadas con el objetivo de identificar el rol que juega la plasticidad fenotípica en la evolución, se han dedicado otras a establecer la importancia ecológica de este rasgo (Miner *et al.*, 2005). Dicha importancia recae en el papel que juega la plasticidad como facilitador en la colonización de diferentes ambientes y en el establecimiento en ambientes cambiantes por parte de los organismos (Parra y Rodríguez, 2007; Chazdon y Kaufmann, 1993; Crick y Grime, 1987). Debido a esto, se ha prestado principal atención a la plasticidad en organismos sésiles, como las plantas, que no pueden eludir fácilmente las condiciones ambientales desfavorables (Valladares *et al.*, 2000; Andersson y Shaw, 1994).

Muchos trabajos que vinculan la plasticidad fenotípica y el rango de distribución de una especie, han apuntado a caracterizar la dinámica de colonización de nuevos hábitats por parte de grupos de individuos provenientes de sitios con características ambientales contrastantes (Brock *et al.*, 2005; Ögren y Sundin, 1996). Los factores ambientales a través de los cuales se ha evaluado la plasticidad fenotípica son: la estimulación mecánica, la altitud, la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la temperatura, la luz (flujo de fotones fotosintéticos y longitud de onda de dichos fotones) y el agua; siendo éstos dos últimos los más estudiados (Xu *et al.*, 2009; Premoli, Raffaele y Mathiasen, 2007; Griffith y Sultan, 2005; Andersson y Shaw, 1994; Baskauf y Eickmeier, 1994; Braam y Davis, 1990; Crick y Grime, 1987).

Por lo general, se elige comparar especies con rangos de distribución contrastante que sean congénicas, para reducir el efecto de la filogenia en los patrones de plasticidad observados. La hipótesis general es que las especies con un rango de distribución amplia deberían presentar mayor plasticidad fenotípica que las especies de distribución limitada, debido a que mayores niveles de heterogeneidad ambiental pueden seleccionar altas magnitudes de plasticidad fenotípica (van Tienderen, 1997; Bradshaw y Hardwick, 1989;

Futuyma y Moreno, 1988). Se han realizado trabajos que apoyan esta hipótesis, sin embargo, también se ha encontrado que a pesar de que la plasticidad en ciertos caracteres sí está relacionada con una distribución amplia, también existen rasgos no plásticos, como algunos relacionados con la dispersión de semillas, que favorecen el establecimiento de ciertas especies en diferentes ambientes (Brock *et al.*, 2005; González y Gianoli, 2004; Steinger *et al.*, 2003; Sultan, 2001).

Las poblaciones de plantas de una misma especie pueden mostrar diferenciación en la plasticidad fenotípica (Oyama, 1994; Sultan y Bazzaz, 1993; Platenkamp, 1990), puesto que los patrones de variación ambiental pueden influenciar la divergencia en la plasticidad de rasgos entre dichas poblaciones (Weinig, 2000; Galloway, 1995). Sin embargo, la amplia distribución de una especie también puede ser explicada por la evolución de ecotipos (subunidades de la especie, diferenciadas por su adaptación ecológica a ciertas condiciones ambientales específicas) exitosos para cada tipo de hábitat, que no necesariamente presentan plasticidad fenotípica en ambientes diferentes al de su hábitat (Sultan, 1995, Baskauf y Eickmeier, 1994; Sánchez-Monge, 1961). Es importante recalcar que aunque existen numerosos trabajos evaluando las respuestas fisiológicas de los organismos a diferentes condiciones ambientales, son muy pocos los que han utilizado herramientas específicas que señalan la presencia o ausencia de plasticidad, así como el patrón y la magnitud de ésta, como índices de plasticidad y normas de reacción, (Valladares, 2008; Palacio y Rodríguez, 2007; Brock *et al.*, 2005; Núñez-Farfán *et al.*, 2003; Van Tienderen, 1997).

De la familia Bromeliaceae, *Tillandsia utriculata* es una de las especies del género *Tillandsia* con más amplia distribución ecológica en América tropical, con un rango altitudinal que va desde el nivel del mar, hasta 1400 msnm (Ejemplar de herbario: Falcón, 99079, US; Tropicos.org, 2012). Esta especie presenta poblaciones en las Indias Occidentales, en el Sur de Estados Unidos (Florida), en Centroamérica, en Venezuela y en parte de México. En la República Mexicana existen registros de *T. utriculata* en ambientes de matorral de duna costera, manglar, selva baja inundable (tintal) y selva alta perennifolia (Ramírez *et al.*, 2004). En base a lo anterior, se propone este trabajo para interpretar la amplia distribución ecológica de *Tillandsia utriculata*, a través de la medición de la plasticidad fisiológica en individuos de dos poblaciones provenientes de sitios con condiciones ambientales contrastantes.

ANTECEDENTES

Plasticidad fenotípica

Muchos estudios han demostrado que las plantas son plásticas en muchos rasgos ecológicamente importantes, que van desde los morfológicos, fisiológicos y anatómicos, hasta los ritmos de desarrollo y reproducción, modo de reproducción, etc. (Sultan, 2000). Aunque se sabe que los cambios morfológicos se dan para adecuarse a un nuevo ambiente en términos fisiológicos, la plasticidad se ha estudiado principalmente en estas dos manifestaciones de manera separada, y en contraste con las modificaciones morfológicas, los cambios fisiológicos pueden ocurrir incluso en órganos maduros, y pueden ser reversibles (Bradshaw, 1965).

Se ha encontrado relación entre ambas manifestaciones de la plasticidad (morfológica y fisiológica) en una selva húmeda. Chadon y Kaufmann (1993) midieron las modificaciones morfológicas y fisiológicas en individuos de dos especies del género *Piper* (Piperaceae; una de sol y una tolerante a la sombra), como respuesta a diferentes ambientes de luz. Los resultados del estudio muestran que al aumentar la disponibilidad de luz, la especie proveniente del sitio soleado aumentó el grosor de las células del mesófilo, junto con su tasa fotosintética por unidad de área, a diferencia de la especie proveniente del sitio sombreado, que a pesar de haber aumentado el grosor de las células del mesófilo en mayor medida que los individuos provenientes del sitio soleado, disminuyó su tasa fotosintética por unidad de área, al disminuir la densidad de cloroplastos en estas células. Con estos resultados se pone en evidencia la manera en que la plasticidad fenotípica en rasgos anatómicos puede provocar diferentes reacciones fisiológicas (aumento o disminución de la tasa fotosintética por área) dependiendo del hábito de los organismos (de sol o de sombra), incluso siendo éstos del mismo género.

Para tener una evidencia más confiable de los efectos del ambiente en las plantas (minimizando la variación producto de la variabilidad genética existente entre especies del mismo género), se realizan trabajos con individuos de diferentes poblaciones de una misma especie, como los de Andersson (1993, 1991, 1990). En estos estudios se constata que una gran cantidad de caracteres morfológicos de diferentes poblaciones de

Crepis tectorum L. (Asteraceae) presentan diferenciación genética (presencia de ecotipos). Debido a esto, la evidencia indirecta de selección disruptiva entre sitios con diferentes niveles de sombra, junto con la observación de normas de reacción casi paralelas para caracteres ecológicamente relevantes, indican un potencial limitado para que los fenotipos expresados en diferentes regímenes de luz evolucionen directamente a sus óptimos individuales (Andersson y Shaw, 1994). Sin embargo, a pesar de que la mayoría de los rasgos medidos presentaron diferenciación de ecotipos, también se ha puesto en evidencia que ciertos caracteres distintivos presentan una plasticidad considerable (Andersson, 1989a, b).

En contraste con los resultados de Andersson y Shaw (1994), Palacio y Rodríguez (2007) encontraron en dos poblaciones de *Lippia alba* (Mill.) N.E. Br. Ex Britton & P. Wilson (Verbenaceae) la presencia de plasticidad fenotípica en rasgos morfológicos. Estos autores evaluaron la plasticidad fenotípica en respuesta a la disponibilidad hídrica del suelo bajo condiciones de luz alta y baja, en clones de dos poblaciones de *L. alba* provenientes de sitios contrastantes en la heterogeneidad de su régimen de precipitación. Dicha evaluación se realizó a través de normas de reacción morfológicas y de asignación de biomasa, y de la obtención de un índice de plasticidad. Los resultados no mostraron diferencias significativas en la plasticidad fenotípica media entre las poblaciones, sin embargo, sí se presentaron diferencias poblacionales en la plasticidad fenotípica al factor hídrico a través de la magnitud (representada por la pendiente de las normas de reacción) y el patrón de expresión de algunos caracteres (fracción de masa seca de flores, de ramas, de raíz, de hojas, área foliar específica y longitud de la raíz). De este modo, la plasticidad fenotípica asociada con los diferentes valores fenotípicos promedio de las poblaciones evaluadas en respuesta al factor hídrico, podrían explicar, en parte, el amplio rango de distribución de esta especie, el cual es el resultado de la combinación de respuestas plásticas y posiblemente la especialización de algunos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa.

En la familia Bromeliaceae se han realizado trabajos que coinciden en sus resultados, al mostrar que diferentes combinaciones de disponibilidad de luz y agua tienen distintos efectos sobre la tasa fotosintética de los individuos. En este contexto, en ambientes con una mayor disponibilidad de agua, las tasas de fotosíntesis aumentan junto con la disponibilidad de luz, a diferencia de lo que sucede en los ambientes con poca

disponibilidad de agua, donde al aumentar la luz incidente sobre los organismos, éstos tienden a sufrir una inhibición en sus procesos fotosintéticos (Ricalde *et al.*, 2010; Martin *et al.*, 1999; Benzing y Renfrow, 1971). Otros trabajos realizados principalmente con individuos de *Tillandsia usneoides* L. han involucrado además de los recursos agua y luz, el recurso CO₂ para describir la plasticidad del ciclo del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés). Como resultado de la disponibilidad de agua, los individuos mantuvieron abiertos los estomas cuando se encontraban bien hidratados y el intercambio neto de CO₂ ocurrió durante gran parte del fotoperiodo (presentando asimilación de carbono nocturna y diurna). Al haber una restricción en la disponibilidad de CO₂ y por lo tanto en la acumulación de ácido málico durante la noche, se observó que la captura de CO₂ durante el día (antes mencionada) compensó la disminución en la acumulación nocturna de ácido málico, en organismos bien hidratados. Sin embargo, al variar solamente la incidencia de luz sobre los individuos de *T. usneoides*, la tendencia de éstos fue de aumentar la acumulación nocturna de ácido málico al estar expuestos a una alta incidencia de luz durante el día, y viceversa al estar expuestos a baja incidencia (Haslam *et al.*, 2002; Martin *et al.*, 1985).

Las epífitas

En los ecosistemas tropicales está representado gran número de formas de vida de las cuales la segunda más abundante son las epífitas, constituyendo cerca del 10 % de la flora en el mundo (Mejía-Chang, 2009). Estas plantas (no parásitas) utilizan a otra planta (usualmente árboles; forofito) simplemente como punto de apoyo para su crecimiento (Lüttge, 1989). Ya que las epífitas no extraen agua ni nutrimentos de su hospedero ni del suelo, pueden enfrentar diversos retos para el crecimiento, supervivencia y persistencia de sus poblaciones (Poltz y Zotz, 2011; Benzing, 1990). Es debido a esto que cuentan con estructuras y funciones especiales para la obtención y retención de nutrimentos y agua, que aseguran la humedad requerida en los tejidos para mantener el proceso fotosintético durante períodos de sequía (Benzing, 1998).

El hábitat epífítico constituye un microclima semiárido en el cual la ausencia de suelo como agente de retención de agua, reduce la disponibilidad de este recurso a eventos puntuales de precipitación (Andrade y Nobel, 1997; Richards, 1996). Esta característica

inherente del hábitat, hace del agua el factor más limitante para el crecimiento epífitico en plantas vasculares (Laube y Zotz, 2003).

Otro recurso limitante para las epífitas son los nutrimentos, ya que al no tener contacto con el suelo, no tienen acceso a éstos, por lo que utilizan otras fuentes para obtener dichos recursos (Richards, 1996). Las principales fuentes de nutrimentos para las epífitas son los lixiviados de las hojas superiores, el polvo, los núcleos higroscópicos disueltos en la lluvia y la acumulación de materia orgánica en ramas horizontales, horquetas u hormigueros (Benzing, 1990; Benzing y Renfrow, 1980).

El hábito epífito también confiere ciertas ventajas a los organismos. Las principales ventajas son evitar la competencia con las raíces de las plantas terrestres, la oportunidad de ocupar un espacio preferencial en el dosel que las aísla de algunos herbívoros, así como escapar de la sombra del sotobosque de los bosques húmedos y densos, debido a que, cuanto más alto se establecen en el gradiente vertical más luz reciben (Lüttge 1989). En México, las epífitas son uno de los grupos más diversos, representadas en su mayoría por las familias Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae, y en al menos otras 33 familias (Benzing, 1990; Johansson, 1974).

Estrategias morfológicas y fisiológicas en las epífitas de la familia Bromeliaceae

Del gremio epífito, la familia Bromeliaceae constituye un grupo monofilético de monocotiledóneas altamente plástico distribuido a lo largo de América tropical (Smith y Downs, 1979, 1977, 1974). Una de las principales características de la familia es que posee una gran variedad de adaptaciones que le permiten colonizar un amplio rango de ambientes (Benzing, 2000). Esta familia presenta diversas estrategias morfológicas y fisiológicas sobre el uso del agua, como son la succulencia de las hojas, la disposición en roseta de las mismas, la ruta fotosintética CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, por sus siglas en inglés) y la presencia de tricomas foliares absorbentes (Benzing, 1990).

La succulencia de las hojas (medida de masa/volumen) permite a las bromeliáceas acumular agua y otras sustancias como ácido málico, en sus tejidos y estructuras, facilitando la adaptación a condiciones extremas como las encontradas en climas áridos (Cruz-García *et al.*, 2010; Benzing 2000). La disposición de las hojas de los individuos de

esta familia, puede presentar cuatro formas principales, según Cruz-García y colaboradores (2010): 1) un simpodio con hojas en disposición espiralada (*Tillandsia usneoides* L.); 2) hojas en una macolla (género *Pitcairnia*); 3) hojas dispuestas en una roseta tipo tanque (*Tillandsia utriculata* L.); 4) hojas dispuestas en una roseta tipo cisterna (*Brocchinia reducta* Baker). Cabe mencionar que la disposición de las hojas conformando un tanque o cisterna permite desarrollar microambientes en los que se acumula agua, hojarasca y nutrimentos que favorecen el crecimiento y desarrollo de las bromeliáceas y de organismos dulceacuícolas (Cruz-García *et al.*, 2010).

La fotosíntesis CAM se presenta en muchas bromeliáceas epífitas, predominando en las especies de sitios con sequías prolongadas (Lüttge, 2004; Griffiths, 1992). Esta ruta metabólica presenta cuatro fases y promueve la eficiencia en el uso del agua en los tejidos, ya que las hojas abren los estomas principalmente en la noche cuando disminuye la demanda evaporativa (Larcher, 2003). Las plantas con fotosíntesis CAM presentan asimilación nocturna de CO₂ por la enzima PEPC (fosfoenol piruvato carboxilasa) y acumulación de ácidos orgánicos (producto de la fijación de CO₂), predominantemente ácido málico (fase I). En el período inmediato de luz, estos ácidos de cuatro carbonos salen de la vacuola y se dirigen al cloroplasto, donde son posteriormente descarboxilados generando una concentración elevada de CO₂ que es reasimilado con ayuda de la enzima RUBISCO (ribulosa 1,5-difosfato carboxilasa oxigenasa) durante el ciclo de Calvin (ruta C₃), cuando los estomas permanecen cerrados (fase III). En la ruta C₃, el CO₂ y el agua de los tejidos son combinados enzimáticamente con una molécula aceptora de 5 carbonos (ribulosa-1, 5-bifosfato, abreviada RuBP) que genera dos moléculas intermedias de tres carbonos (de ahí su nombre, vía fotosintética C₃). Esta molécula intermedia (3-fosfoglicerato) es reducida a carbohidrato por el uso de ATP y NADPH generados fotoquímicamente. El ciclo C₃ es completado por la regeneración de la RuBP (Taiz y Zeiger, 2010; Nobel, 1991). Entre las fases I y III, existen transiciones en las que los estomas permanecen abiertos para la toma de CO₂ por lapsos cortos durante el amanecer (fase II) y el atardecer (fase IV). Cabe señalar que durante la fase IV se produce la fijación directa de CO₂ a carbohidratos, con la ruta C₃, como consecuencia de que el acervo de ácido vacuolar se encuentra agotado (fase IV; Lüttge, 2004; Osmond, 1978).

Otra estrategia morfológica sobre el uso del agua en la familia Bromeliaceae es la presencia de tricomas foliares (Benzing, 2000). Dicha pubescencia otorga ciertas ventajas

a los organismos, entre las que se encuentran la protección a las hojas contra la alta irradiación, la disminución en la transpiración y, la facilitación en la captura y conducción de la humedad ambiental y nutrimentos hacia el tejido vegetal (Benzing, 1987).

Factores que afectan la distribución de las bromeliáceas epífitas

Entre los factores involucrados en la distribución de las bromeliáceas epífitas, en los diferentes tipos de ambientes y dentro de cada microambiente, el agua es el factor más importante (Laube y Zotz, 2003). Sin embargo, existen varios factores intrínsecos (filogenéticos, fisiológicos y morfológicos de las especies) y extrínsecos (ambientales) que es necesario tomar en cuenta, ya que éstos limitan el crecimiento y supervivencia de los miembros de esta familia. Entre los factores intrínsecos se encuentra la restricción filogenética en el hábito de crecimiento, en los mecanismos de protección contra la fotoinhibición, en la vía fotosintética, en la morfología y en el tamaño de los individuos (Andrade *et al.*, 2004). Se ha encontrado que ciertas combinaciones de estas características están relacionadas con el hábitat de las especies, desde desiertos hasta bosques lluviosos (Smith *et al.* 1986; Benzing & Renfrow, 1971), así como con la distribución local de las epífitas a través de un gradiente de altura y de intensidad de luz en el dosel (Griffiths y Maxwell, 1999).

Entre los factores extrínsecos se incluyen la disponibilidad de nutrimentos, la cantidad de sustrato, la fenología del forofito, la intensidad de luz, la disponibilidad de agua y la velocidad del viento, así como la coexistencia con otras bromeliáceas y las interacciones con otros organismos (Andrade *et al.*, 2004). Tolerancia a las múltiples limitaciones físicas que prevalecen en los hábitats ocupados por miembros de esta familia a veces favorecen la incidencia exclusiva de ciertos grupos de individuos con características específicas (Benzing, 2000).

El género *Tillandsia*

El género *Tillandsia* es el más grande de la familia Bromeliaceae, con más de 600 especies descritas y presenta centros de diversidad en México y Los Andes (Ramírez y

Carnevali, 1999). Se encuentra distribuido en diferentes tipos de vegetación como matorrales costeros, selvas bajas caducifolias e inundables, selvas medianas, selvas altas y manglares (Ramírez *et al.*, 2004).

***Tillandsia utriculata* L.**

Tillandsia utriculata presenta fotosíntesis CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, por sus siglas en inglés) y es una de las especies del género *Tillandsia* con más amplia distribución ecológica. Ésta se encuentra en un rango altitudinal de 0 a 1400 msnm, distribuida en las Indias Occidentales, al Sur de Estados Unidos (Florida), en Mesoamérica, Venezuela y en parte de México. En México existen registros de *T. utriculata* en Oaxaca, Hidalgo, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán, Campeche, Quintana Roo, y últimamente se ha registrado a la especie en Chiapas (Registro de herbario: Falcón, 99079, US; Tropicos.org, 2012; Pinzón *et al.*, 2011; Ceja *et al.*, 2010; Espejo *et al.*, 2007; Ramírez *et al.*, 2004; obs. pers.). Es posible encontrar la especie en ambientes de matorral de duna costera, manglar, selva baja inundable (tintal), así como en selva alta perennifolia (Pinzón *et al.*, 2011; Ramírez *et al.*, 2004).

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la plasticidad de *Tillandsia utriculata* L. mediante la comparación de la morfología y la fisiología de individuos de poblaciones procedentes del matorral de duna costera y de la selva alta perennifolia, en condiciones microambientales contrastantes.

Objetivos particulares

- Describir morfológicamente individuos de *T. utriculata* provenientes del matorral de duna costera y de la selva alta perennifolia.

- Cuantificar y comparar la densidad de estomas y tricomas foliares en individuos de *T. utriculata*, provenientes del matorral de duna costera y de la selva alta perennifolia.
- Analizar los cambios fisiológicos en el uso de luz y agua en individuos de *T. utriculata* del matorral de duna costera y de la selva alta perennifolia, sometidos a condiciones contrastantes de temperatura, humedad relativa, luz y agua.
- Analizar la plasticidad de la especie *Tillandsia utriculata*, a través de la plasticidad mostrada en las variables fisiológicas medidas en individuos de dos poblaciones.

HIPÓTESIS

1. Dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población presentarán una menor densidad estomática y una mayor densidad de tricomas foliares, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante.
2. Dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población conservarán el contenido relativo de agua de su tejido foliar durante la etapa de escasez de agua del experimento, en contraste con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante.
3. Dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población se mantendrán con tasas fotosintéticas en el tejido foliar (acumulación nocturna de ácido málico, tasa de transporte de

electrones y asimilación de CO₂) más altas durante la etapa de escasez de agua del experimento, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante.

4. Dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población presentarán una mayor eficiencia en el uso de agua en sus tejidos, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante; así mismo los individuos sometidos a estrés hídrico (trasplantados en la duna costera o después de 20 días de sequía) incrementarán la eficiencia en el uso de agua en sus tejidos.
5. Dado que la especie *Tillandsia utriculata* está presente en hábitats con un amplio rango de condiciones ambientales, entonces los individuos de las dos poblaciones serán muy plásticos en su comportamiento fisiológico al ser sometidos a condiciones ambientales contrastantes, sin embargo, presentarán diferencias en su fisiología dependiendo del sitio de origen de la población.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Para poner a prueba las hipótesis planteadas, se realizaron mediciones de variables morfológicas y fisiológicas en individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata*, de sitios con condiciones ambientales contrastantes (matorral de duna costera y selva alta perennifolia), que fueron trasplantados a dos sitios (matorral de duna costera y bosque mesófilo). En la figura 1 se especifican las variables medidas, la procedencia de las poblaciones y los sitios de trasplante.

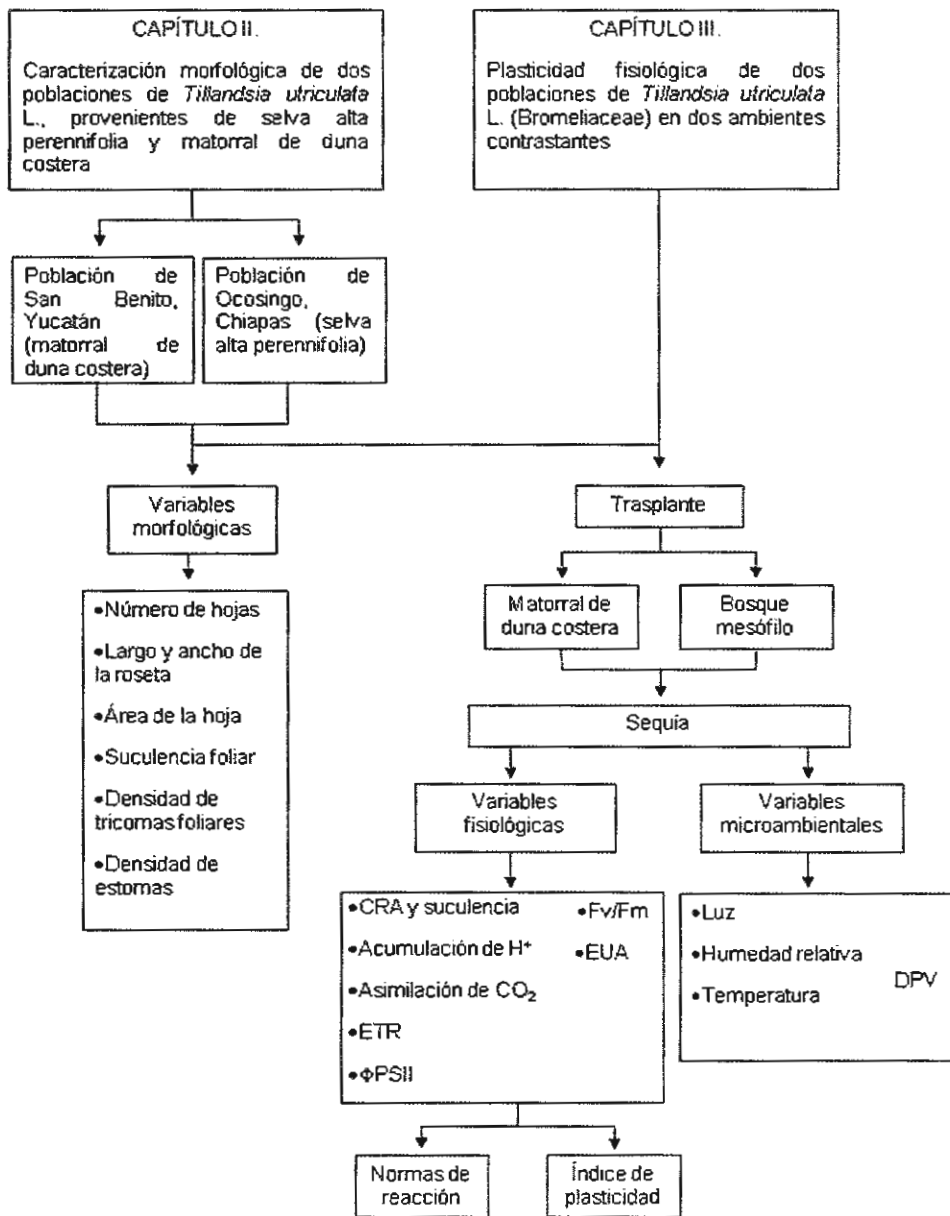


Figura 1. Estrategia experimental con las actividades realizadas para probar las hipótesis.

BIBLIOGRAFÍA

Andersson, S. (1989a). Phenotypic plasticity in *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Plant Systematic and Evolution*, 168, 19-38.

- Andersson, S. (1989b). Life-history evolution in *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Oecologia*, 80, 540-545.
- Andersson, S. (1990). A phenetic study of *Crepis tectorum* in Fennoscandia and Estonia. *Nordic Journal of Botany*, 9, 589-600.
- Andersson, S. (1991). Geographical variation and genetic analysis of leaf shape in *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Plant Systematic and Evolution*, 178, 247-258.
- Andersson, S. (1993). Morphometric differentiation, patterns of interfertility and the genetic basis of character evolution in *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Plant Systematic and Evolution*, 184, 27-40.
- Andersson, S. y R.G. Shaw (1994). Phenotypic plasticity in *Crepis tectorum* (Asteraceae): genetic correlations across light regimes. *Heredity*, 72, 113-125.
- Andrade, J.L. y P.S. Nobel (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica*, 29, 261-270.
- Andrade, J.L., E.A. Graham y G. Zotz (2004). Determinantes morfofisiológicos y ambientales de la distribución de epífitas en el dosel de bosques tropicales, en *Fisiología Ecológica en Plantas. Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. H. Marino Cabrera (ed). Valparaíso, Chile. pp. 139-156.
- Baldwin, I.T. (1999). Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example of adaptive phenotypic plasticity. *Journal of Chemical Ecology*, 25, 3-30.
- Baskauf, C.T. y W.G. Eickmeier (1994). Comparative ecophysiology of a rare and a widespread species of *Echinacea* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 81, 958-964.
- Benzing, D.H. (1987). Vascular epiphytism: Taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74, 183-204.
- Benzing, D.H. (1990). *Vascular Epiphytes. General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 376 p.
- Benzing, D.H. (1998). Vulnerabilities of tropical forest to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change*, 39, 519-540.
- Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 690 p.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow (1971). The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid bromeliads. *Botanical Gazette*, 132, 19-30.

- Benzing, D. H. y A. Renfrow (1980). The nutritional dynamics of *Tillandsia circinnata* in Southern Florida and the origin of the "air plant" strategy. *Botanical Gazette*, 14, 165-172.
- Braam, J. y R.W. Davis (1990). Rain, wind and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in *Arabidopsis*. *Cell*, 60, 357-364.
- Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115–155.
- Bradshaw, A.D. y K. Hardwick (1989). Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 137-155.
- Brock, M.T., C. Weinig y C. Galen (2005). A comparison of phenotypic plasticity in the native dandelion *Taraxacum ceratophorum* and its invasive congener *T. officinale*. *New Phytologist*, 166, 173-183.
- Ceja, R. J., A. Mendoza, A. R. López, A. Espejo, B. Pérez y J. García (2010). Las epífitas vasculares del estado de Hidalgo, México: diversidad y distribución. *Acta Botánica Mexicana*, 93, 1-39.
- Chazdon, R.L. y S. Kaufman (1993). Plasticity of leaf anatomy of two rainforest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*, 7, 385-394.
- Crick, J.C. y J.P. Grime (1987). Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist*, 107, 403-414.
- Cruz-García, S., I. Garrido-Jiménez y C.T. Hornung-Leoni (2010). Las bromelias como importantes fitotelmata. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y Suculentas*, 7, 8-10.
- De Jong, G. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166, 101-118.
- De Witt, T.J. y S.M. Scheiner (2004). *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*. Oxford University Press, Oxford, UK. 247 p.
- Espejo, S.A., A.R. López, N. Martínez y V. A. Pulido (2007). Bromeliad flora of Oaxaca, México: richness and distribution. *Acta Botánica Mexicana*, 81, 71-147.
- Futuyma, D.J. y G. Moreno (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 19, 207-233.
- Galloway, L.F. (1995). Response to natural environmental heterogeneity: maternal effects and selection on life-history characters and plasticities in *Mimulus guttatus*. *Evolution*, 49, 1095-1107.

- González, A.V. y E. Gianoli (2004). Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica*, 26, 185–190.
- Griffith, T.M. y S.E. Sultan (2005). Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*, 166, 141-148.
- Griffiths, H. (1992). Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants. *Plant Cell and Environment*, 15, 1051-1062.
- Griffiths, H. y K. Maxwell (1999). In memory of C.S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopy relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology*, 13, 15-23.
- Haslam, R., A. Borland y H. Griffiths (2002). Short-term plasticity of crassulacean acid metabolism expression in the epiphytic bromeliad *Tillandsia usneoides*. *Functional Plant Biology*, 29, 749-756.
- Jenkins, J.B. (1975). *Genetics*. Houghton Mifflin Company, Boston, Massachusetts, USA. 562 p.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rainforest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59, 1-136.
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 513 p.
- Laube, S. y G. Zotz. (2003). Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology*, 17, 598-604.
- Lüttge, U. (1989). *Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 288 p.
- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93, 629-657.
- Martin, C.E., K.W. McLeod, C.A. Eades y A.F. Pitzer (1985). Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette*, 146, 489-494.
- Martin, C.E., A. Tüffers, W.B. Herppich y D.J. von Willert (1999). Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphytic crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *International Journal of Plant Science*, 160, 307-313.

- Mejía-Chang, M. (2009). Los isótopos estables de oxígeno como indicadores del uso y el intercambio de agua en las epífitas vasculares tropicales. *Acta Biológica Panamensis*, 1, 46-67.
- Miner, B.G., S.E. Sultan, S.G. Morgan, D.K. Padilla y R.A. Relyea (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 685-692.
- Nobel, P.S. (1991). Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytologist*, 119, 183-205.
- Núñez-Farfán, J., S.A. Careaga, J. Fornoni, L. Ruíz-Montoya y P.L. Valverde (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 6, 16-24.
- Ögren, E. y U. Sundin (1996). Photosynthetic responses to variable light: a comparison of species from contrasting habitats. *Oecologia*, 106, 18-27.
- Osmond, C.B. (1978). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*, 29, 379-414.
- Oyama, K. (1994). Ecological amplitude and differentiation among populations of *Arabis serrata* Fr. And Sav. (Brassicaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 155, 220-234.
- Palacio, K. y N. Rodríguez (2007). Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 187-198.
- Parra, E. y N. Rodríguez (2007). Plasticidad fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 91-102.
- Pearcy, R.W. (1999). Responses of plants to heterogeneous light environments, en *Handbook of Functional Plant Ecology*. Francisco Pugnaire y Fernando Valladares (eds.). Marcel Dekker Inc., New York, New York, USA. pp 269-314.
- Pinzón, J.P., I.M. Ramírez-Morillo y G. Carnevali (2011). Morphometric analyses within the *Tillandsia utriculata* L. complex (Bromeliaceae) allow for the recognition of a new species, with notes on its phylogenetic position. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 353-365.
- Platenkamp, G.A.J. (1990). Phenotypic plasticity and genetic differentiation in the demography of the grass *Anthoxanthum odoratum*. *Journal of Ecology*, 78, 772-788.

- Poltz, K. y G. Zotz (2011). Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica*, 43, 165-172.
- Premoli, A.C., E. Raffaele y P. Mathiasen (2007). Morphological and phenological differences in *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations: Evidence from a common garden. *Austral Ecology*, 32, 515-523.
- Ramírez, I. y G. Carnevali (1999). A new taxon of *Tillandsia*, some new records, and a checklist of the Bromeliaceae from the Yucatan Peninsula. *Harvard Papers in Botany*, 4, 185-194.
- Ramírez, I., G. Carnevali y F. Chi (2004). *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica, A.C. México, D.F., México. 124 p.
- Ricalde, M.F., J.L. Andrade, R. Durán, J.M. Dupuy, J.L. Simá, R. Us-Santamaría y L.S. Santiago (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871-880.
- Richards, P.W. (1996). *The Tropical Rain Forest: an Ecological Study*. Cambridge University Press. UK. 600p.
- Saldaña, A., E. Gianoli y C.H. Lusk (2005). Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145, 252–257.
- Sánchez-Monge, E. (1961). *Genética*. Omega, Madrid, España. 437 p.
- Scheiner, S.M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 35-68.
- Smith L.B. y R.J. Downs (1974). Pitcarnioideae (Bromeliaceae) Flora Neotropica. Monograph no. 14, pt. 1. Haffner Press New York, New York. pp. 1-662.
- Smith L.B. y R.J. Downs (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae) Flora Neotropica. Monograph no. 14, pt. 2. Haffner Press New York, New York. pp. 663-1492.
- Smith L.B. y R.J. Downs (1979). Bromelioideae (Bromeliaceae) Flora Neotropica. Monograph no. 14, pt. 3. Haffner Press New York, New York. pp. 1493-2142.
- Smith, J.A.C., H. Griffiths y U. Lüttge (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. I. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad. *Plant, Cell and Environment*, 9, 359-376.

- Steinger, T., B.A. Roy y M.L. Stanton (2003). Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 313-323.
- Sultan, S.E. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44, 363-383.
- Sultan, S.E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5, 537-542.
- Sultan, S.E. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82, 328-343.
- Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz (1993). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, 47, 1009-1031.
- Taiz, L., E. Zeiger (2010). *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Incorporated, Sunderland, Massachusetts, USA. 700 p.
- Tropicos.org (2012). Missouri Botanical Garden. *Tillandsia utriculata* L. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Name/4300587>. Acceso 10 de abril de 2012.
- Valladares, F. (2008). *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante. Naturaleza y Parques Nacionales*. Serie Técnica. Madrid, España. 589 p.
- Valladares, F., W.J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima y R.W. Pearcy (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81, 1925-1936.
- Van Tienderen, P.H. (1997). Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*, 51, 1372-1380.
- Weinig, C. (2000). Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution*, 54, 441-451.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK. 814 p.
- Xu, F., W. Guo, R. Wang, W. Xu, N. Du y Y. Wang (2009). Leaf movement and photosynthetic plasticity of black locust (*Robinia pseudoacacia*) alleviate stress under different light and water conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31, 553-563.
- Zunino, M. y A. Zullini (2003). *Biogeografía: la Dimensión de la Evolución*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 359 p.

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE INDIVIDUOS DE DOS POBLACIONES DE *TILLANDSIA UTRICULATA* L., PROVENIENTES DE MATORRAL DE DUNA COSTERA Y SELVA ALTA PERENNIFOLIA

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas, se encuentran diferentes combinaciones de condiciones abióticas, (radiación, temperatura, disponibilidad de agua, características propias del sustrato, etc.) que repercuten en el desarrollo de las plantas, modificando, entre otras cosas, su morfología (Lambers *et al.*, 2008; Molina-Montenegro *et al.*, 2005; Körner, 2003; Gianfagna *et al.*, 1992). Dentro de estas modificaciones morfológicas, las más comunes son 1) las mecánicas, como la variación en el ángulo foliar y la orientación floral (Patiño *et al.*, 2002; Myers *et al.*, 1997; Valladares y Pearcy, 1997); 2) las estructuras internas, que incluyen la variación en las características estructurales del tejido foliar (Prock y Körner, 1996; Lindorf, 1994), y 3) las estructuras externas, como la variación en la densidad de estomas y tricomas (Gutschick, 1999; Dimmitt, 1985).

En las bromeliáceas resalta el follaje, más que sus tallos y sus raíces, debido a que las hojas constituyen la mayor parte del cuerpo vegetativo y a que muchas de las funciones que en otros individuos son propias solo de la raíz o solo de las hojas, operan juntas en esta familia. En base a esto, la composición de tricomas y estomas de las hojas en la familia Bromeliaceae determina el modo de captura de los recursos (H_2O , CO_2 , etc.) y las condiciones necesarias para el crecimiento, de manera más marcada que en la mayoría de las demás familias. Por eso, la relación entre tricomas y estomas varía dependiendo de la función de la hoja y sugiere las condiciones básicas que ayudan a explicar cómo la familia Bromeliaceae puede estar presente en muchos ambientes, con frecuencia adversos (Benzing, 2000).

Tricomas

En la superficie epidérmica, a veces se observan células llamadas tricomas que son apéndices unicelulares o pluricelulares en forma de pelos simples o ramificados, escamas, escudos, etc. (López, 1998). Los tricomas absorbentes de la familia Bromeliaceae son estructuras multicelulares hechas de un escudo horizontal (de células vacías muertas) que se desarrolla sobre la superficie de la hoja y un eje vertical (de células vivas) que penetra dentro del mesófilo, y son la clave del epifitismo en esta familia (Stefano *et al.*, 2008; Rauh, 1990; Benzing, 1980).

El agua que tiene contacto con las hojas es absorbida por las células periféricas del escudo, pasa a las células centrales, posteriormente fluye a través de las células subyacentes del eje vertical y es distribuida en el tejido interno a lo largo de un curso que puede ser comparado (bajo un punto de vista funcional) con el curso seguido por soluciones en la raíz de plantas terrestres (Brighigna *et al.*, 1988). Cuando los tricomas se encuentran secos, mantienen sus partes móviles (las alas) levantadas, dando a la hoja una apariencia grisácea, y cuando los tricomas están húmedos, las alas descienden adhiriéndose a la superficie de la hoja, con lo que recuperan su color verde brillante (Stefano *et al.*, 2008). Sin embargo, se ha encontrado que esta tendencia de los tricomas a adherirse sobre la hoja cuando se encuentran en un estado húmedo, puede propiciar la disminución en el intercambio gaseoso debido a la obstrucción que ejercen sobre los estomas, fenómeno que depende en gran parte de la flexibilidad de las alas del tricoma (Benzing *et al.*, 1978). Así, existen estudios en los que se ha demostrado que diferentes estrategias en los individuos del género *Tillandsia*, presentan diferente distribución de los tricomas en la superficie foliar, con una mayor concentración de dichos tricomas en la base de la hoja (en el caso de individuos con presencia de tanque), o una distribución uniforme a lo largo de toda la superficie de la hoja (en el caso de individuos carentes de tanque; Benzing, 2000). De igual forma, se ha demostrado el confinamiento de ciertas especies a ambientes con características determinadas, en base a la densidad de tricomas, así como a otros factores como el tamaño, simetría y flexibilidad de las alas (Stefano *et al.*, 2008; Benzing *et al.*, 1978),

Se han propuesto numerosas funciones de los tricomas del género *Tillandsia*, además de la absorción de nutrimentos (Benzing, 2000), las más comunes son 1) la protección contra

la radiación solar debido al aumento en la superficie reflectante (Lütge *et al.*, 1986; Benzing, 1980; Benzing *et al.*, 1978); 2) el bloqueo mecánico contra depredadores y patógenos (Benzing, 2000); 3) la captura eficiente y la retención mecánica de nutrientes minerales y partículas orgánicas en la superficie foliar, que luego son transportados al interior de la hoja (Brighigna, 1991; Nyman *et al.*, 1987; Benzing, 1980; Tukey, 1970); 4) el albergue de microflora filósfera degradadora (bacterias, hongos, levaduras) y cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Stefano *et al.*, 2008); y 5) la reducción de la transpiración, al formar una capa densa que cubre los estomas (Brown, 1972).

Estomas

Los estomas son pequeños órganos con poros que se encuentran en la superficie de las hojas principalmente, los cuales permiten la comunicación entre el interior de la hoja y el ambiente exterior. Estos órganos están delimitados por un par de células especializadas llamadas células guarda, que controlan el intercambio de gases (los más importantes son el vapor de agua y el CO₂), y por células de sostén, que son las adyacentes a las células guarda (Cronquist, 1987; Zeiger *et al.*, 1987). Las células guarda, que por lo común tienen una forma arriñonada estrecha o de una salchicha ancha y están colocadas una al lado de la otra y responden principalmente a señales ambientales cambiando sus dimensiones, lo que da lugar a la regulación del tamaño del poro o apertura estomática (Hetherington y Woodward, 2003; Zeiger *et al.*, 1987). Aunque en recientes trabajos se muestra que el control de la apertura estomática por señales ambientales depende al mismo tiempo de los efectos que ocasiona la hormona vegetal ABA (ácido abscísico) sobre los estomas: alteraciones en el turgor de las células guarda (por flujos iónicos y concentración de azúcares), cambios en la organización del citoesqueleto, alteraciones en la expresión génica y tráfico en la membrana (Israelsson *et al.*, 2006; Hetherington, 2001; Schroeder *et al.*, 2001).

En la ausencia de selectividad espacial para la difusión de agua y CO₂, los estomas proveen una adaptación temporal, ya que cuando el agua es limitante y las células guarda pierden su turgencia, quedan unidas entre sí en toda su longitud, cerrando el poro estomático y logrando prevenir la excesiva y deletérea pérdida de agua. Sin embargo, cuando estas células se encuentran turgentes, se encorvan en el centro, dejando entre

ellas una abertura definida, el poro estomático. De esta forma se pone en evidencia que los factores ambientales que gobiernan los cambios en las células acompañantes (agua y luz), inducen modificaciones en la presión osmótica de estas células que, incluyendo la acidez o alcalinidad (el potencial hidrógeno; pH) del citoplasma, dan como resultado cambios en la turgencia, produciendo la apertura o el cierre estomático (Cronquist, 1987; Zeiger *et al.*, 1987).

En muchos estudios se ha reportado el efecto de variables ambientales en el desarrollo y la morfología de los estomas, considerando las fluctuaciones en la concentración de CO₂ (propias de un gradiente altitudinal) como el principal factor de cambio (Van Der Burgh *et al.*, 1993). Sin embargo, existen trabajos en los que se señala un mayor impacto de otros factores ambientales (que también responden a un gradiente altitudinal) sobre el desarrollo de los estomas, como la calidad y disponibilidad de luz, que produce diferencias en la densidad estomática, siendo que plantas más expuestas tienen menor densidad de estomas que plantas sombreadas (Liu-Gitz *et al.*, 2000; Ceulemans *et al.*, 1995), la exposición a la sequía durante el desarrollo de las hojas disminuye la densidad estomática (Awada *et al.*, 2002; Cihra y Brun, 1975), y la precipitación tiene el efecto contrario a dicha sequía (Körner *et al.*, 1986).

En base a lo anterior, los objetivos del presente capítulo son: describir morfológicamente individuos de *Tillandsia utriculata* provenientes del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas; y cuantificar y comparar la densidad de estomas y tricomas foliares en individuos de *T. utriculata*, provenientes del matorral de duna costera y de la selva alta perennifolia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para caracterizar a los individuos de *Tillandsia utriculata* L. colectados de una población con hábitat en el matorral de duna costera (San Benito, Yucatán) a la cual denominamos población SB, y de otra población con hábitat en la selva alta perennifolia (Ocosingo,

Chiapas) a la cual denominamos población Oco, se obtuvieron organismos cercanos entre sí en cada sitio de colecta con el fin de tener una mayor probabilidad de obtener individuos que compartieran al menos un progenitor. A dichos individuos se les midieron rasgos morfológicos para determinar si las condiciones ambientales de los sitios de origen han dado lugar a alguna diferenciación morfológica entre las poblaciones y, de ser así, indagar en las repercusiones de dicha diferenciación morfológica en su fisiología.

Especie de estudio

Los individuos de *Tillandsia utriculata* son plantas epífitas de 0.5 a 2 m de alto. Hojas de color verde brillante, lepidotas en el envés, solapadas, vainas formando reservorios de agua y materia orgánica; láminas linear-triangules, de 2-7 cm de ancho. Inflorescencia central, erecta, ampliamente 2 ó 3 dividida, glabra; escapo igual o excediendo las hojas; frecuentemente castaño-violeta (Ramírez *et al.*, 2004). *Tillandsia utriculata* es una especie con fotosíntesis CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, por sus siglas en inglés) que se distribuye en las Indias Occidentales, al Sur de Estados Unidos (Florida), en Centroamérica, Venezuela y en parte de México (Ramírez *et al.*, 2004). En México existen registros de *T. utriculata* en Oaxaca (Espejo *et al.*, 2007), Hidalgo (Ceja *et al.*, 2010), Tamaulipas, Veracruz, Yucatán, Quintana Roo (Ramírez *et al.*, 2004), y últimamente se ha registrado a la especie en Chiapas (Pinzón *et al.*, 2011). Es posible encontrar la especie en ambientes de matorral de duna costera, manglar, selva baja inundable (tintal; Ramírez *et al.*, 2004), también existen registros recientes de *T. utriculata* en selva alta perennifolia (Pinzón *et al.*, 2011).

Sitios de colecta

Se eligieron como sitios de colecta dos hábitats de *Tillandsia utriculata* con condiciones ambientales contrastantes cercanos a los extremos de los rangos de altitud donde la especie crece (Cuadro 1):

San Benito, Yucatán: San Benito es una localidad perteneciente al municipio de Dzemul, está localizada en la costa central del estado de Yucatán, México (21°20'N, 89°10'W; con una altitud menor a los 3 metros sobre el nivel del mar; msnm). El clima es seco, con lluvias entre junio y septiembre, y una precipitación total anual de ca. 560 mm. La temperatura media anual es de 24-26 °C, la máxima es de 44°C y la mínima de 15°C

(Figura 2; Rico-Gray *et al.*, 1987). Con una vegetación de matorral de duna costera, las especies dominantes son *Agave angustifolia* Haw. (Agavaceae), *Bravaisia tubiflora* Hemsl. (Acanthaceae), *Bumelia retusa* Swartz (Sapotaceae), *Coccoloba uvifera* L. (Polygonaceae), *Coccothrinax readii* Quero (Arecaceae), *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae), *Mammillaria gaumeri* Orcutt (Cactaceae), *Pithecellobium keyense* Britton ex Coker (Fabaceae), *Scaevola plumieri* (L.) Vahl (Goodeniaceae), *Schomburgkia tibicinis* Batem. (Orchidaceae), *Suriana maritima* L. (Surianaceae) y *Tournefortia gnaphalodes* (L.) R. Br. ex Roem., Schult. (Boraginaceae; Rico-Gray, 1989; Rico-Gray *et al.*, 1987). De las especies anteriores, se ha encontrado como hospedera de *T. utriculata* a *Coccothrinax readii*, junto con otros hospederos como *Enriquebeltrania crenatifolia* (Miranda) Rzed. (Euphorbiaceae), *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. f. (Arecaceae), *Bonellia macrocarpa* (Cav.) B. Stahl & Kallersjo (Primulaceae) y *Gymnanthes lucida* Sw. (Euphorbiaceae; obs. pers.).

Ocosingo, Chiapas: Selva alta perennifolia que se localiza en las Montañas del norte de Chiapas en su porción oriente, por lo que la mayor parte de su territorio es montañoso. Las coordenadas geográficas del sitio de colecta son 16° 54' N y 92° 06' W. Su altitud es de 900 msnm. Limita al norte con el municipio de Palenque, al este y al sur con la República de Guatemala, al suroeste con el municipio de las Margaritas y al noroeste con el municipio de Chilón, Oxchuc, Altamirano y San Juan Cancuc. En este municipio predominan las zonas accidentadas, y en el sureste las zonas planas. Presenta temperatura media anual de 24.3°, alcanzando temperaturas máximas de 29° y mínimas de 14° (Figura 2). La precipitación media anual para la ciudad de Ocosingo es de 1804 mm. Con una vegetación de selva alta perennifolia, las especies que predominan son: *Attalea liebmanni* (Becc.) (Arecaceae), *Quercus robur* L. (Fagaceae), *Cedrela spp.* (Meliaceae), *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae), *Platymiscium dimorphandrum* Donn. Sm. (Fabaceae), *Manilkara zapota* (L.) P. Royen (Sapotaceae), *Castilla elastica* Sessé ex Cerv. (Moraceae), *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen (Pinaceae), *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae), *Zuelania guidonia* (Sw.) Britt. & Millsp. (Salicaceae), *Ficus glabrata* Kunth (Moraceae), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Malvaceae), *Cecropia peltata* L. (Urticaceae), *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) y *Guadua aculeata* Rupr. ex E. Fourn. (Poaceae; SEGOB, 2003); y se han encontrado individuos de *T. utriculata* en *Guazuma ulmifolia* y *Castilla elastica* (obs. pers.). En el cuadro 1 se hacen evidentes las

diferencias generales entre los sitios de colecta y en la figura 2 se aprecian las características específicas de precipitación y temperatura de cada sitio a lo largo de un año (promedio de los datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional del año 1971 al 2000).

Cuadro 1. Comparación de las condiciones ambientales en los sitios de colecta (datos tomados de Torres *et al.*, 2010; SEGOB, 2003; Rico-Gray *et al.*, 1987; Miranda y Hernández, 1963 y del Servicio Meteorológico Nacional).

San Benito, Yucatán	Ocosingo, Chiapas
Costa central del Estado de Yucatán	Montañas del oriente de México
Altitud: < 3 msnm	Altitud: 900 msnm
Precipitación anual: 560 mm	Precipitación anual: 1804 mm
Temperatura media anual: 25° C	Temperatura media anual: 24° C
Temperatura máxima anual: 44° C	Temperatura máxima anual: 29° C
Temperatura mínima anual: 15° C	Temperatura mínima anual: 14° C
Tipo de vegetación: matorral de duna costera, cuya altura máxima es de 2.7 m, y donde predominan las especies arbustivas, herbáceas y palmas.	Tipo de vegetación: selva alta perennifolia, cuya altura es mayor de 30 m, y donde predominan los árboles altos que permanecen verdes todo el año.

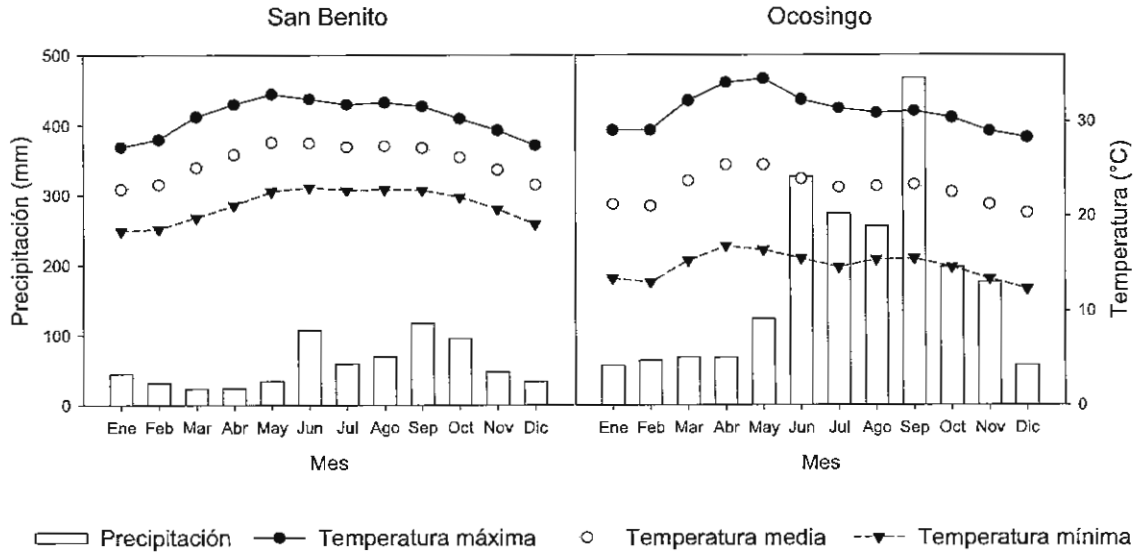


Figura 2. Climograma anual de los sitios de colecta: San Benito, Yucatán (matorral de duna costera) y Ocosingo, Chiapas (selva alta perennifolia).

Medición de variables morfológicas

Caracterización de la roseta

Se caracterizó la roseta de los individuos de *Tillandsia utriculata* colectados de ambas poblaciones (SB y Oco), a través de los siguientes parámetros: número total de hojas por roseta, tamaño de la roseta (altura y ancho), área de una hoja antigua y succulencia foliar de una hoja antigua. El número de hojas se contó para cada una de las rosetas. El tamaño de las rosetas se determinó midiendo la altura y el ancho de éstas (Figura 3) con una regla y un calibrador vernier. El área de una hoja antigua de cada individuo se obtuvo al aplicar la fórmula para el área de un triángulo, utilizando los valores del largo de la hoja y el ancho de la base de ésta, obtenidos con una regla. Estas variables se midieron en 15 individuos de cada población.

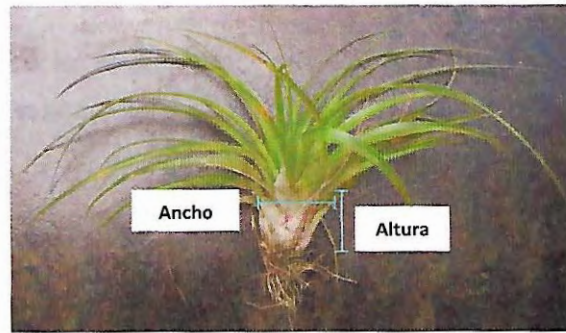


Figura 3. Representación esquemática de la altura y el ancho de la roseta de *Tillandsia utriculata*.

La succulencia foliar como una medida de la capacidad de los individuos para acumular agua en un área determinada, se calculó utilizando un fragmento de hoja por individuo, del cual se obtuvo el peso fresco en el momento de la colecta, el peso seco después de tres días en una cámara de secado a 60° y el área en el medidor de área foliar (LI-3100, Li-Cor Inc. Lincoln, USA). Con esos datos se aplicó la siguiente fórmula (Steubing *et al.*, 2002):

$$\text{Succulencia (mg/cm}^2\text{)} = \frac{(\text{Peso fresco} - \text{peso seco}) * 1000}{\text{Área (cm}^2\text{)}}$$

Densidad de tricomas y estomas

Para facilitar el conteo, se “rasuró” a la hoja con una espátula (para eliminar las alas de los tricomas y poder visualizar los estomas) y posteriormente se obtuvieron impresiones del ápice, la parte media y la base de la hoja, con ayuda de un esmalte transparente para uñas. Una vez obtenidas las impresiones, éstas fueron fijadas en portaobjetos y cubreobjetos, y posteriormente examinadas en el microscopio óptico Leica, modelo DME (Leica Microsystems GmbH, Weitzlar, Alemania), con el objetivo de 10x. Posteriormente se obtuvieron imágenes de las impresiones con una cámara digital Moticam, modelo 2500 (Motic China Group Co. LTD, China), y fueron descargadas a una computadora a través del Software Motic Images Plus v. 2.0 (Motic China Group Co. LTD, China), con el cual se

obtuvo el área de observación (0.3639 mm^2), y después el conteo de estomas y las cicatrices de los tricomas. Finalmente, la densidad fue ajustada a tricomas o estomas por mm^2 . Esto se realizó en cinco individuos de cada población.

Análisis estadísticos

Para buscar diferencias entre las poblaciones en el número de hojas por roseta, el alto y ancho de la roseta, el área de una hoja extendida y la succulencia foliar se utilizaron pruebas de t. Para identificar diferencias en la densidad estomática en cada sección de la hoja (ápice, parte media y base) se realizaron ANOVAs de una vía.

Se realizaron ANOVAs de dos vías para buscar diferencias en la densidad de tricomas entre poblaciones y entre las caras de la hoja (adaxial y abaxial), para cada sección de la hoja por separado. También se emplearon ANOVAs de dos vías para hallar diferencias en la densidad de tricomas y estomas entre poblaciones y secciones de la hoja, en cada cara de la hoja por separado.

Por último, se utilizó un ANOVA de tres vías para buscar diferencias en la densidad de tricomas entre poblaciones, caras de la hoja y secciones.

RESULTADOS

Caracterización de la roseta

Los individuos colectados de *Tillandsia utriculata* de la población del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (población SB) y de la selva alta perennifolia de Ocosingo Chiapas (población Oco), mostraron diferencias estadísticas significativas en el número total de hojas por roseta ($P < 0.001$). Presentaron un mayor número de hojas los individuos provenientes de la población Oco con una media de 30.8 ± 3.8 hojas por individuo, en contraste con los individuos provenientes de la población SB que tuvieron una media de 24.7 ± 3.6 hojas por individuo (Figura 4).

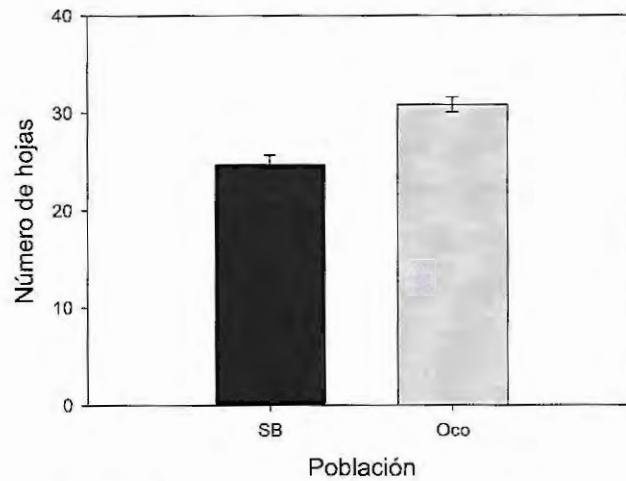


Figura 4. Número de hojas de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).

El tamaño de la roseta de los individuos colectados (Figura 5) no presentó diferencias estadísticas significativas en la altura entre poblaciones ($P=0.207$), sin embargo, el ancho de la roseta sí presentó diferencias ($P=0.028$), siendo más ancha la roseta de los individuos de la población Oco (4.8 ± 0.6), en comparación con la de los individuos de la población SB (4.2 ± 0.9).

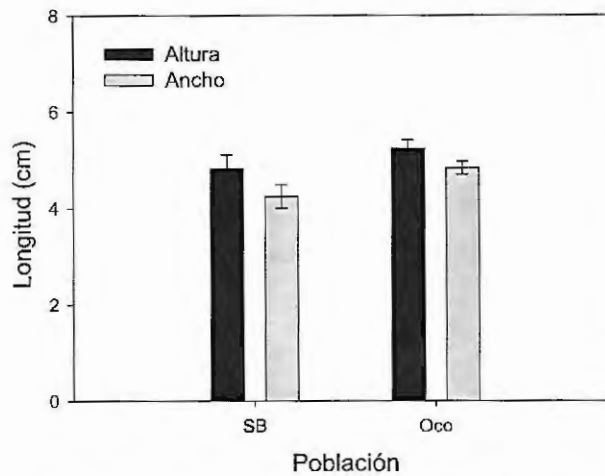


Figura 5. Altura y ancho de la roseta de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).

Las poblaciones no mostraron diferencias en el área de sus hojas ($P=0.088$), sin embargo, se identificó una tendencia por parte de los individuos de la población Oco a tener hojas con mayor área que los de la población SB, con medias de 31.9 y 24.3 cm^2 , respectivamente (Figura 6). Esto probablemente se deba al tamaño de la muestra (una hoja de 10-15 individuos de cada población), o a que los individuos colectados se eligieron tratando de que el tamaño de éstos sea similar en las dos poblaciones y no según su edad.

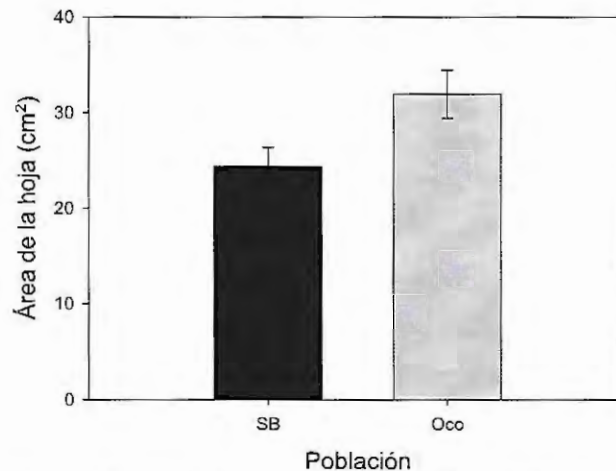


Figura 6. Área de una hoja en su máximo de expansión de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).

La succulencia foliar presentó diferencias estadísticas significativas entre poblaciones ($P<0.001$), alcanzando valores mayores de succulencia los individuos de la población SB ($56.9 \pm 8.92 \text{ mg/cm}^2$) en comparación con los de la población Oco ($45.02 \pm 5.65 \text{ mg/cm}^2$; Figura 7).

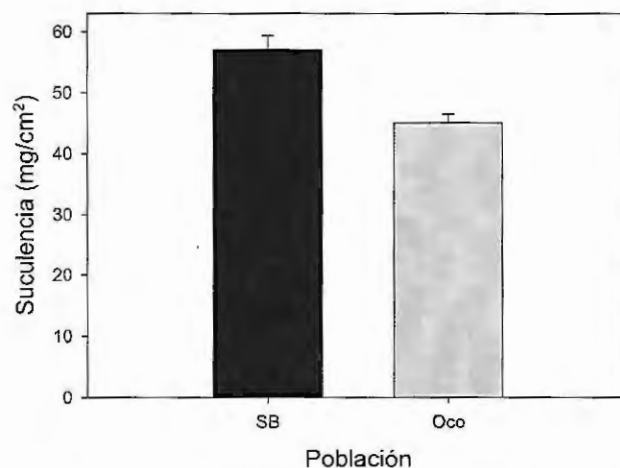


Figura 7. Suculencia foliar de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones: SB (San Benito, Yucatán; matorral de duna costera) y Oco (Ocosingo, Chiapas; selva alta perennifolia).

Densidad de tricomas y estomas

En general, las poblaciones de *Tillandsia utriculata* mostraron diferencias estadísticas significativas en la densidad de tricomas foliares ($P < 0.001$), presentando una menor densidad de tricomas los individuos de la población SB (proveniente del matorral de duna costera), en comparación con los de la población Oco (selva alta perennifolia).

Ambas poblaciones presentaron menor densidad de tricomas en la parte adaxial (haz), en comparación con la parte abaxial de la hoja (envés; Figura 8) y, a pesar de que hubo diferencias estadísticas entre poblaciones en la densidad de tricomas de la base ($P = 0.01$), no se presentaron diferencias significativas en la densidad entre haz y envés de dicha sección ($P > 0.05$), fenómeno que no se repite en las otras dos secciones de la lámina foliar en las poblaciones. La mayor densidad de tricomas en los individuos de la población SB fue alcanzada en la sección del ápice de la zona abaxial de la hoja (30.22 tric/mm^2), sin embargo, para los individuos de la población Oco, la sección de mayor densidad de tricomas fue la base en ambas caras de la hoja (adaxial= 31.87 tric/mm^2 ; abaxial= 32.97 tric/mm^2). En contraste con estos últimos valores de la población Oco, la densidad de tricomas en la sección de la base para los individuos de la población SB fue de 24.18 tric/mm^2 en la parte adaxial y de 23.08 tric/mm^2 en la parte abaxial.

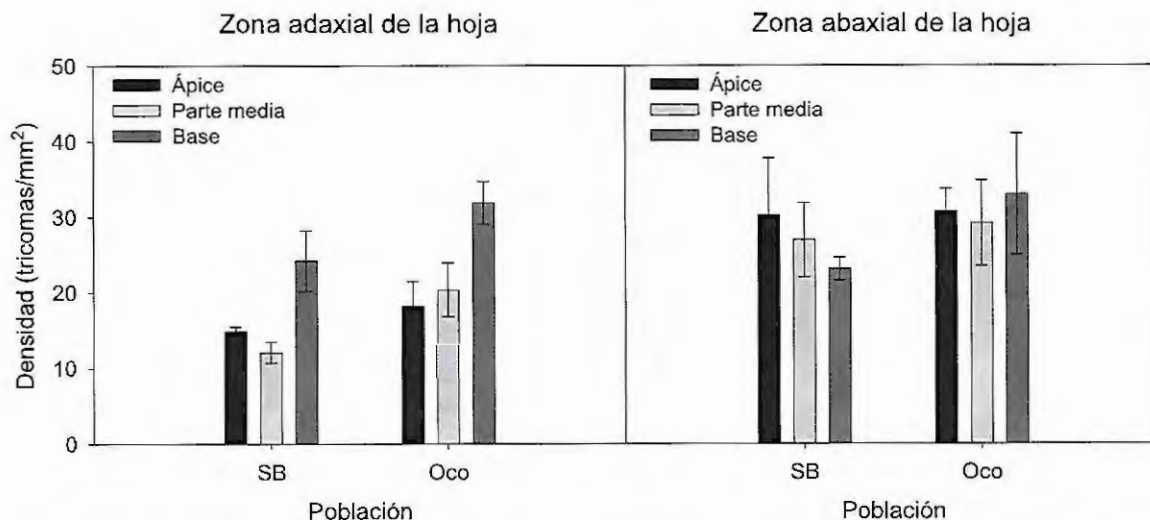


Figura 8. Densidad de tricomas (media \pm error estándar) en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán; y Oco, de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas), en las dos caras de la hoja (zona adaxial y abaxial), en tres secciones (ápice, parte media y base).

La lámina foliar de los individuos de *Tillandsia utriculata* presenta estomas solamente en la zona abaxial (envés). La densidad de estomas en los individuos de *Tillandsia utriculata* no presentó diferencias estadísticas significativas entre poblaciones, ni entre secciones de la hoja ($P > 0.05$). En la figura 9, se puede observar una tendencia por parte de los individuos de ambas poblaciones a concentrar la mayor densidad de estomas en la sección del ápice de la hoja y la menor densidad en la base de la misma. También se aprecia una leve tendencia por parte de los individuos de la población SB a tener una menor densidad de estomas, en comparación con los de la población Oco.

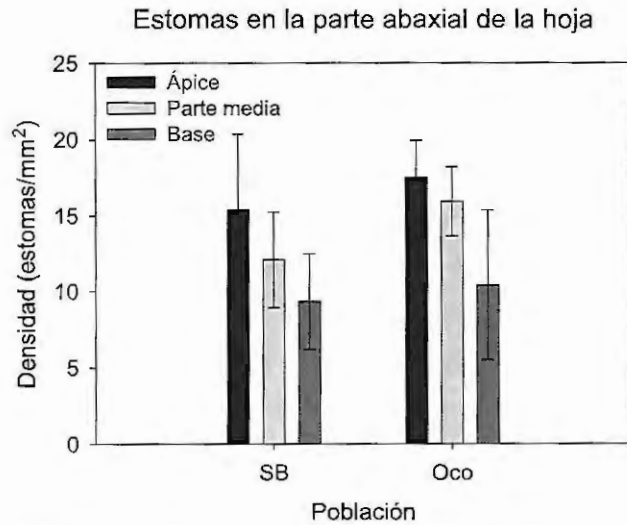


Figura 9. Densidad de estomas (media \pm error estándar) en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán; y Oco de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas), en tres secciones de la hoja (ápice, parte media y base).

DISCUSIÓN

Los individuos de *Tillandsia utriculata* colectados no presentaron diferencias estadísticas significativas en el área de la hoja o tamaño de la roseta (altura), lo cual sí permite hacer comparaciones en las otras características de dichas rosetas, como la densidad de tricomas y estomas presentes en sus hojas. Un caso a resaltar es la diferencia en la morfología de la roseta (Figura 5), que fue más estrecha en los individuos de la población proveniente del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (población SB), en comparación con los de la población proveniente de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas (población Oco), lo que podría contribuir a aumentar la capa límite de la planta y así aislarla de la atmósfera y disminuir la tasa de evaporación de agua almacenada en el tanque en este sitio, en el que predominan las altas temperaturas y las lluvias son poco frecuentes.

Los resultados muestran que la densidad de tricomas foliares fue menor en los individuos de *Tillandsia utriculata* provenientes del ambiente con mayor exposición a la luz, menor disponibilidad de agua y vientos frecuentes (población SB; Figura 8), contrario a lo

encontrado por Reyes-García y Griffiths (2009), y por Gómez y Winkler (1991). Esta menor densidad de tricomas en los individuos de la población SB, puede estar presente debido a que dichos organismos tienen mayor succulencia foliar como mecanismo para compensar las funciones de los tricomas (Figura 7). En este contexto, cabe mencionar otro mecanismo que presentan las plantas para compensar la menor densidad de tricomas foliares: la presencia de microcavidades en las paredes de las células del ala en los tricomas, que permiten una mayor eficiencia en la captación del recurso (Stefano *et al.*, 2008). Sin embargo, para comprobar la presencia de dichas microcavidades en los tricomas de los individuos de *T. utriculata* de la población SB, hace falta analizar con más detalle la morfología de sus tricomas.

Los individuos de la población proveniente de la selva alta perennifolia (Oco) presentan una densidad de tricomas promedio de 27.18 tric./mm² a lo largo de toda la lámina foliar, valores mayores que los obtenidos por individuos de la población proveniente del matorral de duna costera (SB, con 21.86 tric./mm²; Figura 8). En este caso, se ha encontrado que aunque es cierto que los individuos de sitios pobremente expuestos (como la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas) tienden a tener menores densidades de tricomas, el área de las alas de los tricomas también juega un papel muy importante en el confinamiento de ciertas especies a ciertos sitios con características ambientales específicas. En este contexto, una mayor densidad de tricomas en individuos de sitios pobremente expuestos es compensada por un área pequeña de las alas del tricoma, para permitir que la poca luz incidente llegue a la superficie foliar con facilidad para el aprovechamiento del recurso (Stefano *et al.*, 2008). Dicho carácter no fue medido en este trabajo, por lo que es una hipótesis.

A pesar de que en la densidad estomática (Figura 9) se observa una leve tendencia por parte de los individuos de la población Oco a tener valores mayores en comparación con los obtenidos por los individuos de la población SB, no se encontraron diferencias significativas entre ambas poblaciones. Esto no coincide con lo esperado, ya que al encontrarse la población Oco en un sitio con mayor precipitación y menor exposición a la luz (como la selva alta perennifolia), se espera que tengan una mayor densidad de estomas en comparación con la población SB, proveniente de un sitio más seco y más expuesto a la incidencia de luz (como el matorral de duna costera; Awada *et al.*, 2002; Dai *et al.*, 1995). Este comportamiento puede deberse a que no existe una diferenciación

genética entre ambas poblaciones o a que la especie es poco sensible a estímulos ambientales, como la disponibilidad de agua y luz, en dicho rasgo morfológico (densidad de estomas; Schlüter *et al.*, 2003; Martin *et al.*, 1985)

Con los datos obtenidos de este capítulo, se rechaza la hipótesis 1, que estipula que dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población presentarán una menor densidad estomática y una mayor densidad de tricomas foliares, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante. Esto debido a que en la densidad de tricomas se encontró una tendencia contraria a la esperada (los individuos provenientes del sitio más seco presentaron una menor densidad de tricomas que los individuos provenientes del sitio más húmedo) y en la densidad de estomas no se presentaron diferencias entre las poblaciones. Por lo tanto, se puede concluir que la densidad de tricomas en individuos de *T. utriculata* muestra variación entre poblaciones establecidas en ambientes contrastantes debido posiblemente a que existe diferenciación genética para dicho rasgo entre ambas poblaciones o a que el ambiente provoca cierta presión de selección sobre este rasgo en particular, en la especie estudiada. En contraste, la densidad estomática no presenta variación entre poblaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Awada, T., L.E. Moser, W.H. Schacht y P.E. Reece (2002). Stomatal variability of native warm-season grasses from the Nebraska Sandhills, *Canadian Journal of Plant Science*, 82, 349-355.
- Benzing, D.H. (1980). *The Biology of Bromeliads*. Mad River Press, Sacramento, California, USA. 305 p.
- Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 690 p.

- Benzing, D.H., J. Seeman y A. Renfrow (1978). The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany*, 65, 359-365.
- Brighigna, L. (1991). Essential Aspects of the Epiphytic Strategy of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *El Estudio de la Realidad Ambiental en América Latina, Actos de Primera Contribución de la Universidad de Florencia, Italia*. pp. 21-33.
- Brighigna, L., M.R. Palandri, M. Giuffrida, C. Macchi y G. Tani (1988). Ultrastructural features of the *Tillandsia usneoides* L. absorbing trichome during conditions of moisture and aridity. *Caryologia*, 41, 111-129.
- Brown, M.L. (1972). Bromeliad trichomes. *Journal of the Bromeliad Society*, 22, 111-117.
- Ceja, R. J., A. Mendoza, A. R. López, A. Espejo, B. Pérez y J. García (2010). Las epífitas vasculares del estado de Hidalgo, México: diversidad y distribución. *Acta Botánica Mexicana*, 93, 1-39.
- Ceulemans, R., L. Van Praet y X.N. Jiang (1995). Effect of CO₂ enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytologist*, 131, 99-107.
- Ciha, A.J. y W.A. Brun (1975). Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Science*, 15, 309-313.
- Cronquist, A. (1987). *Botánica Básica*. Compañía Editorial Continental, S.A. de C. V. México, D.F., México. 655 p.
- Dai, Q, S. Peng, A. Chávez y B.S. Vergara (1995). Effects of UVB radiation on stomatal density and opening in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, 76, 65-70.
- Dimmitt, M.A. (1985). Intraspecific variation in *Tillandsia*: selecting superior forms. *Journal of the Bromeliad Society*, 35, 101-103.
- Espejo, S.A., A.R. López, N. Martínez y V. A. Pulido (2007). Bromeliad flora of Oaxaca, México: richness and distribution. *Acta Botánica Mexicana*, 81, 71-147.
- Gianfagna, T.J., C.D. Carter y J.N. Sacalis (1992). Temperature and photoperiod influence trichome density and sesquiterpene content of *Lycopersicon hirsutum* f. *hirsutum*. *Plant Physiology*, 100, 1403-1405.
- Gómez, M.A. y S. Winkler (1991). Bromelias en manglares del pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical*, 39, 207-214.
- Gutschick, V.P. (1999). Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist*, 143, 3-18.

- Hetherington, A.M. (2001). Guard cell signaling. *Cell*, 107, 711-714.
- Hetherington, A.M. y F.I. Woodward (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908.
- Israelsson, M., R.S. Siegel, J. Young, M. Hashimoto, K. Iba, J.I. Schroeder (2006). Guard cell ABA and CO₂ signaling network updates and CA₂⁺ sensor priming hypothesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 9, 654-663.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 334 p.
- Körner, C., P. Bannister y A.F. Mark (1986). Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 69, 577-588.
- Lambers, H.F., S. Chapin III y T.L. Pons (2008). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 610 p.
- Lindorf, H. (1994). Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal*, 15, 361-376.
- Liu-Gitz, L., S.J. Britz, y W.P. Wergin (2000). Blue light inhibits stomatal development in soybean isolines containing kaempferol-3-O-2^G-glycosil-gentiobioside (K9), a unique flavonoid glycoside. *Plant Cell and Environment*, 23, 883-891.
- López, G.F. (1998). *Botánica: Anatomía, Morfofisiología y Diversidad*. Universidad Autónoma de Chapingo, México, D.F., México. 281 p.
- Lütge, U., B. Klauke, H. Griffiths, J.A.C. Smith y K.H. Stimmel (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. 5. Gas-Exchange and leaf structure of the C₃ bromeliad *Pitcairnia integrifolia*. *Plant Cell and Environment*, 9, 411-419.
- Martin, C.E., K.W. McLeod, C.A. Eades y A.F. Pitzer (1985). Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette*, 146, 489-494.
- Miranda, F. y E. Hernández (1963). Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-178.
- Molina-Montenegro, M.A., E.I. Badano, P. Inostroza y P. Cavieres (2005). Intercambio gaseoso en dos especies alto andinas de Chile central: efecto de la asociación a plantas en cojín. *Ecología Austral*, 15, 49-58.

- Myers, D.A., D.N. Jordan y T.C. Vogelmann (1997). Inclination of sun and shade leaves influences chloroplast light harvesting and utilization. *Physiologia Plantarum*, 99, 395-404.
- Nyman, L.P., J.P. Davis, S.J. O'dell, J. Arditti, G.C. Stephens y D.H. Benzing (1987). Active uptake of amino acids by leaves of an epiphytic vascular plant, *Tillandsia paucifolia* (Bromeliaceae). *Plant Physiology*, 83, 681-684.
- Patiño, S., C. Jeffree y J. Grace (2002). The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia*, 130, 373-379.
- Pinzón, J.P., I.M. Ramírez-Morillo y G. Carnevali (2011). Morphometric analyses within the *Tillandsia utriculata* L. complex (Bromeliaceae) allow for the recognition of a new species, with notes on its phylogenetic position. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 353-365.
- Prock, S. y C. Körner (1996). A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in arctic and temperate zone herbaceous plant from contrasting altitudes. *Ecological Bulletins*, 45, 93-103.
- Ramírez, I., G. Carnevali y F. Chi (2004). *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica, A.C. México, D.F., México. 124 p.
- Rauh, W. (1990). *Bromelien: Tillandsien und Andere Kulturwürdige Bromelien*. Eugen, Ulmer, Stuttgart, Alemania. 485 p.
- Reyes-García, C. y H. Griffiths (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 W.K. Smith (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México. pp. 121-151.
- Rico-Gray, V. (1989). The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38, 173-181.
- Rico-Gray, V., R. Lira y J. Martínez (1987). La interacción estabilidad-sucesión, un ejemplo: la vegetación costera del estado de Yucatán, México. *Brenesia* 28, 1-11.
- Schlüter, U, M. Muschak, D. Berger y T. Altmann (2003). Photosynthetic performance of *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. *Journal of Experimental Botany*, 54, 867-874.

- Schroeder, J.I., G.J. Allen, V. Hugouvieux, J.M. Kwak y D. Warner (2001). Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52, 627-658.
- SEGOB (2003). *Enciclopedia de los Municipios de México: Chiapas*. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED), Sistema Nacional de Información Municipal. México, D.F., México. 615 p.
- Stefano, M., A. Papini y L. Brighigna (2008). A new quantitative classification of ecological types in the bromeliad genus *Tillandsia* (Bromeliaceae) based on trichomes. *International Journal of Tropical Biology*, 56, 191-203.
- Steubing, L., R. Godoy y M. Alberdi (2002). *Métodos de Ecología Vegetal*. Editorial Universitaria S.A., Santiago, Chile. 345 p.
- Tukey, H.B. Jr. (1970). The leaching of substances from plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 21, 305-324.
- Valladares, F. y R.W. Pearcy (1997). Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell and Environment*, 20, 25-36.
- Van Der Burgh, J., V. Jenk, D. Dilcher y W. Kurshner (1993). Paleoatmospheric signatures in Neogene fossil leaves. *Science*, 260, 1788-1790.
- Zeiger, E., G.D. Farquhar e I.R. Cowan (1987). *Stomatal Function*. Stanford University Press, Stanford, California, USA. 503 p.

PLASTICIDAD FISIOLÓGICA DE DOS POBLACIONES DE *TILLANDSIA UTRICULATA* L. (BROMELIACEAE) EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES

INTRODUCCIÓN

Respuesta intraespecífica de las plantas al ambiente

Las plantas presentan diferentes maneras de responder al ambiente. En estudios sobre los patrones de variación en diferentes poblaciones de plantas de una misma especie, se ha revelado la existencia de dos modelos de comportamiento. Por un lado, el modelo del “ecotipo localmente adaptado” supone que cada población de la especie, una vez establecida, experimenta cambios diferenciales en sus frecuencias alélicas como resultado de las presiones de selección locales. De este modo, la diferenciación en ecotipos (especializados en un ambiente específico) se registraría por las diferencias ambientales entre hábitats (Dudley, 1996). Por otro lado, un modelo alternativo considera que los individuos de estas especies conservan el potencial de responder plásticamente (ver capítulo 1) a una amplia gama de cambios ambientales. Se ha considerado que esta alternativa entra en juego cuando existe poca variabilidad genética entre las poblaciones (Williams *et al.*, 1995; Sultan & Bazzaz 1993a-c; Novak *et al.*, 1991).

La evidencia acumulada no apoya la hipótesis de una relación necesariamente inversa entre la plasticidad fenotípica y la diferenciación ecotípica. Allí, el patrón de variación espacial y temporal (grano ambiental) es considerado un factor determinante para la naturaleza adaptativa de cada estrategia. Así, la ocurrencia de plasticidad fenotípica – la estrategia generalista– se espera cuando los ambientes muestran variaciones frecuentes, de corto plazo y/o espacialmente estocásticas, i.e. ambientes de grano fino. A su vez, la formación de ecotipos –la estrategia especialista– se espera en ambientes más estables y homogéneos, i.e., ambientes de grano grueso (Gianoli, 2004).

Respuestas fisiológicas de las plantas al ambiente

Altitud

Con un aumento en la altitud, la presión atmosférica (P) disminuye y la presión parcial de CO_2 en el aire también disminuye en proporción a P , mientras que la fracción molar de CO_2 es casi constante (Terashima *et al.*, 1995; Friend y Woodward, 1990). Por otro lado, el coeficiente de difusión (D) de cualquier gas es proporcional a $1/P$. El aumento en D con la elevación, se espera que aumente la tasa fotosintética al facilitarse la difusión de CO_2 del aire del ambiente hacia los espacios intercelulares de la hoja (Smith y Donahue, 1991; Gale, 1972). En base a esto, los cambios en la captación de CO_2 por parte de las plantas son directamente afectados por dos propiedades contrastantes de la difusión que cambian de manera predecible en respuesta al incremento de la altitud y la baja presión ambiental. Aunque la presión parcial de CO_2 disminuye con la altitud, su tasa de difusión aumenta produciendo una compensación en la tasa de captura de CO_2 para la fotosíntesis a través de los estomas y manteniendo similares tasas fotosintéticas a altitudes contrastantes (Gale, 2004; Terashima *et al.*, 1995; Smith y Donahue, 1991). Esta disminución en la presión parcial y aumento en D conforme aumenta la altitud, también se presenta para el oxígeno, por lo que la actividad oxigenasa de la RUBISCO (Ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa) disminuye (Vargas-Soto, 2009; Terashima *et al.*, 1995).

A diferencia de la fijación de CO_2 y O_2 , la transpiración es un proceso que sí se ve afectado por la altitud. Los cambios en la temperatura del aire influyen en el punto de saturación del agua en el aire. Por lo anterior, al no existir cambios en las fuentes locales de aporte de vapor de agua (e.g. biomasa vegetal, agua estancada, suelos húmedos), el déficit de presión de vapor del aire tenderá a aumentar cuando la temperatura se incremente. Por otra parte, es importante recalcar que la diferencia en la concentración de vapor entre la hoja y el aire, determina la fuerza de la transpiración. Así, al incrementar la temperatura del aire y disminuir su presión de vapor, la velocidad de difusión del agua hacia el exterior de la hoja (transpiración) se incrementará de manera significativa (Taiz y Zeiger, 2010).

Agua

Debido a que las relaciones hídricas de las plantas y el ambiente están directamente relacionadas con la actividad a nivel celular y a nivel organismo, la determinación del estado hídrico de una planta puede proveer evidencia considerable acerca del éxito o fracaso de este individuo en un hábitat específico (Martin, 1994). A diferencia de la vegetación nativa de sitios húmedos, las plantas adaptadas a condiciones hídricas limitantes, en términos de crecimiento y productividad, logran la supervivencia principalmente evitando la deshidratación, más que tolerando la desecación y funcionando en un estado deshidratado (Blum, 2005).

Generalmente la fotosíntesis se ve limitada por el potencial bioquímico para fijar CO_2 y la tasa de difusión de CO_2 a través de los estomas. Debido a que los estomas sirven de camino para la difusión de CO_2 hacia adentro de la hoja y de agua hacia afuera de la misma, las plantas no pueden aumentar la difusión del CO_2 hacia adentro (necesaria para la fotosíntesis) aumentando la conductancia estomática, sin aumentar simultáneamente la pérdida de agua. Cuando la poca disponibilidad de agua obliga a las plantas a realizar el intercambio gaseoso con una baja conductancia estomática, aumenta la tasa fotosintética por unidad de agua perdida (eficiencia en el uso de agua). Sin embargo, esto hace disminuir la fotosíntesis total, debido a la baja disponibilidad de CO_2 (Chapin *et al.*, 1987).

La duración de las fases de la fotosíntesis CAM se ve afectada directamente por el estado hídrico del individuo. La mayoría de las plantas CAM presentan las cuatro fases clásicas de esta ruta fotosintética bajo condiciones de hidratación y luz constante. Sin embargo, después de un período de estrés por sequía, las fases sufren un ajuste, en el que posiblemente la apertura estomática durante la fase II se vea reducida y la captura de CO_2 en la fase IV sea suprimida. Obviamente esta respuesta puede ser explicada en términos de reducir la pérdida de agua por transpiración bajo condiciones de déficit hídrico, lo que resulta igualmente en una reducción significativa en la ganancia de carbono (Dodd *et al.*, 2002; Osmond, 1981). De igual modo, resulta interesante que después de un período de sequía moderada, el resultado sea un incremento en la magnitud de la fijación nocturna de CO_2 , posiblemente representando un mecanismo a corto plazo para compensar la reducción en el suministro diurno de carbono (Dodd *et al.*, 2002; Haslam *et al.*, 2002). Este comportamiento se ve reflejado en el aumento de la

captura de CO₂, así como en el aumento de la acidificación del tejido vegetal durante la noche (Andrade *et al.*, 2007). Ante una sequía extrema, incluso la fase nocturna de fijación de carbono (fase I) puede verse reducida o suprimida totalmente (Griffiths, 1988).

Luz

El nivel de luz en el cual se satura la fotosíntesis de un organismo es conocido como el punto de saturación a la luz. Las plantas presentan diferencias en sus puntos de saturación a la luz dependiendo del grado de exposición al que se encuentran sometidas en su hábitat. Así, el intercambio gaseoso (visto como una medida de la fotosíntesis), se satura a altas intensidades de luz en especies de sitios expuestos, las cuales también presentan puntos de compensación de luz altos. Con puntos de saturación de luz entre 200 y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, las bromeliáceas epífitas presentan un comportamiento más similar a plantas de sombra e intermedias (entre plantas de sombra y de sol), que a plantas de sol, esto tomando de referencia los puntos de saturación de luz de herbáceas de sombra (ca. 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y sol (ca. 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Maxwell *et al.*, 1992; Griffiths *et al.*, 1986; Larcher, 1983; Benzinger y Friedman, 1981; citados por Martín, 1994). Sin embargo, también se ha encontrado que individuos del género *Tillandsia* colectados del estrato alto del dosel de una selva baja (con alta incidencia de luz), al ser sometidos a condiciones de luz moderada y alta disponibilidad de agua, conservan puntos de saturación de luz mayores a 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Reyes, 2005).

El punto de compensación de luz, es otro parámetro que se utiliza para determinar si el aparato fotosintético de una planta está adaptado a sitios de sombra o expuestos. Este punto de compensación representa el nivel de luz en el cual los carbonos utilizados en la respiración son equivalentes a los asimilados por la fotosíntesis, de manera que la tasa neta de fotosíntesis es igual a cero (Nobel, 2009). Para las bromeliáceas epífitas, se han registrado puntos de compensación de luz de 10-30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sin embargo, existen registros de algunas especies del género *Tillandsia* que alcanzan puntos de compensación de luz de hasta 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y del género *Guzmania* de hasta 90 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, lo que representan niveles de luz muy altos en comparación con los 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ que alcanza el punto de compensación de luz de una herbácea expuesta (Maxwell *et al.*,

1992; Bierhuizen *et al.*, 1984; Larcher, 1983; Benzing y Friedman, 1981; citados por Martin, 1994).

Es importante tomar en cuenta que el efecto de la luz sobre los procesos fisiológicos de las plantas, depende de otros factores como la temperatura del individuo, pudiendo resultar en una inhibición de las enzimas del ciclo de Calvin y en una reducción en la fluidez de las membranas, que evitaría el flujo de salida del ácido málico y la descarboxilación (Barker *et al.*, 1998). También depende de su estado hídrico, siendo que individuos hidratados tienen mayores tasas de ganancia de carbono a mayores intensidades de luz, en comparación con individuos sometidos a estrés hídrico (Ricalde *et al.*, 2010); y de su morfología, donde hojas delgadas con baja densidad de tricomas muestran mayor eficiencia fotosintética, en comparación con hojas gruesas con alta densidad de tricomas (Benzing y Renfrow, 1971).

Temperatura

La temperatura juega un papel muy importante en la fisiología de las plantas debido a que las diferentes enzimas involucradas en los procesos metabólicos de los organismos pueden presentar cambios conformacionales que afecten su rendimiento al no estar bajo la temperatura óptima (Segel, 1976). Como su nombre lo indica, la enzima RUBISCO (Ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa) además de catalizar la carboxilación de la RuBP (durante la fotosíntesis), cataliza su oxigenación (durante la fotorrespiración), actividad en la cual compite el O₂ con el CO₂ tanto por el mismo sitio activo en la enzima como por el mismo sustrato (RuBP). Estas dos actividades se ven afectadas por la temperatura, de tal forma que un aumento en la temperatura, favorece la oxigenación y con esto la fotorrespiración debido a que la solubilidad del CO₂ disminuye en relación con la solubilidad del O₂. Adicionalmente, al aumentar la temperatura, disminuye la afinidad de la RUBISCO por el CO₂. Por otro lado, la fotorrespiración, al reutilizar el CO₂ fijado, evita que las plantas puedan hacer uso de éste (Taiz y Zeiger, 2010; Leegood *et al.*, 1995; Ogren, 1984).

Las altas temperaturas durante la noche son menos propicias para el intercambio neto de CO₂ y la síntesis de ácido málico, sin embargo son más propicias para la respiración

nocturna y la producción interna de CO₂ durante la descarboxilación del ácido málico (en plantas CAM), en comparación con bajas temperaturas nocturnas. Esto está relacionado con el cierre estomático (Nobel, 1977; Neales, 1973).

Estas altas temperaturas, relacionadas con altas intensidades de luz durante el día, aumentan la tasa de de-acidificación (fijación de carbono en el tejido vegetal) y pueden incrementar la tasa de asimilación de CO₂ en la fase IV, que a su vez aumenta el suministro de carbohidratos disponibles para la síntesis de ácido málico en el período inmediato de oscuridad (Moradshahi *et al.*, 1977; Kaplan *et al.*, 1976). En muchas especies de plantas CAM, una temperatura diurna por arriba de los 25° resulta en un flujo de salida de CO₂ a lo largo del día, evidentemente debido a la baja eficiencia del cierre estomático para retener el CO₂ liberado del ácido málico, lo que reduce la eficiencia de la asimilación nocturna de CO₂ (Lange *et al.*, 1975; Despain *et al.*, 1970; Joshi *et al.*, 1965).

Como consecuencia de las altas temperaturas de la hoja (ocasionadas por las altas temperaturas del ambiente en el que está inmersa), también hay un aumento en la tasa de transpiración como un mecanismo para disipar el calor por parte de la hoja, lo cual puede beneficiar a la planta (Nobel, 2009).

Normas de reacción

La modificación fenotípica de un genotipo debido al efecto del ambiente (plasticidad fenotípica; ver Capítulo I) es común en organismos que habitan sitios heterogéneos (a escala temporal y espacial; Via y Lande, 1985). La norma de reacción es el intervalo de fenotipos que pueden ser producidos por un genotipo en respuesta a un rango específico de condiciones ambientales; empíricamente es una representación gráfica de los promedios fenotípicos contra el ambiente (considerando un solo factor ambiental), y cada línea o curva es un genotipo. Las normas de reacción señalan la relación genotipo-ambiente e indican la presencia o no de plasticidad fenotípica, y la varianza genética para dicha plasticidad (Núñez-Farfán *et al.*, 2003; Schmalhausen, 1949).

La figura 10 ilustra los resultados gráficos posibles de un análisis de varianza en el cual varios genotipos (fuente de variación 1) expuestos a varios ambientes (fuente de variación

2) y su interacción (fuente de variación 3) afectan a un determinado rasgo (variable dependiente). Es posible que el carácter no sea ni plástico, ni varíe entre genotipos (Figura 10A); es posible que sea plástico pero no variable entre genotipos (Figura 10B); o viceversa, variable entre genotipos pero no afectado por el ambiente (*i.e.* no plástico; Figura 10C); el carácter puede ser plástico y variar entre genotipos sin interacción G x A (Figura 10D), y finalmente, existe también la posibilidad de que la norma de reacción sea heredable y exista variación entre genotipos y entre ambientes (Figura 10E; imagen modificada de Núñez-Farfán *et al.*, 2003). Dichas normas de reacción permitirán visualizar si existen diferencias entre los genotipos provenientes de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata*, así como en la plasticidad de las respuestas fisiológicas ante cambios en el ambiente.

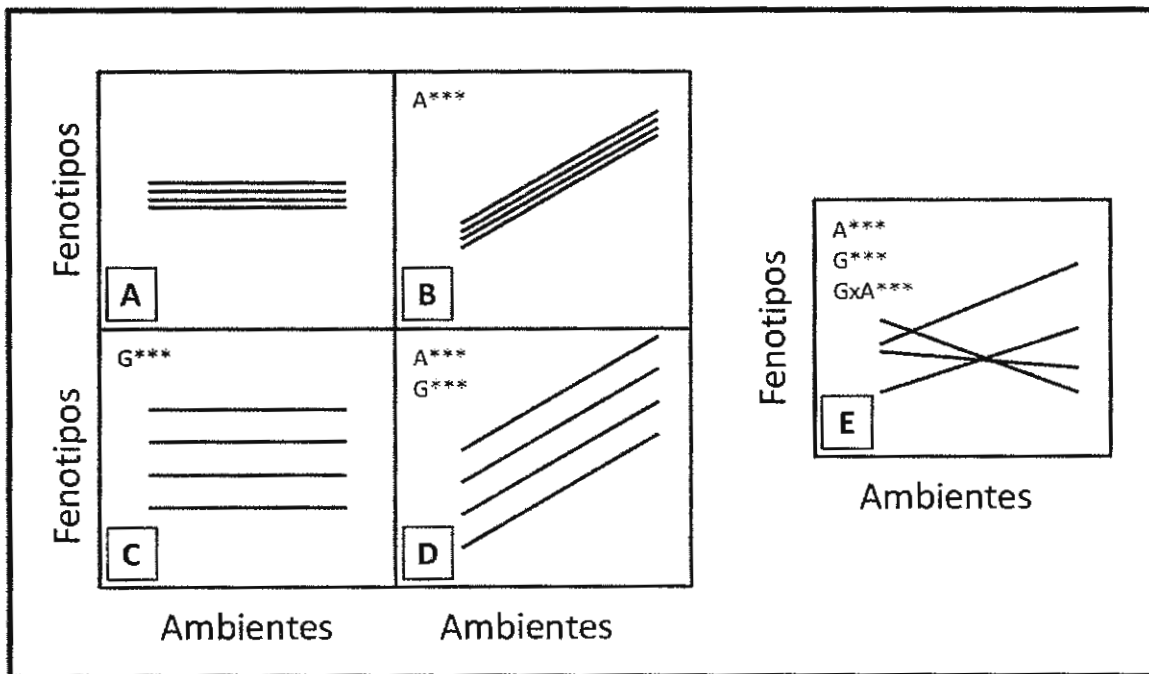


Figura 10. Normas de reacción lineales y los efectos que se detectarían como significativos en un análisis de varianza para el genotipo (G), el ambiente (A) o bien la interacción genotipo x ambiente (G x A).

En base a lo anterior, los objetivos del presente capítulo son: analizar los cambios fisiológicos en el uso de luz y agua en individuos de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera y de la selva alta perennifolia, sometidos a condiciones contrastantes de

temperatura, humedad relativa, luz y agua; y analizar la plasticidad de la especie *T. utriculata*, a través de la plasticidad mostrada en las variables fisiológicas medidas en individuos de dos poblaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar la plasticidad fisiológica de *Tillandsia utriculata*, se colectaron individuos de dos sitios con condiciones ambientales diferentes (matorral de duna costera y selva alta perennifolia; ver Capítulo II), para hacer trasplantes de ambas poblaciones al bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz y al matorral de duna costera de San Benito, Yucatán; con el fin de evaluar y comparar sus respuestas fisiológicas bajo condiciones ambientales contrastantes y ante un tratamiento de sequía. El tamaño de la muestra (n) fue diferente para cada variable medida, dependiendo de la disponibilidad de los organismos y las condiciones del equipo empleado para la medición de dichas variables. La n será especificada en la sección destinada a cada medición.

Los sitios de trasplante fueron seleccionados en base a dos consideraciones, la primera es el gradiente altitudinal en el que se sabe se distribuye la especie (0-1400 msnm), y la segunda es la marcada diferencia en las condiciones ambientales de temperatura y humedad relativa entre los dos sitios.

Sitios de trasplante

Se hicieron trasplantes de los individuos de *Tillandsia utriculata* colectados al matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y al bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (Cuadro 2), con el fin de determinar el comportamiento fisiológico y la respuesta a sequía de los individuos de ambas poblaciones bajo las condiciones ambientales específicas de estos dos sitios. Cabe mencionar que se eligió como sitio de trasplante el invernadero del Instituto de Ecología A.C., ubicado en el Jardín Botánico "Francisco Javier Clavijero", en la ciudad de Xalapa, Veracruz, debido a que la altitud de ese sitio coincide con la altitud máxima a la que se han encontrado individuos de *T. utriculata* y a que las condiciones ambientales de temperatura y humedad relativa son totalmente contrastantes con las del

matorral de duna costera, pero muy similares (durante el período del experimento) a las condiciones de la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas, de donde provenía una de las poblaciones (Figura 11).

Xalapa, Veracruz: Se localiza en la región semicálida húmeda con bosque mesófilo de montaña, tipo de vegetación que se caracteriza por la presencia frecuente o persistente de nubes a nivel de la vegetación y por árboles caducifolios de clima templado (CONABIO, 2010; Hamilton, 1995). Sus coordenadas geográficas son 19°30'43''N y 96°54'14''W. Su altitud es de 1427 msnm. Presenta una temperatura media anual de 19.8°, alcanzando temperaturas máximas de 28° y mínimas de 11°. La precipitación media anual para la ciudad de Xalapa es de 1500 mm. Sin embargo, para el período en el que permanecieron los individuos de *T. utriculata* en este sitio (durante la aclimatación y las mediciones, en agosto, septiembre, octubre y noviembre de 2011), las condiciones ambientales fueron las siguientes: temperatura media 19°; temperatura máxima 38°; temperatura mínima 7°; precipitación total 612.4mm (obs. pers.; estación meteorológica de Xalapa, Veracruz, del Servicio Meteorológico Nacional; más detalle en la sección de resultados de este capítulo). Estas condiciones son similares a las que están presentes en la selva alta de Ocosingo, Chiapas: temperatura media 23°; temperatura máxima 35°; temperatura mínima 12°; y contrastantes con las condiciones del matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (el otro sitio de trasplante), en los meses que permanecieron los individuos ahí: temperatura media 29°; temperatura máxima 46°; temperatura mínima 22°; precipitación total 340.9mm (Figura 11; obs. pers.; estación meteorológica de Chicxulub, Yucatán, del Servicio Meteorológico Nacional).

Cuadro 2. Comparación de las condiciones ambientales en los sitios de trasplante (datos tomados de Torres *et al.*, 2010; Rendowsky, 1978 y del Servicio Meteorológico Nacional).

San Benito, Yucatán	Xalapa, Veracruz
Altitud: < 3 msnm	Altitud: 1427 msnm
Precipitación anual: 560 mm	Precipitación anual: 1500 mm
Temperatura media anual: 25° C	Temperatura media anual: 20° C
Temperatura máxima anual: 44° C	Temperatura máxima anual: 28° C
Temperatura mínima anual: 15° C	Temperatura mínima anual: 11° C
Tipo de vegetación: matorral de duna costera, cuya altura máxima es de 2.7 m, y donde predominan las especies arbustivas, herbáceas y palmas.	Tipo de vegetación: bosque mesófilo de montaña, cuya altura va de 15 a 35 m, y donde predominan las especies arbóreas.

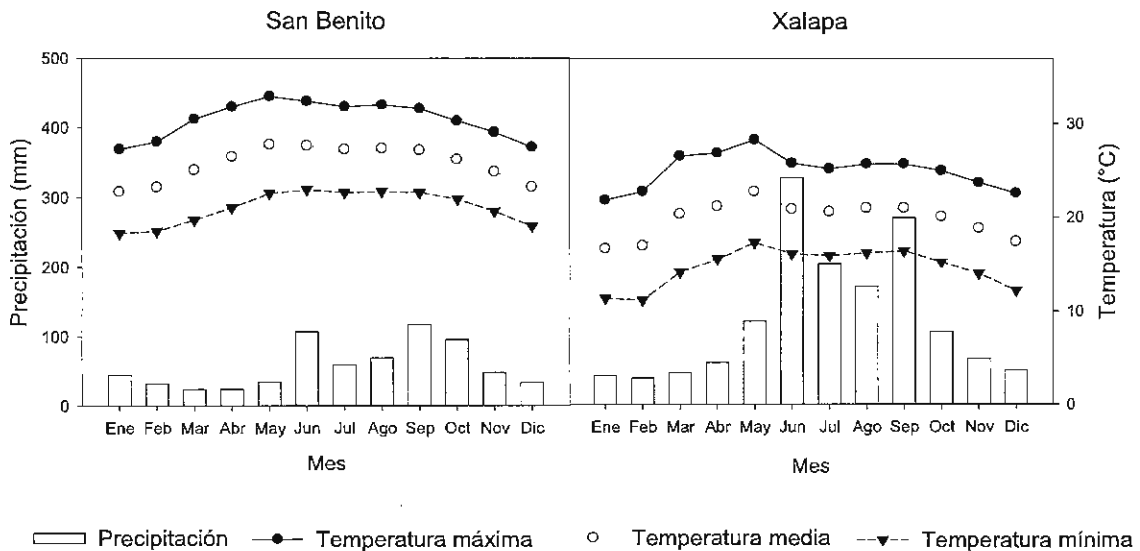


Figura 11. Climograma anual de los sitios de trasplante: San Benito, Yucatán (matorral de duna costera) y Xalapa, Veracruz (bosque mesófilo).

Estrategia experimental

Con el fin de evaluar la plasticidad de respuesta de las poblaciones de *Tillandsia utriculata*, individuos de provenientes del matorral de duna costera (n=15) y la selva alta perennifolia (n=15), se trasplantaron a sitios de condiciones ambientales contrastantes (de matorral de duna costera a bosque de mesófilo y de selva alta perennifolia a matorral de duna costera), mientras que organismos "control" permanecieron en el sitio de origen (en el caso del matorral de duna costera) o en un sitio de condiciones similares a las del origen (en el caso de los individuos de selva alta perennifolia trasplantados al bosque mesófilo). Adicionalmente a las mediciones fisiológicas bajo las condiciones naturales del sitio, los cuatro grupos fueron sometidos a un período de sequía con el fin de identificar la estrategia empleada para enfrentar el estrés hídrico. Los individuos utilizados fueron caracterizados en el capítulo anterior. A continuación se describe el diseño experimental en detalle.

Se trasplantaron al matorral de duna costera de San Benito, Yucatán, individuos de *T. utriculata* provenientes de selva alta perennifolia (n=6) y se colocaron en forofitos que albergaban individuos de *T. utriculata* nativos (n=5), ahí permanecieron durante 45 días en aclimatación. Al término de la aclimatación se monitorearon las variables fisiológicas durante 3 días para determinar el comportamiento de ambas poblaciones ante las condiciones naturales de precipitación, temperatura, radiación y humedad relativa del matorral de duna costera. En el caso del bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz, se trasplantaron individuos de *T. utriculata* provenientes de matorral de duna costera (n=10) y provenientes de selva alta perennifolia (n=9) y se dejaron aclimatar por el mismo período de tiempo, después del cual fueron caracterizados. Al término de esta primera etapa, tanto los individuos trasplantados al bosque mesófilo como los trasplantados al matorral de duna costera, fueron llevados a sitios cercanos, cubiertos por techos transparentes (con condiciones de luz y temperatura similares a las del lugar de aclimatación), donde se suspendió el riego de los individuos durante 20 días.

Durante la estancia de los individuos en invernadero, se caracterizó el microambiente y se realizaron mediciones de variables fisiológicas los días 0, 5, 10 y 20 del período de sequía.

Medición de variables microambientales

Se hicieron mediciones del microambiente cada 30 minutos en ambos sitios de trasplante, para las cuales se emplearon cuantómetros conectados a data loggers (HOBO brand, New Hampshire, USA), para determinar el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF). La temperatura y la humedad relativa (relación porcentual entre la cantidad de vapor de agua real que contiene el aire y la que necesitaría contener para saturarse a idéntica temperatura) se registraron con la ayuda de ibuttons (Maxim Integrated Products, USA). Posteriormente, con los datos de temperatura y humedad relativa, se calculó el déficit de presión de vapor (DPV).

Medición de variables fisiológicas

Determinación del contenido relativo de agua (CRA) y succulencia

Para determinar cambios en el contenido de agua de las hojas de *T. utriculata* al finalizar el período de aclimatación y durante la sequía, se colectaron secciones de hojas de los individuos (en San Benito: 5 de SB y 6 de Oco; en Xalapa: 10 de SB y 9 de Oco) y se determinó el peso fresco en el momento de la colecta, peso saturado después de 3 días de hidratación en agua destilada, y el peso seco después de 3 días en una cámara de secado a 60°. Posteriormente se obtuvo el contenido relativo de agua de cada individuo mediante la siguiente fórmula (Andrade, 2003):

$$\text{CRA} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{Peso saturado} - \text{peso seco}}$$

y la succulencia (ver Capítulo II.).

Acumulación nocturna de ácidos orgánicos

La fluctuación diurna en la concentración de ácidos orgánicos en la hoja, característicos de la ruta fotosintética CAM, se determinó como la diferencia entre el punto mínimo de acumulación (al final del fotoperíodo) y el máximo (al comienzo del fotoperíodo del día

siguiente). Se obtuvieron muestras de hojas de los individuos de *T. utriculata* (En San Benito: 5 de SB y 6 de Oco; en Xalapa: 10 de SB y 9 de Oco), las cuales fueron congeladas en nitrógeno líquido y posteriormente llevadas a un congelador a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$. Se obtuvo el área de las secciones de hoja colectadas con un medidor de área foliar (LI-3100, Li-Cor Inc. Lincoln, USA). Posteriormente dichas secciones de hoja fueron homogeneizadas con un mortero y luego se pusieron a hervir en 10 ml de agua destilada durante 5 minutos. Se dejaron enfriar y se llevaron a 50 ml titulando la solución resultante con 0.01 N de NaOH a pH 7 con ayuda de un potenciómetro (PB403-S, Metrohm, México). La concentración de H^+ fue calculada con la siguiente fórmula (González, 2009):

$$\text{mmol H}^+ \text{ m}^{-2} = \frac{\text{L de NaOH} \times [\text{NaOH}]}{\text{Área (cm}^2)} \times 1000$$

Intercambio gaseoso y eficiencia en el uso de agua

Durante los días 0 y 20 del período de sequía se midió la asimilación de CO_2 y la tasa de transpiración de los individuos de *T. utriculata* (En San Benito: 5 de SB y 6 de Oco; en Xalapa: 6 de SB y 6 de Oco). Las mediciones se hicieron en intervalos de dos horas entre las 18:00 y las 12:00 hrs. utilizando un analizador de gases infrarrojo (LI-6400, Li-Cor Inc. Lincoln, USA). La tasa fotosintética y la tasa de transpiración fueron calculadas por el software OPEN Ver. 2.5.2 del LI-6400. En todas las mediciones el área foliar utilizada fue de 6 cm^2 y la proporción estomática de 1. La concentración de CO_2 , humedad relativa y la temperatura se mantuvieron similares a las ambientales durante las mediciones. Para determinar la cantidad de agua perdida por unidad de CO_2 fijado, se calculó la eficiencia en el uso del agua (EUA) dividiendo la cantidad de CO_2 fijado ($\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) entre la cantidad de agua perdida por transpiración ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Con el mismo equipo se obtuvieron las temperaturas de la hoja en cada medición para análisis posteriores.

Evaluación de la fluorescencia de la clorofila

Se hicieron mediciones, en intervalos de 30 minutos durante 24 horas, de la luz incidente, la fluorescencia de la clorofila y parámetros relacionados: eficiencia cuántica máxima del

fotosistema II (F_v/F_m), rendimiento del fotosistema II (Yield) y la tasa de transporte de electrones (ETR); con un medidor de fluorescencia (Monitoring-PAM, Walz, Alemania). Estas mediciones se realizaron en cada sitio de trasplante, en 3 individuos de *T. utriculata* de cada población en cada sitio de trasplante, para determinar el estado del fotosistema II y con esto cuantificar el uso de luz y el nivel de estrés de la planta.

Las mediciones del rendimiento cuántico del fotosistema II, da una idea del estado general en que se encuentra el fotosistema. La medición de este parámetro se realizó durante 24 horas debido a que durante el día, es una medida de la eficiencia con la que la luz incidente es utilizada, mientras que en las horas de oscuridad (eficiencia cuántica máxima del fotosistema II: F_v/F_m) mide la recuperación de los fotosistemas a su máximo valor (0.8) después de un período de actividad durante las horas de luz. La falta de recuperación durante la noche es indicativa de fotoinhibición.

Curvas de respuesta a la luz

Se realizaron curvas de respuesta a la luz con el medidor de fluorescencia (Monitoring-PAM, Walz, Alemania), durante los días 0 y 20 de la sequía con la finalidad de cuantificar el flujo de fotones fotosintéticos (FFF) destinado a la tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés) por parte de los individuos de *T. utriculata* (En San Benito: 5 de SB y 6 de Oco; en Xalapa: 10 de SB y 9 de Oco) bajo las condiciones de cada sitio de trasplante. Se aclimataron las plantas a la oscuridad, cubriéndolas con una bolsa negra por un período de 20 minutos. Posteriormente se aplicaron 9 pulsos de luz (de 10 segundos de duración cada uno), que de manera escalonada incrementaron la intensidad lumínica de 0 hasta $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las curvas se realizaron alrededor de las 10:00 hrs., cuando se ha observado mayor actividad en ETR.

Medición de la plasticidad fisiológica de *T. utriculata*

Normas de reacción

Las respuestas fenotípicas promedio de cada variable fisiológica, para cada población, se estimaron a través de normas de reacción, donde sus pendientes reflejan la plasticidad fenotípica de los genotipos frente a los diferentes ambientes (Pigliucci, 2001). En este sentido se consideró como un genotipo a los individuos pertenecientes a una misma

población, asumiendo que poseen más rasgos en común entre ellos, que con individuos de otra población. De este modo, a través de las normas de reacción se determinó la varianza genética entre poblaciones para cada rasgo medido. Se realizaron algunas modificaciones a la forma de plantear las normas de reacción, ya que se consideraron combinaciones de dos variables ambientales (humedad relativa y luz), esto con el propósito de hacer comparaciones e identificar tendencias en las respuestas fisiológicas de cada población ante dichas combinaciones ambientales de humedad relativa y luz.

Para facilitar el entendimiento de las normas de reacción se utilizó la siguiente clave:

Cuadro 3. Clave para definir las condiciones de humedad relativa y luz a las que estuvieron sometidos los individuos de *Tillandsia utriculata* durante la aclimatación (día 0) y el día 20 de la sequía en los dos sitios de trasplante.

Sitio	Día de la sequía	Clave	Descripción
Xalapa	0	H++ I	Ambiente más húmedo de los 4, con poca luz.
San Benito	0	H+ L	Ambiente con alta humedad (aunque menos húmedo que el primero), con mucha luz.
Xalapa	20	H+ – I	Ambiente con baja humedad, con poca luz.
San Benito	20	H – L	Ambiente con muy baja humedad (el más seco de los 4), con mucha luz.

Índice de plasticidad

La plasticidad fenotípica de cada población se estimó para cada variable medida, a través del índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas, RDPI (Valladares *et al.*, 2006). Posteriormente se estimó la plasticidad fenotípica media para cada población considerando el valor promedio de RDPI obtenido para cada una de las variables medidas en cada población (Valladares *et al.*, 2000).

Análisis estadísticos

Para buscar diferencias entre el DPV y la luz de los sitios, se realizaron pruebas de Mann-Whitney de suma de rangos, para el período de aclimatación de los individuos y durante el período de sequía.

Para el análisis de las variables fisiológicas: CRA, succulencia foliar, acidez, asimilación máxima y acumulada de CO₂, ETR, Fv/Fm y EUA; se realizó para cada variable un ANOVA de 3 vías para identificar el efecto de los sitios de trasplante (Xalapa y San Benito), las poblaciones (SB y Oco), y los días de la sequía (0, 5, 10 y 20 ó solamente 0 y 20) sobre dicha variable.

Se realizó una regresión para determinar la relación entre la acidez y el CRA.

Se comparó la asimilación acumulada en cada sitio (San Benito y Xalapa) para cada día de la sequía (0 y 20) por separado por medio de una prueba de t de Student.

Las temperaturas foliares fueron comparadas a través de un ANOVA de 3 vías con los siguientes factores: sitio, horas del día y día de la sequía (0 y 20).

Para el análisis de los valores obtenidos de las curvas de respuesta a la luz, se realizaron ANOVAS de 3 vías, con el sitio, la población y la luz como factores. Esta prueba se aplicó para el día 0 y 20 de la sequía, y para las variables ETR y Φ PSII, por separado.

Las normas de reacción fueron analizadas a través de un ANOVA de 2 vías, con el genotipo (población) y el ambiente como factores, utilizando todas las mediciones de cada sitio, aún cuando en las gráficas solo se presentan los promedios.

Para comparar la plasticidad media entre cada población, obtenida a partir del RDPI, se realizó una prueba de t de Student. Posteriormente, para buscar diferencias en la plasticidad entre sitios, poblaciones y rasgos, se realizó un ANOVA de 3 vías.

El programa estadístico utilizado para el análisis de los datos fue SigmaStat 3.5 (Systat Software, USA).

RESULTADOS

Variables microambientales

Con los valores obtenidos de las mediciones de temperatura y humedad relativa, se caracterizaron los sitios de trasplante (matorral de duna costera en San Benito, Yucatán y bosque mesófilo en Xalapa, Veracruz), durante los últimos 25-30 días del periodo de aclimatación de los individuos de *T. utriculata* (correspondiendo a los datos fisiológicos del día cero), y en condiciones de invernadero en la sequía a la que posteriormente fueron sometidos. El Déficit de Presión de Vapor (DPV; Figura 12) muestra las diferencias existentes entre los sitios de trasplante ($P < 0.001$) donde permanecieron los individuos, siendo que los individuos trasplantados al matorral de duna costera estuvieron sometidos a un ambiente con mayor déficit de presión de vapor (DPV; alcanzando un máximo de 5.48 KPa), en comparación con los trasplantados al bosque mesófilo (alcanzando un DPV máximo de 1.58 KPa), durante el tiempo de aclimatación. Después de la aclimatación, los individuos se sometieron a un período de 20 días de sequía, en el cual el DPV fue modificado por las condiciones de la cubierta transparente, aumentando durante el día en el sitio de bosque mesófilo, donde se alcanzó un DPV máximo de 6.51 KPa, con un promedio diurno de 1.34 KPa y nocturno de 0.13 KPa; y disminuyendo en el sitio de matorral de duna costera, donde se alcanzó un DPV máximo de 3.51 KPa, con un promedio diurno de 1.50 KPa y nocturno de 0.59 KPa. A pesar de existir un aumento en los valores de DPV máximo en el sitio de bosque mesófilo, el DPV durante la noche se mantuvo más alto en el sitio del matorral de duna costera (Figura 12). Bajo estas nuevas condiciones también se encontraron diferencias significativas en el DPV diurno y nocturno (por separado) entre los sitios ($P < 0.001$). Cabe aclarar que considerando que los individuos de *Tillandsia utriculata* presentan fotosíntesis CAM obligada (con apertura estomática nocturna y, al inicio y final del fotoperiodo), los altos valores de DPV nocturno, así como la presencia de un alto DPV durante más horas del día, fueron los factores que determinaron que el ambiente del matorral de duna costera en el periodo de sequía fuera considerado como el más seco, en comparación con el del bosque mesófilo. Estos datos fueron utilizados para establecer los ambientes de humedad en las normas de reacción, considerando que en el periodo de aclimatación los individuos de *T. utriculata* tenían oportunidad de acumular agua de lluvia en su tanque, mientras que durante la sequía se

les vació el tanque y se secaron las hojas con papel antes de depositarlas bajo la cobertura plástica.

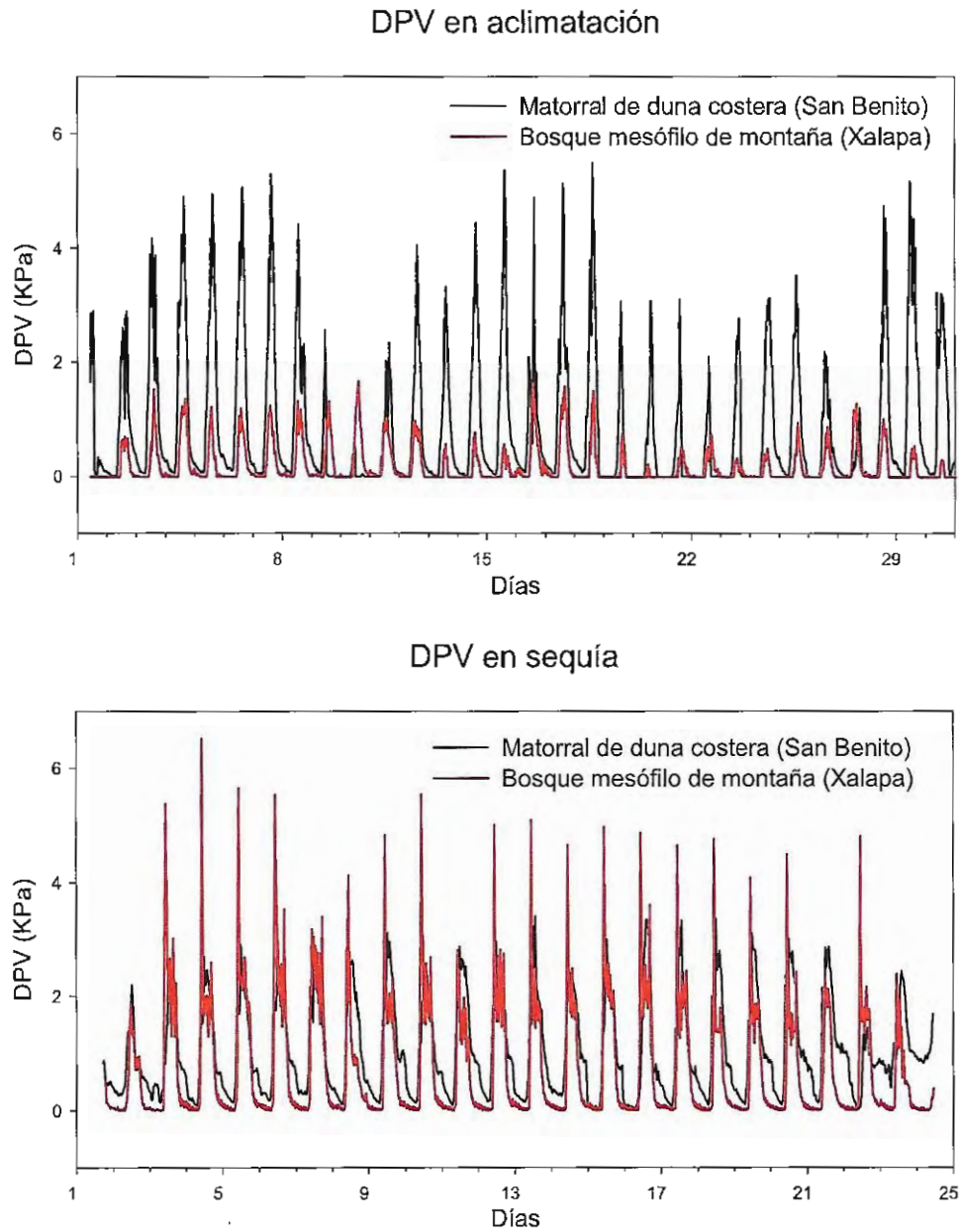
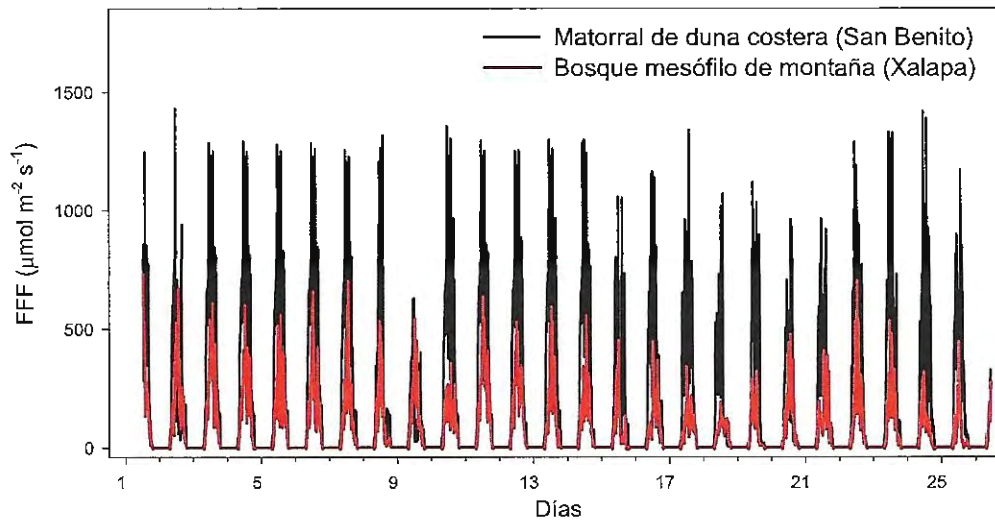


Figura 12. Déficit de presión de vapor (DPV) durante la aclimatación de los individuos de *Tillandsia utriculata* y durante la sequía, en los sitios de trasplante.

La luz a la que estuvieron expuestos los individuos de *T. utriculata* también fue variable dependiendo del sitio en el que fueron trasplantados, siendo que en el matorral de duna costera, los individuos recibieron una cantidad mayor de FFF (flujo de fotones fotosintéticos), en comparación con la luz que recibieron los individuos en el bosque mesófilo ($P < 0.001$; Figura 13). Es importante resaltar que el análisis estadístico se realizó con la luz acumulada a lo largo de cada día de medición, por lo tanto, dicho análisis no considera los picos en la intensidad de luz (Figura 13), dato de gran importancia para ciertos procesos fisiológicos, como el punto de compensación y el punto de saturación de luz. En este contexto, aunque se observan picos de intensidad de luz en el sitio del matorral de duna costera durante la sequía, el análisis estadístico no mostró diferencias en el FFF entre los sitios de trasplante ($P = 0.372$). Estos datos fueron utilizados para establecer los ambientes de luz en las normas de reacción. Considerando dichas diferencias ambientales, y al evaluar individuos provenientes de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera, y Oco, de la selva alta perennifolia), se identificaron divergencias fisiológicas en el uso de luz y agua entre las poblaciones y los sitios, así como la plasticidad de la especie para determinados rasgos fisiológicos.

Luz en aclimatación



Luz en sequía

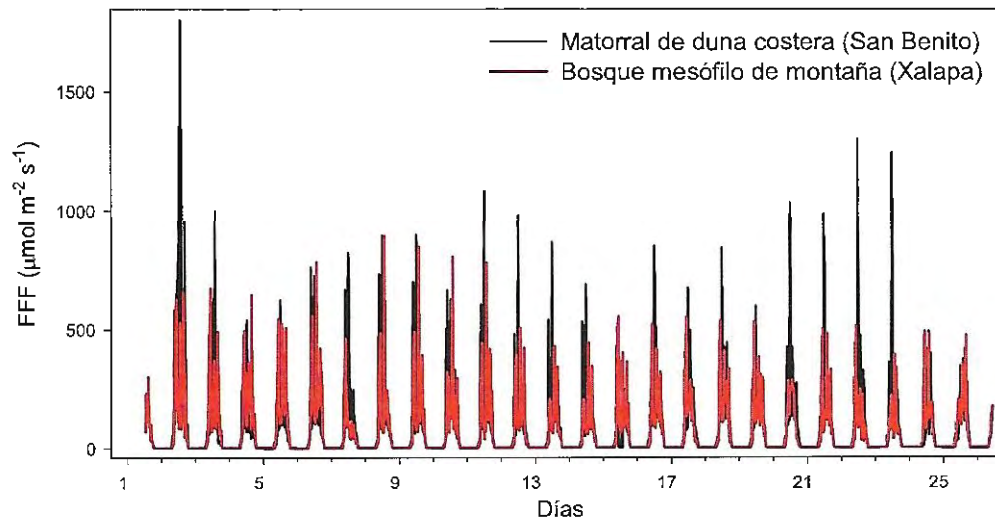


Figura 13. Flujo de fotones fotosintéticos (FFF) incidente sobre los individuos de *Tillandsia utriculata* durante la aclimatación y durante la sequía en los sitios de de trasplante.

Variables fisiológicas

Se presentan las temperaturas de la hoja de los individuos de *T. utriculata* durante el período de medición con el fin de conocer el efecto que pudieran tener las condiciones

ambientales de cada sitio sobre el estado de los individuos, y que pudiera reflejarse en efectos fisiológicos. En el cuadro 4 se presentan las temperaturas de la hoja en los individuos sometidos a ambos ambientes durante diferentes horas del día, en las que el análisis de varianza muestra que existen diferencias entre los sitios ($P < 0.001$), así como entre las horas del día ($P < 0.001$) y los días de la sequía (0 y 20; $P < 0.001$). Se observa que las hojas de los individuos trasplantados al matorral de duna costera, siempre tuvieron temperaturas más altas, en comparación con las de los individuos trasplantados al bosque mesófilo, con valores máximos en San Benito de 34.2° y en Xalapa de 28.9° .

Cuadro 4. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de las hojas de *Tillandsia utriculata* (media \pm error estándar) en dos sitios, durante los días 0 y 20 de la sequía, a diferentes horas del día.

Hora del día	Matorral de duna costera (San Benito)		Bosque mesófilo de montaña (Xalapa)	
	Día 0	Día 20	Día 0	Día 20
00:00 hrs.	30.4 \pm 0.19	29.4 \pm 0.24	20.9 \pm 0.15	19.3 \pm 0.12
06:00 hrs.	29.2 \pm 0.16	29.5 \pm 0.14	15.9 \pm 0.15	19.0 \pm 0.08
12:00 hrs.	34.2 \pm 0.19	30.9 \pm 0.037	27.5 \pm 0.17	28.9 \pm 0.18
18:00 hrs.	29.5 \pm 0.26	29.9 \pm 0.17	25.7 \pm 0.17	22.5 \pm 0.18

Contenido relativo de agua (CRA) y succulencia

Las poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), presentaron diferencias estadísticas significativas ($P < 0.005$) en el contenido relativo de agua (CRA) conforme se acumulaban los días de la sequía. En el ambiente de matorral de duna costera, los individuos tuvieron valores máximos de CRA (durante el día 0 de la sequía) cercanos a 0.7, en contraste con los individuos trasplantados en el bosque mesófilo, cuyos valores máximos fueron cercanos a 0.9 (Figura 14). Este comportamiento pone en evidencia el efecto del déficit de presión de vapor (DPV; Figura 12) sobre el estado hídrico de los individuos, siendo que en el sitio con mayor DPV, los individuos perdieron más agua, reduciendo sus valores de CRA.

Estos resultados muestran diferencias estadísticas significativas entre sitios ($P < 0.001$) y, a pesar de que no hubo diferencias significativas entre poblaciones ($P = 0.174$), al comparar el efecto del sitio en poblaciones, sí hubo diferencias estadísticas significativas ($P = 0.028$). Tales diferencias son apreciables en la figura 14A, donde se presenta que el CRA en el matorral de duna costera después de 20 días de sequía, fue de 0.51 y 0.45, para los individuos de la población SB y Oco, respectivamente. Esta mayor resistencia a la desecación por parte de los individuos de la población SB, comparada con la de los individuos de la población Oco, puede ser originada por la especialización de éstos a dicho ambiente, debido a su historia de vida, es decir al surgimiento de un ecotipo adaptado que es capaz de mantener su estado hídrico en un ambiente con un alto DPV. En el ambiente de bosque mesófilo (Figura 14B), la variación en el CRA de las poblaciones fue menor que la que presentaron en el matorral de duna costera, siendo de 0.01 (0.6 y 0.61, para la población SB y Oco, respectivamente), después de estar sometidas a 20 días de sequía.

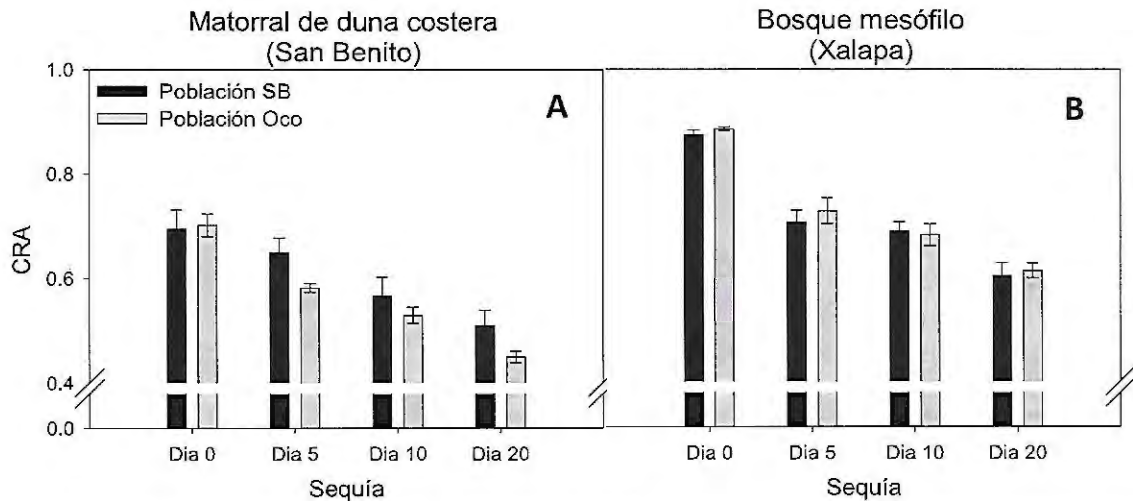


Figura 14. Contenido relativo de agua en el tejido foliar (CRA; media \pm error estándar) de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), sometidos a 20 días de sequía en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B).

En los datos de succulencia foliar también existieron diferencias estadísticas significativas entre sitios de trasplante ($P < 0.001$), entre los días de la sequía ($P < 0.001$) y en la interacción sitio x día ($P = 0.04$). Cabe recalcar que se observó una disminución en la succulencia de las poblaciones en ambos sitios conforme aumentaban los días de la sequía hasta el día 10, seguida de un aumento en esta variable en la medición del día 20 (Figura 15).

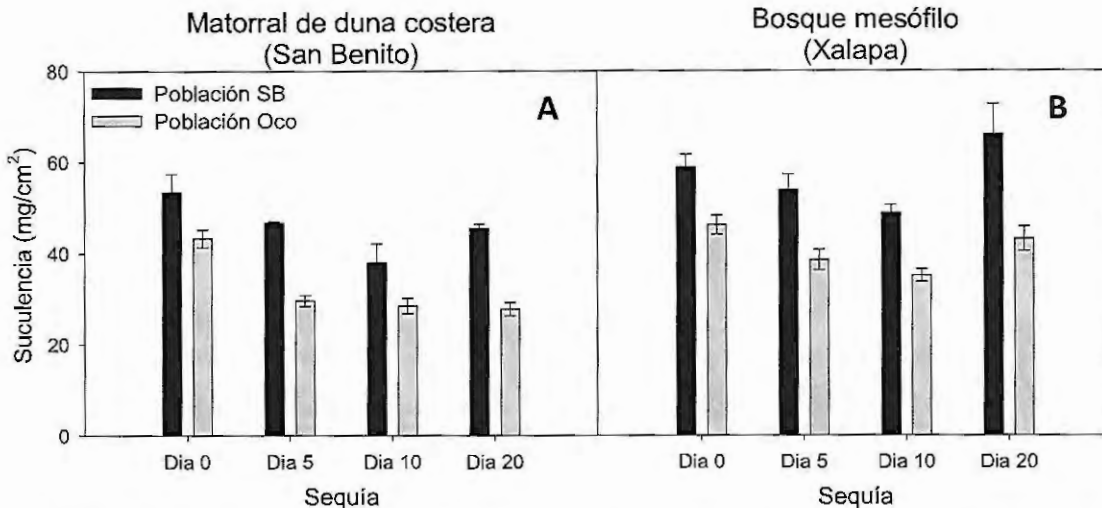


Figura 15. Succulencia foliar (media \pm error estándar) de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia), sometidos a 20 días de sequía en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B).

Acumulación nocturna de ácido málico

En la figura 16 se pone en evidencia la diferencia en la acumulación de H^+ entre los sitios de trasplante ($P = 0.01$). En la acumulación de H^+ registrada en el bosque mesófilo, se observa en los individuos de *Tillandsia utriculata* de la población Oco (provenientes de la selva alta perennifolia) la presencia de una mayor capacidad de acumulación de ácido málico (ca. $600 \text{ mmol } H^+ \text{ m}^{-2}$; en contraste con ca. $150 \text{ mmol } H^+ \text{ m}^{-2}$ de los individuos de la población SB, provenientes del matorral de duna costera) durante el día 0 de la sequía, cuando el microambiente que rodea a los individuos de *T. utriculata* es húmedo y con temperaturas generalmente bajas (Figura 16B).

Se encontraron diferencias estadísticas significativas ($P < 0.001$) en la acumulación de ácidos orgánicos conforme aumentaban los días de la sequía, así como en la interacción población x día ($P = 0.007$) y en la interacción sitio x población x día ($P = 0.008$), tomando en cuenta desde el día 0 hasta el 20. Sin embargo, al realizar un ANOVA de tres vías para los datos de acumulación de H^+ , sin tomar en cuenta los valores del día 0 (debido a que el pico de acumulación de H^+ en el tejido foliar de los individuos de la población Oco, en el bosque mesófilo, podría enmascarar similitudes en la acumulación entre poblaciones en los demás días de la sequía), los resultados proponen que no existe diferencia significativa en la interacción población x día ($P = 0.787$) ni en la interacción sitio x población x día ($P = 0.604$), y que por lo tanto, la disminución en la acumulación de H^+ a través de los días de sequía, se comporta estadísticamente igual entre poblaciones y entre poblaciones x sitios, a lo largo de la sequía.

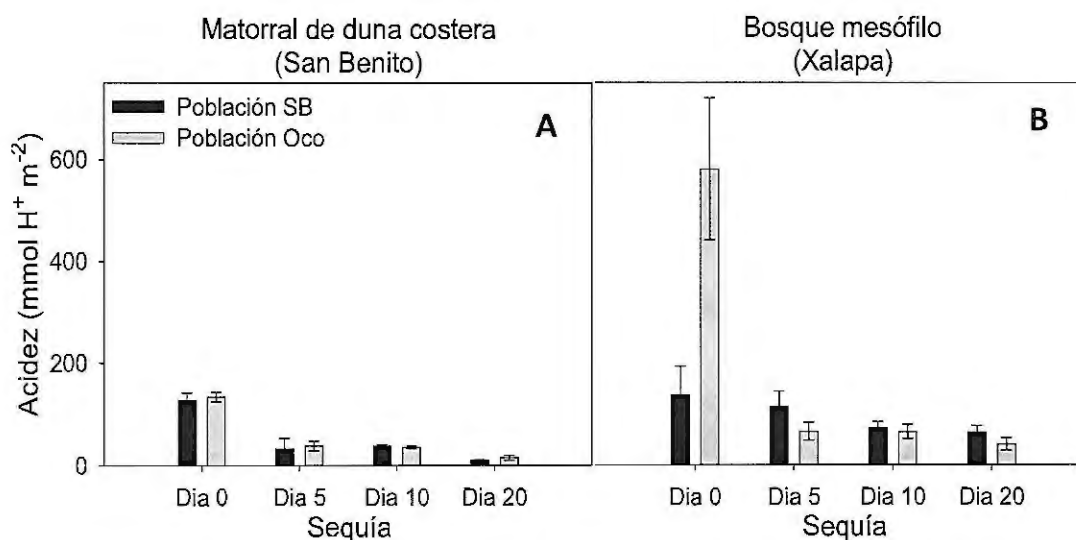


Figura 16. Acumulación nocturna de ácido málico (Acidez) en el tejido foliar (media \pm error estándar) de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia), sometidos a 20 días de sequía en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B).

Se realizó un análisis de regresión para relacionar la capacidad fotosintética de los individuos (acumulación de ácido málico) con su estado hídrico (CRA; Figura 17), independientemente del sitio donde se encontraran. Se encontró que con un valor de CRA

cercano a 0.9 (organismos bien hidratados), la población proveniente del matorral de duna costera (SB) alcanza una acumulación de ácido máxima de 431 mmol H⁺ m⁻², en contraste con la población proveniente de la selva alta (Oco) que alcanza una acumulación de ácido de hasta 925 mmol H⁺ m⁻² cuando su CRA tiene valores cercanos a 0.9.

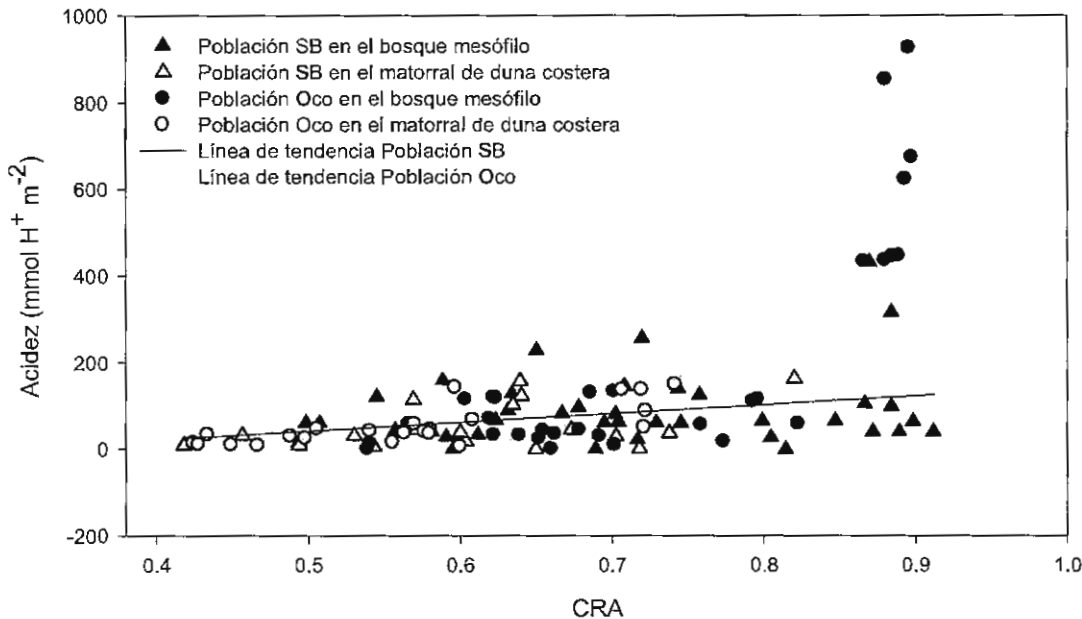


Figura 17. Relación entre la acumulación nocturna de ácido málico en el tejido foliar (acidez) y el contenido relativo de agua (CRA), en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) sometidos a dos ambientes (matorral de duna costera y bosque mesófilo).

Intercambio gaseoso

Al comparar los valores de la asimilación nocturna de CO₂ (máxima y acumulada de un día) alcanzados por los individuos de *Tillandsia utriculata* en el período previo a la sequía (día 0 de la sequía; Figura 18) se observaron diferencias significativas entre los sitios de trasplante ($P < 0.001$), siendo que hubo mayor asimilación en el sitio de matorral de duna costera de San Benito, Yucatán, con valores máximos de hasta 1.82 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y un acumulado por día de 72.88 ± 2 $\text{mmolCO}_2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, en comparación con la asimilación en el sitio de bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz, donde se obtuvo un valor máximo de asimilación de 1.65 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y un acumulado por día de 49.52 ± 2 $\text{mmolCO}_2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

¹(valores obtenidos durante el día 0 de la sequía; Figura 18). La asimilación acumulada de CO₂ también presentó diferencias estadísticas significativas entre los días de la sequía (P<0.001), de esta forma se puede notar el efecto de los días de sequía sobre la asimilación, siendo que la asimilación de CO₂ previa a la sequía, muestra valores máximos cercanos a 61.20±1.4 mmolCO₂ m⁻² d⁻¹, en contraste con los 22.55±1.4 mmolCO₂ m⁻² d⁻¹ alcanzados el día 20 de la sequía en ambos sitios de trasplante (Figura 18). Al analizar los datos de la asimilación acumulada de manera separada para los días de la sequía (0 y 20), se encontró que para el día 0 las poblaciones presentaron diferencias estadísticas significativas (P<0.001), siendo que los individuos de la población proveniente de la selva alta perennifolia (Oco) asimilaron más CO₂ (64.52±1.9 mmolCO₂m⁻²d⁻¹), en comparación con la población proveniente del matorral de duna costera (SB; 57.89±2 mmolCO₂m⁻²d⁻¹). En el día 20 también se presentaron diferencias estadísticas significativas en la asimilación entre las poblaciones (P<0.001), pero esta vez se invirtió la tendencia de dichas poblaciones, presentando mayor asimilación los individuos de la población SB (23.79±2 mmolCO₂m⁻²d⁻¹) en comparación con los individuos de la población Oco (21.30±1.9 mmolCO₂m⁻²d⁻¹).

Al analizar los datos de asimilación acumulada en cada sitio de trasplante (matorral de duna costera y selva alta perennifolia) para cada día de la sequía (0 y 20) por separado, solo se presentaron diferencias entre las poblaciones en la medición realizada en el matorral de duna costera durante el día 20 (P=0.023), que representa el ambiente más adverso de los cuatro con alta incidencia de luz y baja disponibilidad hídrica.

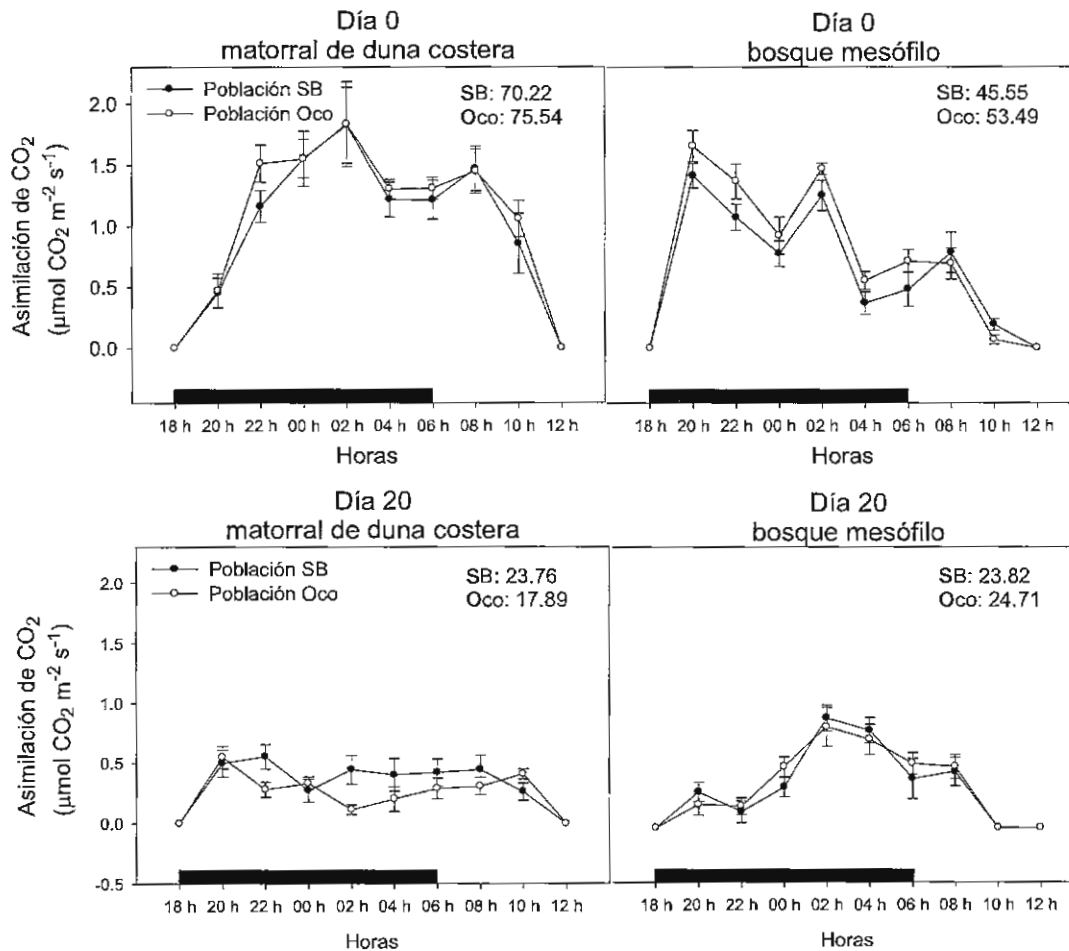


Figura 18. Asimilación de CO₂ durante la noche (media ± error estándar), por parte de individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), en los días 0 y 20 de la sequía en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz). Las barras negras (■) representan el período de oscuridad. Los valores en la parte superior derecha de cada gráfica muestran la asimilación acumulada para cada población en mmol m⁻² d⁻¹.

Tasa de transporte de electrones y rendimiento cuántico del fotosistema II

Al registrarse la luz al nivel de la hoja siguiendo el ángulo de ésta, se encontraron diferencias significativas entre sitios de trasplante (Cuadro 5), siendo que los individuos de *Tillandsia utriculata* trasplantados en el sitio de bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz, siempre recibieron menos luz que los individuos trasplantados en el sitio de matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (Figura 19A, 19B, 20A y 20B), obteniendo valores

acumulados máximos de $8.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, a diferencia de los valores acumulados máximos alcanzados en el matorral de duna costera, que fueron de $15.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Durante el día se hizo notable la diferencia en la incidencia de luz sobre los individuos de *T. utriculata*, ya que en el matorral de duna costera el pico máximo de incidencia durante el día alcanzó valores de hasta $504 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en contraste con el pico máximo en el bosque mesófilo que fue de $103 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 20A y B). Cabe recalcar que, a pesar de la baja incidencia de luz sobre los organismos, sí se alcanzan a observar respuestas a la luz en las diferentes variables evaluadas (Figura 19 y 20) y se observa una clara aclimatación local de los individuos a estas diferencias.

Debido a las diferencias en la luz a nivel de la hoja de los organismos de *T. utriculata*, se obtuvieron diferencias en las tasas de transporte de electrones (ETR) máximas entre los sitios de trasplante ($P=0.007$; Cuadro 5), presentando menores tasas los individuos trasplantados en el bosque mesófilo, como consecuencia de haber recibido menor cantidad de luz (Figura 19D y 20D). Los individuos de la población SB alcanzaron una ETR máxima de $47.4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el día 0 de la sequía en el bosque mesófilo (sitio con menos luz), en contraste con una ETR máxima de $148.4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por parte de la misma población en el día 0, pero en el matorral de duna costera (sitio con más luz; Figura 21A y B). En el caso de la población Oco, la ETR máxima alcanzada por estos individuos fue de $54.5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $13.9 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el matorral de duna costera y bosque mesófilo, respectivamente. Cabe recalcar que estos valores de ETR máximos de los individuos de la población Oco, fueron alcanzados durante el día 20 de la sequía (Figura 20C y D), que fue cuando recibieron más luz. Sin embargo, los individuos de la población SB mostraron un comportamiento distinto, al presentar diferencias estadísticas significativas en su ETR ($P=0.021$) entre el día 0 y el día 20 de la sequía, con mayores tasas durante el período previo a la sequía (día 0).

En las gráficas E y F de la figura 19 se observa el ciclo de 24 horas del rendimiento cuántico del fotosistema II (ΦPSII) durante el día 0 de la sequía y se puede observar que éste sufrió una disminución más marcada durante el período de luz en el sitio donde los individuos recibieron un mayor flujo de fotones fotosintéticos (matorral de duna costera). Sin embargo, durante la noche, la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m) vuelve a recuperarse, lo que se pone en evidencia en el análisis estadístico (Cuadro 5) en el que no se encontraron diferencias significativas entre los sitios de trasplante ($P=0.561$).

En contraste, en la medición del Φ PSII, realizada durante el día 20 de la sequía (Figura 20E y F), se encontró que, incluso en el sitio donde los individuos recibieron poca luz (bosque mesófilo), el rendimiento disminuyó durante el medio día y la recuperación del fotosistema II en ambas poblaciones, no alcanzó los mismos valores altos que se presentaron durante el día 0 (Figura 21C y D), es decir, hubo diferencias estadísticas significativas en la F_v/F_m ($P=0.009$) entre el día 0 y 20 de la sequía (Cuadro 5). Las interacciones entre las fuentes de variación (Cuadro 5) no presentaron diferencias significativas en ninguna de las variables medidas (luz, ETR y F_v/F_m ; $P>0.05$).

Cuadro 5. ANOVA de 3 vías para la luz, la tasa de transporte de electrones máxima (ETR máx.) y la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m) de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia) durante el día 0 y 20 de la sequía en dos sitios de trasplante (matorral de duna costera y bosque mesófilo).

Fuente de variación	P (luz)	P (ETR máx.)	P (F_v/F_m)
Sitio	<0.001	0.007	ns
Población	ns	0.025	0.096
Día	0.089	ns	0.009
Sitio x Población	ns	ns	ns
Sitio x Día	ns	ns	ns
Población x Día	ns	ns	ns
Sitio x Población x Día	ns	ns	ns

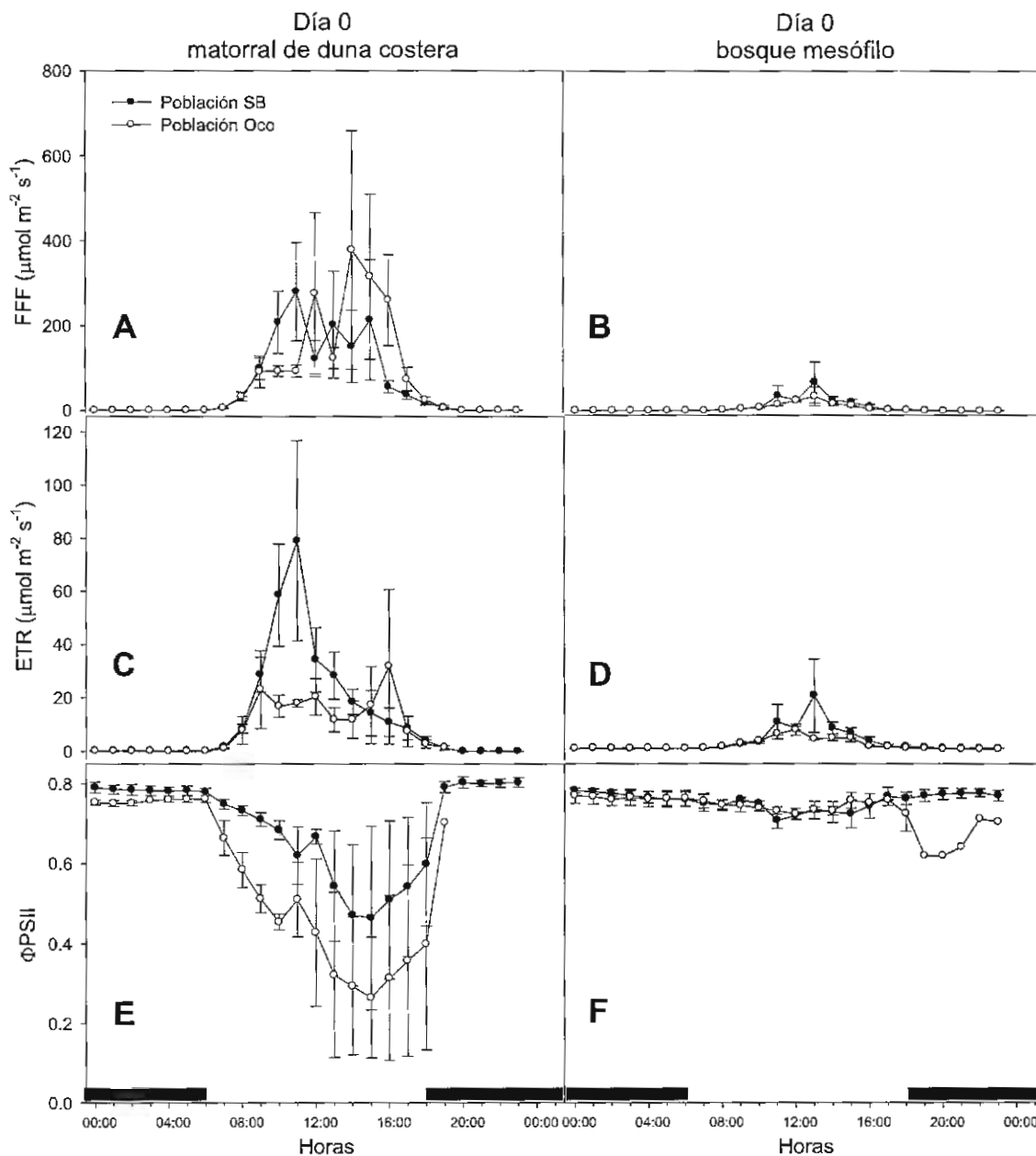


Figura 19. Luz incidente (FFF, flujo de fotones fotosintéticos; A y B), tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés; C y D) y rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ ; E y F; media \pm error estándar) en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), en el día 0 de la sequía en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz). Las barras negras (■) representan el período de oscuridad.

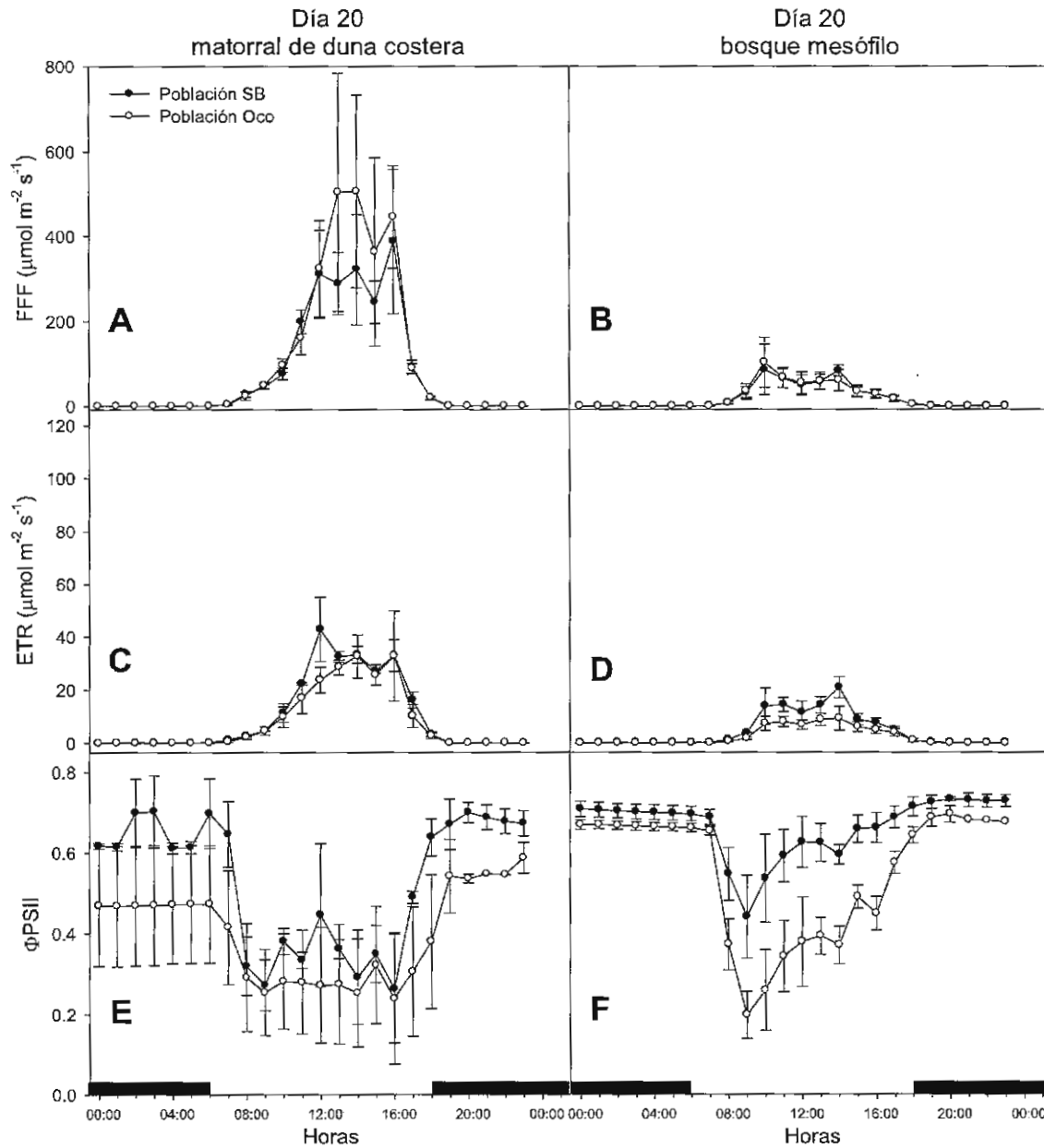


Figura 20. Luz incidente (FFF, flujo de fotones fotosintéticos; A y B), tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés; C y D) y rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ ; E y F; media \pm error estándar) en individuos de *Tillandsia utriculata* de dos poblaciones (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), en el día 20 de la sequía en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz). Las barras negras (■) representan el período de oscuridad.

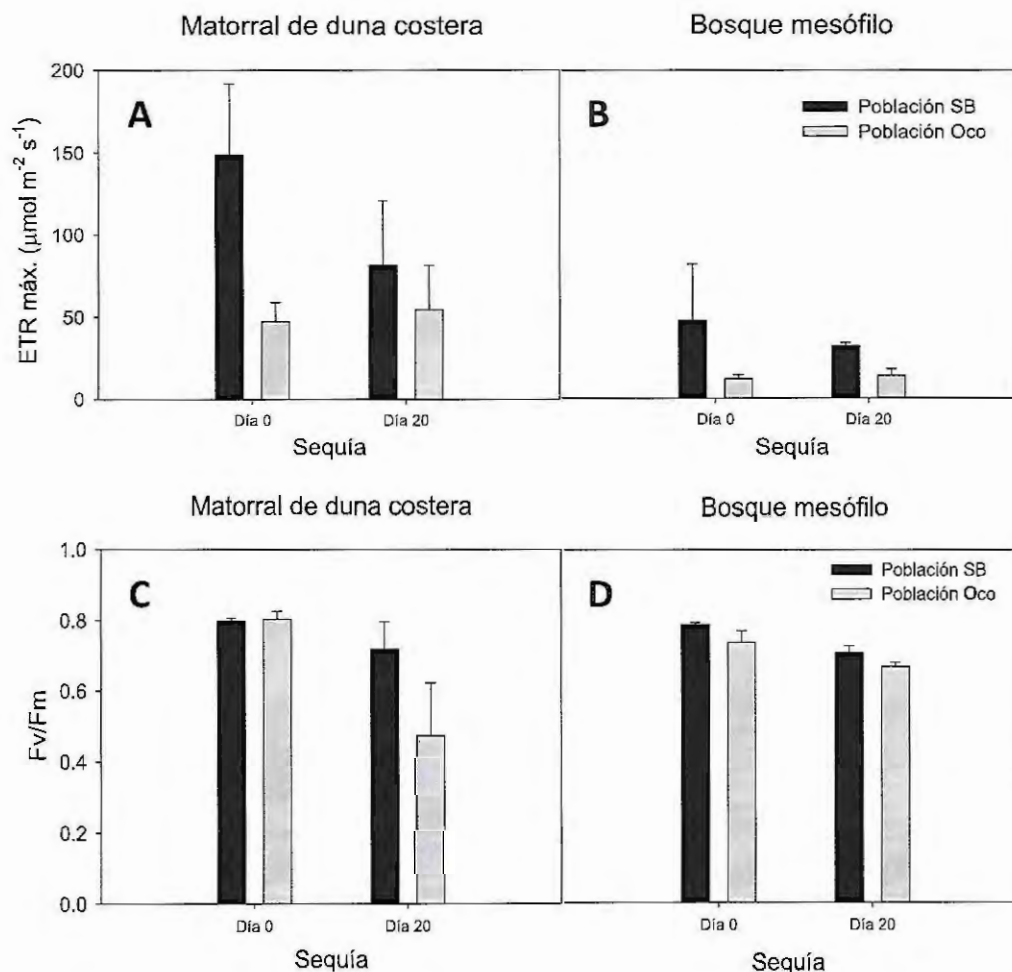


Figura 21. Tasa de transporte de electrones máxima (ETR por sus siglas en inglés; A y B) y Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm; C y D) de individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) en el día 0 y 20 de la sequía en dos ambientes: (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz).

Curvas de respuesta a la luz

Al obtener curvas de luz en las cuales las poblaciones de *Tillandsia utriculata* estuvieron sometidas al mismo ambiente lumínico, se evidenciaron eficiencias intrínsecas en el uso de la luz por los individuos. En los resultados del día 0 (Figura 22A y B) se presentan diferencias estadísticas significativas en la tasa de transporte de electrones (ETR) entre los sitios de trasplante (matorral de duna costera y bosque mesófilo; $P < 0.001$), con una

mayor ETR en el sitio de matorral de duna costera. Asimismo, se identificaron diferencias en el comportamiento de las poblaciones ($P < 0.001$), presentando una mayor ETR los individuos de la población proveniente del matorral de duna costera (SB) en ambos sitios ($79.6 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $29.9 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el matorral de duna costera y el bosque mesófilo, respectivamente). Durante el día 0 se encontraron diferencias estadísticas significativas ($P < 0.001$) en la interacción sitio x luz, lo que nos habla de que el comportamiento en la ETR fue diferente entre los sitios de trasplante conforme iba aumentando la luz incidente sobre los individuos.

En el día 20 de la sequía (Figura 22C y D), la ETR de los individuos de *T. utriculata* no presentaron diferencias estadísticas significativas entre los sitios de trasplante ($P = 0.891$), sin embargo, sí hubo diferencias entre las poblaciones ($P = 0.006$), siendo que en el matorral de duna costera, la población SB tuvo una mayor ETR ($47.8 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que en el bosque mesófilo, la mayor tasa fue alcanzada por la población Oco (proveniente de la selva alta perennifolia; $34.22 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La interacción sitio x población también presentó diferencias estadísticas significativas en ambos días de la sequía (día 0 $P = 0.002$ y día 20 $P < 0.001$; Cuadro 6), lo que indica que las poblaciones respondieron de diferente manera, dependiendo de las condiciones ambientales del sitio en el que se encontraron.

En las interacciones población x luz y sitio x población x luz, no se encontraron diferencias estadísticas significativas en ninguno de los días de la sequía ($P > 0.005$; Cuadro 6).

Cuadro 6. ANOVA de 3 vías para las curvas de respuesta a la luz de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) durante el día 0 y 20 de la sequía en dos sitios de trasplante (matorral de duna costera y bosque mesófilo).

Fuente de variación	P (día 0)	P (día 20)
Sitio	<0.001	ns
Población	<0.001	0.006
Luz	<0.001	<0.001
Sitio x Población	0.002	<0.001
Sitio x Luz	<0.001	ns
Población x Luz	0.073	ns
Sitio x Población x Luz	Ns	ns

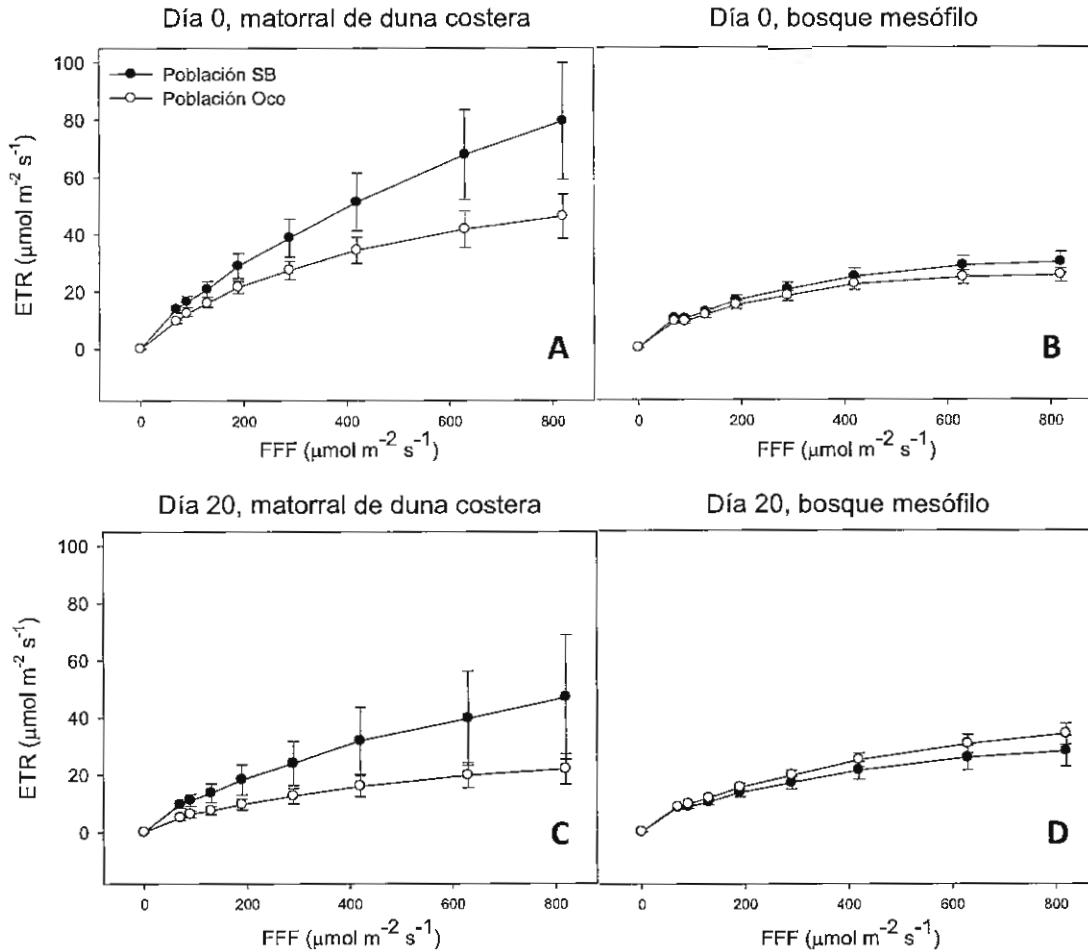


Figura 22. Curvas de respuesta a la luz en individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco de la selva alta perennifolia) en el día 0 (A y B) y 20 de la sequía (C y D), en dos ambientes (matorral de duna costera de San Benito, Yucatán y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz).

Eficiencia en el uso de agua (EUA)

Al realizar un análisis estadístico de la eficiencia en el uso de agua (EUA), se encontraron diferencias entre sitios ($P=0.006$), siendo que la EUA fue mayor en el matorral de duna costera (sitio más seco). A pesar de que entre los días de la sequía no hubo diferencias estadísticas significativas ($P=0.071$), sí se registraron diferencias en la interacción sitio x día ($P=0.018$), debido a que en el sitio de matorral de duna costera los valores más altos fueron alcanzados durante el día 20, mientras en el sitio de bosque mesófilo, los valores más altos de EUA fueron registrados durante el día 0 (Figura 23).

A pesar de que el análisis general de los dos sitios no mostró diferencias entre las poblaciones (SB, proveniente del matorral de duna costera; y Oco, proveniente de la selva alta perennifolia; $P= 0.603$), éstas sí presentaron diferencias en la EUA en el sitio de matorral de duna costera ($P=0.029$), teniendo una mayor EUA los individuos de la población SB, en el día 0 de la sequía ($19.6 \text{ g CO}_2/\text{Kg H}_2\text{O}$), en comparación con los de la población Oco ($9.5 \text{ g CO}_2/\text{Kg H}_2\text{O}$; Figura 23A). Sin embargo, al ser sometidos a 20 días de sequía, los individuos de la población Oco ($43.1 \text{ g CO}_2/\text{Kg H}_2\text{O}$) superaron a los de la población SB ($31.2 \text{ g CO}_2/\text{Kg H}_2\text{O}$) en su EUA (Figura 23A), en contraste con los valores obtenidos en el sitio de bosque mesófilo, donde las poblaciones no mostraron diferencias ($P=0.071$) y presentaron sus valores máximos durante el día 0 de la sequía (10.8 y $13.5 \text{ g CO}_2/\text{Kg H}_2\text{O}$ en los individuos de la población SB y Oco, respectivamente; Figura 23B).

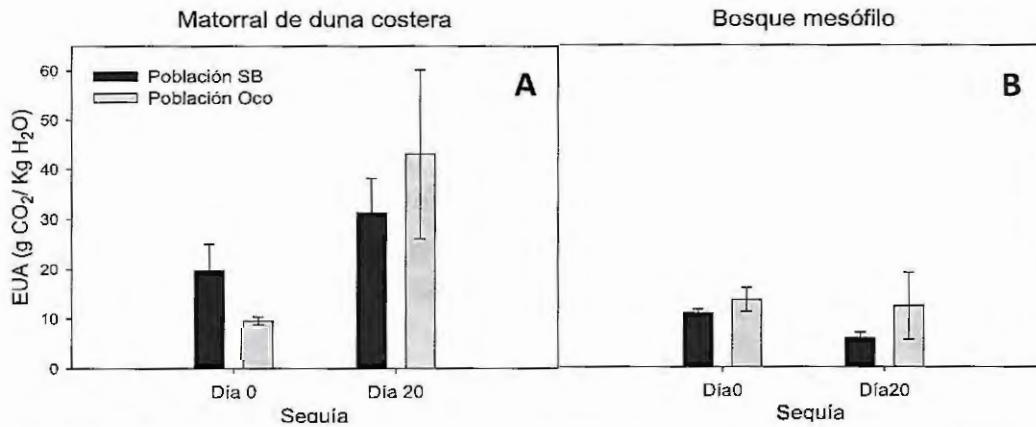


Figura 23. Eficiencia en el uso de agua (EUA) en individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) en el día 0 y 20 de la sequía, en dos ambientes: matorral de duna costera de San Benito, Yucatán (A) y bosque mesófilo de Xalapa, Veracruz (B).

Medición de la plasticidad fisiológica de *Tillandsia utriculata*

Normas de reacción

Aunque las pendientes en las líneas no son del todo evidentes, debido a que las líneas no son rectas (por representar más de dos condiciones ambientales en el eje X), se puede considerar a cada unión de dos puntos como una línea aislada y con esto comparar visualmente la magnitud (pendiente con el eje X) y dirección de la plasticidad para cada

población. Por otro lado, las diferencias significativas entre las fuentes de variación señalan la presencia/ausencia de plasticidad (A^*), la variación entre las poblaciones (P^*) y la posible heredabilidad de la norma de reacción (P^*A).

En la figura 24 se muestran las normas de reacción para los individuos de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, proveniente del matorral de duna costera; y Oco, proveniente de la selva alta perenifolia) en cuatro condiciones ambientales, producto de un período en condiciones naturales (aclimatación) y otro en condiciones de sequía, en dos sitios con diferente disponibilidad de humedad relativa y luz (matorral de duna costera y bosque mesófilo; Cuadro 3).

Se puede observar que al resultar significativas las diferencias entre ambientes para cada variable fisiológica medida, sí existe presencia de plasticidad en ambas poblaciones. Sin embargo, los caracteres fisiológicos cuyas líneas se traslapan o son paralelas, o sus puntos se traslapan o quedan muy cercanos, no presentan variación entre poblaciones en dicha plasticidad, como es el caso del contenido relativo de agua (CRA), la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m), la asimilación máxima de CO₂ (asimilación máx.) y la eficiencia en el uso de agua (EUA; Figura 24). Otro indicador utilizado para determinar la presencia de variación en la plasticidad fue la existencia de diferencias estadísticas significativas entre poblaciones (P^*).

Se agruparon las variables medidas dependiendo de su tendencia a responder a un gradiente de humedad o de luz, siendo que las variables que mostraron cierta tendencia a responder principalmente a un gradiente de humedad fueron el CRA, la acumulación nocturna de ácido málico (acidez) y la F_v/F_m . En este contexto, el CRA y acidez, se vieron disminuidos conforme la humedad del ambiente se hacía menor, aunque fue con una combinación de poca humedad y mucha luz que alcanzaron sus valores mínimos (Figura 24). Cabe recalcar que la variable acidez fue la única que presentó diferencias estadísticas significativas ($P=0.002$) en la interacción $P \times A$, debido a que las poblaciones presentaron diferencias entre ellas al estar sometidas a los diferentes ambientes. Por otro lado, se identificaron diferencias en la manera en que la F_v/F_m de cada población responde a la humedad y la luz, siendo que la población proveniente del matorral de duna costera (SB), presentó variaciones en su F_v/F_m como respuesta tanto a la humedad como a la luz (aumentando sus valores conforme aumentaba la luz y alcanzando el máximo en

condiciones de alta humedad), mientras la población proveniente de la selva alta perennifolia (Oco) fue más susceptible a la humedad (disminuyendo sus valores conforme disminuía la humedad y alcanzando su valor máximo en las condiciones de más luz).

Las variables que mostraron tendencia a responder principalmente al gradiente de luz fueron la tasa de transporte de electrones máxima (ETR máx.) y la eficiencia en el uso de agua (EUA). En la ETR máxima se presentaron variaciones entre las respuestas de cada población, siendo que la población SB respondió a la disponibilidad de luz de forma tal que siempre tuvo valores más altos en su ETR máxima en comparación con la población Oco, la cual respondió preferentemente a las variaciones de la luz, tanto como de la humedad (con valores más altos estando expuesta a mucha luz y alcanzando el máximo en condiciones de humedad baja). En la asimilación de CO₂ no se observó una tendencia favorecida principalmente por alguno de los dos factores ambientales, sino que este rasgo estuvo en función de la interacción humedad-luz, siendo que un ambiente con alta humedad y alta incidencia de luz fue el que más favoreció dicha asimilación en ambas poblaciones (Figura 24).

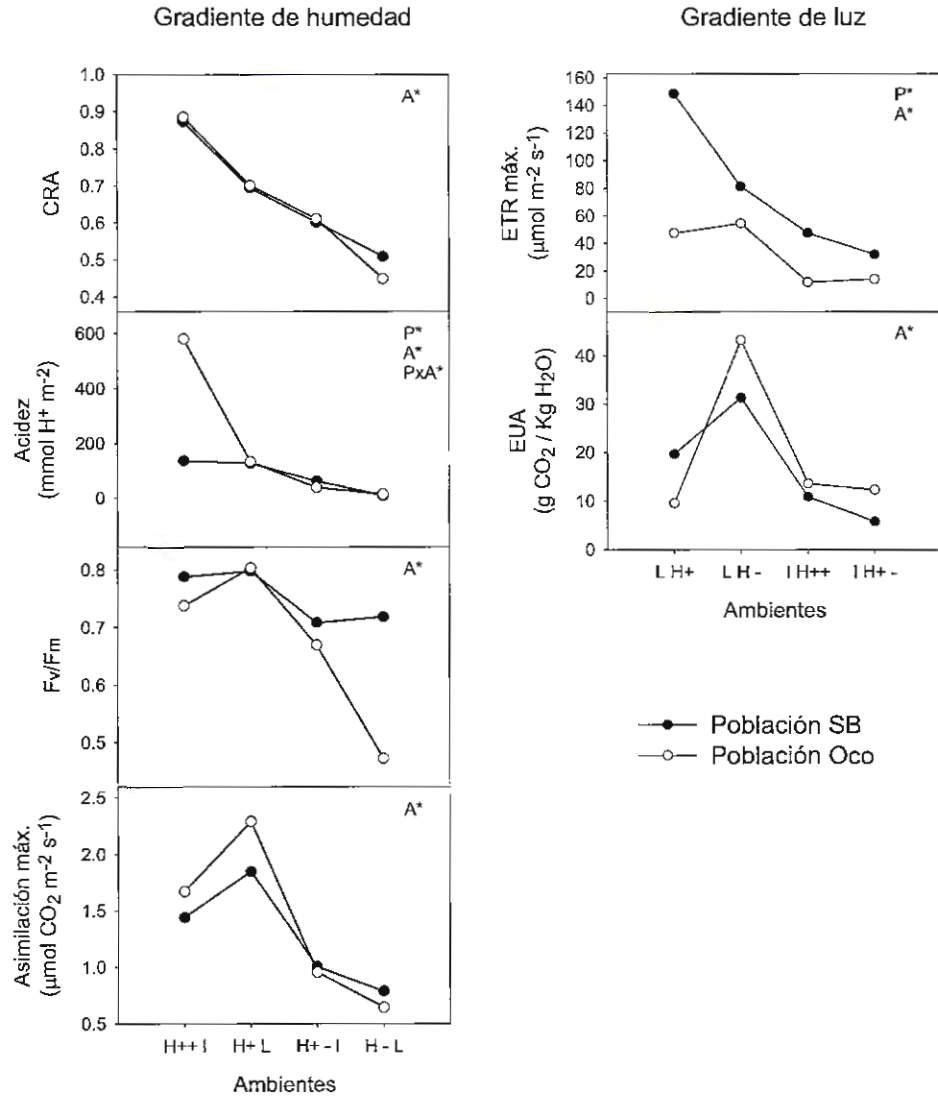


Figura 24. Normas de reacción para variables fisiológicas de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) en respuesta a dos gradientes, uno de humedad y uno de luz, producto de la combinación de las siguientes condiciones: muy alta humedad (H++), alta humedad (H+), baja humedad (H+-), muy baja humedad (H-), mucha luz (L) y poca luz (I). Variables: contenido relativo de agua (CRA), acumulación nocturna de ácido málico (acidez), eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m), asimilación nocturna máxima de CO₂, tasa de transporte de electrones máxima (ETR máx.) y eficiencia en el uso de agua (EUA). Fuentes de variación: ambiente (A) y población (P).

Índice de plasticidad

Al obtener el índice de plasticidad de las distancias fenotípicas para las dos poblaciones de *Tillandsia utriculata*, (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), se encontró que en la plasticidad global no hubo diferencias significativas entre poblaciones ($P=0.154$), sin embargo, en la figura 25 se pone en evidencia una ligera tendencia a tener mayor plasticidad por parte de la población Oco. Por otro lado, se encontraron diferencias estadísticas significativas entre los sitios de trasplante ($P=0.017$) y entre la plasticidad en cada variable ($P<0.001$), siendo que la variable con mayor índice de plasticidad fue la acumulación de ácido málico (H^+ ; con valores de RDPI de 0.68 para la población SB y de 0.74 para la población Oco), en contraste con la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m ; con valores de RDPI de 0.07 para la población SB y de 0.17 para la población Oco), que fue la variable con menor plasticidad.

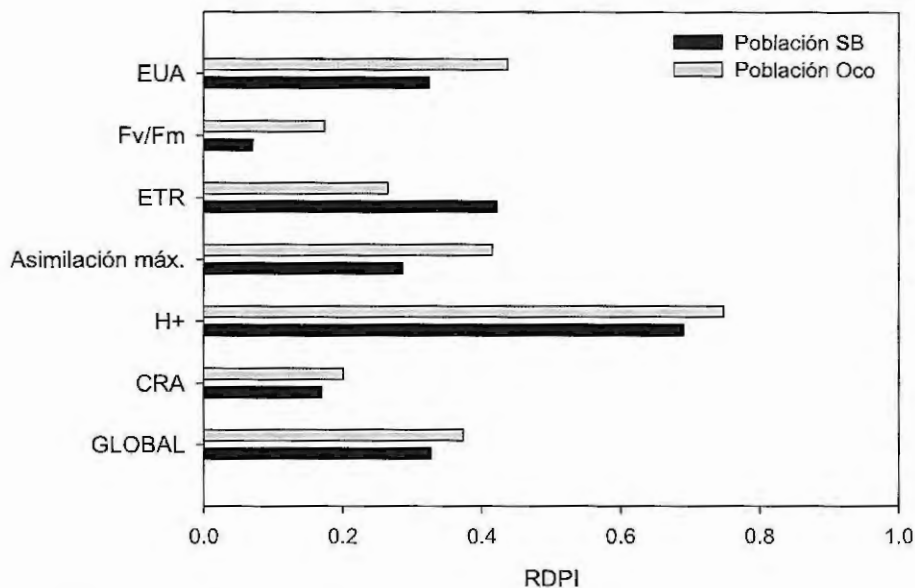


Figura 25. Índice de plasticidad de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia). Variables: contenido relativo de agua (CRA), acumulación de ácido málico (H^+), asimilación máxima de CO_2 (Asimilación máx.), tasa máxima de transporte de electrones máxima (ETR), eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m) y eficiencia en el uso de agua (EUA). La plasticidad global es el promedio de la plasticidad de todas las variables para cada población.

DISCUSIÓN

Variables fisiológicas

Al evaluar el comportamiento de dos poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia), se presentaron diferencias en el uso de agua y luz debidas tanto al microclima como a su historia de vida, ya que ésta última define en parte su manera de desempeñarse ante cambios en el ambiente (de Jong, 2004). Al medir el comportamiento fisiológico de estas dos poblaciones provenientes de un sitio húmedo y sombreado (selva alta perennifolia, de dosel alto y cerrado, donde la mayoría de las plantas conservan su follaje durante todo el año, proporcionando sombra a las epífitas con la cobertura del dosel), y de un sitio semi-árido y expuesto (matorral de duna costera, donde el dosel mide menos de 3 m y una alta proporción de las plantas pierde su follaje durante la temporada de sequía, exponiendo a las epífitas a altas incidencias de luz), cada rasgo fisiológico mostró un óptimo ante determinadas características ambientales.

A pesar de que en el sitio de trasplante de bosque mesófilo, ambas poblaciones mostraron una sensibilidad similar a la sequía, los individuos de la población SB se mostraron menos sensibles a la desecación en el sitio de trasplante de matorral de duna costera, al disminuir más lentamente el contenido relativo de agua (CRA) de su tejido foliar conforme transcurrían los días de la sequía, en comparación con los individuos de la población Oco (Figura 14). Esta información apoya la hipótesis 2, que estipula que dado que la población SB de *T. utriculata* crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población conservarán el CRA de su tejido foliar durante la etapa de escasez de agua del experimento, en contraste con los individuos de la población Oco, que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante. Sin embargo, los individuos de la población SB presentaron un menor CRA en su tejido foliar que los individuos de la población Oco, incluso estando en un sitio con alta disponibilidad de este recurso (bosque mesófilo).

Al presentar metabolismo ácido de las crasuláceas (fotosíntesis CAM, por sus siglas en inglés), los individuos de *T. utriculata* hacen un uso del agua más eficiente que las plantas con fotosíntesis C_3 , al fijar CO_2 principalmente por la noche con la enzima PEPC (fosfoenol piruvato carboxilasa), cuando el déficit de presión de vapor (DPV) del ambiente

es menor que durante el día (Dodd *et al.*, 2002). Además de la fijación nocturna de carbono vía PEPC (fase I), algunos organismos con fotosíntesis CAM presentan un corto período de fijación de carbono por la vía C_3 en las primeras horas del día (fase II), lo que les permite fijar más carbono (en comparación con las plantas limitadas únicamente a la fijación nocturna) que contribuye a mantener sus tasas de crecimiento, rasgo particularmente importante para organismos de crecimiento lento como es el caso de la especie *T. utriculata*, la cual presenta un pequeño pico de asimilación de CO_2 entre las 7 y las 10 horas (indicativo de la fase II; Figura 18), que es más perceptible durante el período previo a la sequía, cuando los individuos poseen una alta hidratación (Andrade *et al.*, 2007; Cervera *et al.*, 2007). La presencia de la fase II en los individuos de *T. utriculata* aporta cerca del 14% del total de carbono fijado en un día en ambos sitios de trasplante y en ambos días de la sequía (0 y 20). Esta fase II, presente en los individuos de *T. utriculata*, incluso después de 20 días de sequía, puede explicar en parte la distribución de sus poblaciones, al encontrarse éstas en sitios donde existe un suministro constante de agua, como son la precipitación (en la selva alta perennifolia) y la humedad proporcionada por la cercanía al mar (en el matorral de duna costera), que propicie un ambiente que no comprometa el estado hídrico de los individuos por la captura de carbono, con DPV de máximo 2KPa durante las horas en que se presenta la fase II.

Al igual que el CRA, la acumulación nocturna de ácido málico se vio disminuida en ambas poblaciones (SB y Oco) conforme pasaban los días de la sequía (Figura 16), debido a que *T. utriculata* es una especie CAM obligada (Cushman, 2001; Martin, 1994), en la que una baja disponibilidad de agua tiende a reducir la ganancia nocturna de carbono en los individuos (hasta en un 75% en sitios secos como el matorral de duna costera; Ricalde *et al.*, 2010; Jian-Ying *et al.*, 2005). A pesar de que ambas poblaciones presentaron la misma tendencia a acumular más ácido málico cuando su CRA era mayor, la población Oco, superó en más del doble a la población SB en dicha acumulación, cuando su CRA era de ca. 0.9 (Figura 17). Este comportamiento puede estar asociado a la historia de vida de las poblaciones, siendo que la cantidad de clorofilas presentes en la población Oco, es posible que sea mayor en comparación con la de la población SB, debido a que en su sitio de origen reciben menos luz que la recibida por esta última en su sitio de origen (obs. pers.; González, 2009; Griffiths y Maxwell, 1999; Martin *et al.*, 1986).

Cabe recalcar que la relación entre la cantidad de clorofilas y la acumulación de ácido málico, se da de forma que las plantas con mayor cantidad de clorofilas, poseen más receptores de luz, por lo que son capaces de captar más energía para usar en la síntesis de ciertos carbohidratos (si el carbono se encuentra disponible), como los utilizados para la síntesis de PEP (fosfoenol piruvato, sustrato de PEPC), lo que desembocaría en una mayor asimilación de carbono en forma de ácido málico (Dodd *et al.*, 2002). Sin embargo, la alta cantidad de ácido málico acumulado en la población Oco durante el período previo a la sequía (día 0) en el bosque mesófilo (Figura 16), no se ve reflejada en la asimilación nocturna (Figura 18), ni en la tasa de transporte de electrones (ETR; Figura 19). Esta discrepancia podría deberse a tres factores: 1) a que parte del ácido málico medido haya sido derivado del reciclaje (refijación) del CO₂ respirado (Griffiths *et al.*, 1986); 2) a que los individuos de la población Oco, al presentar menor succulencia foliar (Figura 15), poseen una mayor conductancia del mesófilo en comparación con la población SB (con succulencia mayor), lo cual define que mayor proporción del CO₂ tomado por el estoma llegue al cloroplasto para ser fijado en ácido málico (Griffiths *et al.*, 2008); 3) a que los electrones de la cadena de transporte de electrones en la población SB, puedan estar siendo utilizados en un transporte de electrones cíclico (no participan en la formación de NADPH, sino que son transferidos de nuevo al fotosistema I, en las reacciones de luz de la fotosíntesis), en vez de ser utilizados en las reacciones de fijación de carbono (ciclo de Calvin), lo que permite la formación de ATP y el continuo bombeo de protones para promover la disipación de la energía en forma de calor a través de la regulación del ciclo de las xantofilas (Jung y Niyogi, 2008; Bendall y Manasse, 1995; Maxwell y Biggins, 1976), por lo que dicha población aparentaría tener una mayor ETR de la que realmente utiliza para las reacciones de carbono.

En la tendencia de los individuos a aumentar su succulencia foliar entre los días 10 y 20 de la sequía (Figura 15), se pone de manifiesto la posible contracción de las células, producto del estrés hídrico, ocasionando que haya mayor número de células en un área determinada (Taiz y Zeiger, 2010). En este contexto, después de 20 días de sequía, cuando la succulencia foliar en los individuos de *T. utriculata* se ve recuperada, existe un factor que favorece la difusión del CO₂ al interior de las células, minimizando en parte la limitación producida por la alta succulencia. Este factor es la diferencia entre las concentraciones de CO₂ al interior de la célula (menor concentración) y en los espacios

intercelulares (mayor concentración), que promueve la difusión de dicha molécula al interior de las células (Taiz y Seiger, 2010).

En ambas poblaciones se pone en evidencia que después de someter a los individuos de *T. utriculata* a 20 días de sequía, la asimilación de CO₂ disminuye a la mitad de la alcanzada en el período previo a la sequía (día 0; Figura 18), debido al compromiso que existe entre la liberación de agua y la captura de carbono para llevar a cabo sus reacciones de fotosíntesis (Jian-Ying *et al.*, 2005). Sin embargo, esta disminución en la asimilación de CO₂ presenta diferencias dependiendo de las condiciones del ambiente. En este contexto, se observa que en el sitio con mayor DPV (el matorral de duna costera), la asimilación después de 20 días de sequía disminuye aún más que en el sitio con menor DPV (el bosque mesófilo), debido a una disminución en la conductancia estomática, con el propósito de evitar el exceso de transpiración que podría desembocar en la desecación (Farquhar y O'Leary, 1982).

Otro rasgo en el que presentaron diferencias las poblaciones, fue la ETR, cuyas diferencias se hicieron más evidentes en las mediciones de las curvas de respuesta a la luz (Figura 22), donde, al estar los individuos de ambas poblaciones sometidos a las mismas condiciones de temperatura, humedad relativa y luz (0-800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), se pudo observar la tendencia de los individuos de la población SB a tener mayor ETR, en comparación con los individuos de la población Oco que siempre mantuvieron valores más bajos. Lo anterior indica que la población Oco utiliza una menor cantidad de la luz absorbida para hacer fotosíntesis, pudiendo resultar en un aumento en la disipación en forma de calor o, de lo contrario, en fotodaño o fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000).

Otra tendencia observada en las curvas de respuesta a la luz, fue que en el bosque mesófilo, las poblaciones no disminuyeron su ETR el día 20 de la sequía en comparación con el día 0, sin embargo, en el matorral de duna costera se observó una disminución de casi la mitad en la ETR de ambas poblaciones entre el día 0 y 20 de la sequía. Este comportamiento puede estar dado por el estrés hídrico, así como por la temperatura de las hojas (Cuadro 4), ya que altas temperaturas foliares (como es el caso de las poblaciones en el matorral de duna costera) traen consigo mayores tasas de transpiración, ocasionando una disminución en la apertura estomática en las hojas de los individuos (Farquhar y O'Leary, 1982). Dicha disminución en la apertura estomática de las

hojas, desemboca en una menor disponibilidad de CO₂ al interior del tejido foliar, reduciéndose el requerimiento de luz por parte de los individuos (Dodd *et al.*, 2002).

En los valores del rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}), se puede observar que a pesar de que después de 20 días de sequía, ninguna de las poblaciones de *T. utriculata* alcanzó a recuperar la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m) durante la noche (Figura 20C y D), las poblaciones mostraron diferentes tendencias a usar la luz, siendo que la población Oco, proveniente de la selva alta perennifolia (sitio más sombreado) fue más sensible a la luz, al disminuir más el Φ_{PSII} durante el día, y tener una recuperación (F_v/F_m) menor en comparación con el comportamiento de la población SB, proveniente del matorral de duna costera (sitio más soleado; Figura 19E, 19F, 20E y 20F). Esto debido a que el Φ_{PSII} da una medición del estado en que se encuentra el fotosistema, siendo que durante el día es una medida de la eficiencia con la que la luz incidente es utilizada, mientras que en las horas de oscuridad (F_v/F_m) mide la recuperación del fotosistema II a su máximo valor (0.83) después de un período de actividad durante las horas de luz. La falta de recuperación durante la noche es indicativo de fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000).

Se consideraron los datos obtenidos de acidez nocturna, de la ETR y de la asimilación de CO₂, para determinar si se apoya o rechaza la hipótesis 3, la cual puntualiza que dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera (SB) crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población se mantendrán con tasas fotosintéticas en el tejido foliar (acumulación nocturna de ácido málico, tasa de transporte de electrones y asimilación de CO₂) más altas durante la etapa de escasez de agua del experimento, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia (Oco) que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante. En este contexto, es importante señalar que la población SB no mostró una disminución drástica en su acidez nocturna conforme pasaban los días de la sequía (al disminuirla lentamente alcanzando valores mayores de acidez nocturna al final del período de sequía en comparación con la población Oco; Figura 16), que dicha población presentó mayores tasas de transporte de electrones (Figura 21) y que presentó mayor asimilación de CO₂ en el ambiente más adverso (el matorral de duna costera durante el día 20 de la sequía, al ser el sitio más

seco con mayor disponibilidad de luz), en comparación con la población Oco (Figura 18). Por todo lo anterior se apoya la hipótesis 3.

Un rasgo fisiológico que se deriva del ratio entre la pérdida de agua y toma de carbono del ambiente por parte de las plantas, es la eficiencia en el uso de agua (EUA), que suele presentar valores altos en las plantas CAM debido a la minimización de la transpiración como resultado de la fijación de CO₂ durante la noche, cuando el DPV es bajo (Winter y Smith, 1996). En el sitio de matorral de duna costera se pudo observar una mayor EUA y una tendencia a aumentar dicha eficiencia después de la sequía por parte de las dos poblaciones, sin embargo, en el sitio de bosque mesófilo, la EUA disminuyó después de la sequía (Figura 23).

En plantas epífitas del género *Tillandsia* se han registrado valores de EUA de hasta 244 g CO₂/Kg H₂O en nebulofitas (*T. usneoides*), sin embargo, en *T. utriculata* (tanque) los valores máximos reportados en la literatura son de 26.82 g CO₂/Kg H₂O (Martin *et al.*, datos no publicados, citado por Martin, 1994; Martin y Schmitt, 1989). Los valores de EUA obtenidos en nuestras mediciones superaron los valores reportados por Martin (1994) en *T. utriculata*, debido a que la población Oco tuvo una EUA de 43.1 g CO₂/Kg H₂O en el matorral de duna costera, después de la sequía (Figura 23A). En general, la población Oco presentó mayor EUA después de la sequía, en comparación con la población SB, lo que coincide con lo encontrado por Griffiths y colaboradores (1986) en bromeliáceas en microambientes áridos, en las zonas húmedas de los trópicos.

En este contexto, la EUA puede presentar diferencias entre poblaciones dependiendo de las características específicas del sitio de procedencia. Esto último debido particularmente a que se ha registrado que la sensibilidad de los organismos a la disponibilidad de agua, moldea en gran parte la distribución de éstos en los bosques tropicales, por lo que en ambientes menos húmedos se encuentran individuos que presentan estrategias para enfrentar la baja disponibilidad de agua (Araya *et al.*, 2011; Reyes-García *et al.*, 2008; Engelbrecht *et al.*, 2007). Estas observaciones coinciden con lo encontrado en este trabajo, donde la población SB tuvo una mayor eficiencia en el uso del agua estando en el sitio de matorral de duna costera bajo las condiciones naturales del ambiente (día 0 de la sequía), lo que nos habla de una posible adaptación local por parte de la población ante el alto DPV de este sitio (Kawecki y Ebert, 2004).

En relación a la hipótesis 4, que señala que dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera (SB) crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población presentarán una mayor EUA en sus tejidos, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia (Oco) que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante; así mismo los individuos sometidos a estrés hídrico (trasplantados en el matorral de duna costera o después de 20 días de sequía) incrementarán la EUA en sus tejidos; se apoya que en el matorral de duna costera haya habido una mayor EUA en general. Sin embargo, la parte en la que se asume que la población SB presentará mayor EUA que la población Oco, se rechaza debido a que en la mayoría de las mediciones se obtuvieron valores más altos para los individuos de ésta última. Este comportamiento por parte de la población proveniente de la selva alta perennifolia, pudo deberse a que dicha población siempre se encontró más estresada que la población proveniente del matorral de duna costera, posiblemente debido a sus diferencias en succulencia, siendo que el CRA disminuyó más lentamente en la población SB que presentaba mayor succulencia foliar.

Análisis de la plasticidad fisiológica de *Tillandsia utriculata*

En las normas de reacción se puede observar que las líneas de ambas poblaciones de *Tillandsia utriculata* (SB, del matorral de duna costera; y Oco, de la selva alta perennifolia) se traslapan o siguen rutas casi paralelas y que no son totalmente rectas, lo que indica que sí existe plasticidad (al haber respuestas diferentes en cada ambiente), que la magnitud de la plasticidad es la misma para ambas poblaciones y que sigue la misma dirección (Núñez-Farfán *et al.*, 2003). Sin embargo, existen ciertos caracteres en los que se hace evidente la variación en las respuestas de los organismos, como es el caso de las variables acidez y tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés) máxima, las cuales presentaron diferencias entre poblaciones, siendo que en uno de los ambientes, una población dispara sus valores muy por encima de la otra. La interacción población x ambiente (PxA) en la variable acidez, muestra la posible heredabilidad de la plasticidad en ese rasgo o el reflejo del fenotipo desarrollado a partir de las condiciones en las que se encontraban en sus sitios de origen, que podría ser modificado por el nuevo ambiente con un período más prolongado de aclimatación (Figura 24).

A pesar de que se presentaron diferencias en el índice de plasticidad de las distancias fenotípicas (RDPI, por sus siglas en inglés) de cada rasgo, las poblaciones no presentaron diferencias en su plasticidad fenotípica global, debido a que los rasgos que presentaron poca variación (RDPI bajo) lo hicieron en ambas poblaciones, al igual que los rasgos con una amplia variación (RDPI alto; Figura 25). En este contexto, ambas poblaciones mostraron valores bajos de RDPI en los rasgos eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m) y contenido relativo de agua (CRA; ca. 0.2), en comparación con los demás rasgos, lo que puede deberse a que la plasticidad en ciertos rasgos por parte de las poblaciones de *T. utriculata*, así como la poca variación en otros rasgos, pueden explicar el éxito de la especie en ambientes diferentes (Palacio y Rodríguez, 2007; Parra y Rodríguez, 2007). Esto debido a que una regulación en la eficiencia en el uso de agua (EUA), ETR, asimilación de CO_2 y acidez (H^+), puede mantener estables los valores de F_v/F_m y CRA, que son dos de los principales rasgos que reflejan la capacidad de utilizar los dos recursos más determinantes en la distribución de la plantas, como lo son el agua y la luz (Laube y Zotz, 2003; Chazdon y Kaufmann 1993; Benzing y Renfrow, 1971).

Los datos obtenidos acerca de la plasticidad fisiológica de *T. utriculata*, no apoyan la hipótesis 5, que señala que dado que la especie está presente en hábitats con un amplio rango de condiciones ambientales, entonces las dos poblaciones evaluadas serán muy plásticas en su comportamiento fisiológico al ser sometidas a condiciones ambientales contrastantes, sin embargo, serán perceptibles diferencias en su fisiología dependiendo de su sitio de origen. Esto debido a que, a pesar de que las poblaciones sí presentaron altos valores de RDPI para ciertos rasgos fisiológicos, no mostraron diferencias en la magnitud de la plasticidad entre las poblaciones, lo que indica que a pesar de la distancia que separa a las poblaciones, siguen compartiendo un mismo acervo genético, lo que se ve reflejado en la poca variación interpoblacional en su plasticidad fisiológica (Núñez-Farfán *et al.*, 2003).

En general, el efecto de la altitud de los sitios de trasplante, no produjo diferencias en los individuos de *T. utriculata*, debido a que sus tasas fotosintéticas y de transpiración no se mostraron afectadas directamente por el factor altitud, sino por otras condiciones ambientales. Por otro lado, el recurso agua sí ocasionó diferencias en los individuos trasplantados a cada sitio y dentro de cada sitio después de 20 días de sequía, debido a que la menor disponibilidad de este recurso se vio reflejada en una disminución del CRA y

de la acumulación de ácido málico por parte de los individuos de *T. utriculata*. Sin embargo, aunque se hizo evidente la disminución de la asimilación nocturna de CO₂ después de 20 días de sequía, siempre se notó la presencia de la fase II de CAM. La EUA también se vio afectada por la disponibilidad de agua, aunque de diferente manera en cada sitio.

El factor luz, afectó la capacidad fotosintética de los organismos trasplantados a los dos sitios, siendo que los individuos de ambas poblaciones, trasplantados al bosque mesófilo (sitio más sombreado) mostraron una menor ETR, en comparación con los individuos trasplantados al matorral de duna costera (sitio más expuesto), que tuvieron una mayor ETR. A pesar de las diferencias en dicha variable para cada sitio, la F_v/F_m se mantuvo constante en ambos sitios, a excepción de la población proveniente de la selva alta perennifolia, que disminuyó sus valores en el matorral de duna costera.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, J.L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 19, 479-488.
- Andrade, J.L., E. De la Barrera, C. Reyes-García, M.F. Ricalde, G. Vargas-Soto y J.C. Cervera (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 37-50.
- Araya, Y.N., J. Silvertown, D.J. Gowing, K.J. McConway, H.P. Linder y G. Midgley (2011). A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist*, 189, 253-258.
- Barker, H.D., B.A. Logan, W.W. Adams y B. Demming-Adams (1998). Photochemistry and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in differently oriented cladodes of *Opuntia stricta* during the winter. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25, 95-104.
- Bendall, D.S. y R.S. Manasse (1995). Cyclic photophosphorylation and electron transport. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1229, 23-38.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow (1971). The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid bromeliads. *Botanical Gazette*, 132, 19-30.

- Benzing, D.H. y W.E. Friedman (1981). Patterns of foliar pigmentation in Bromeliaceae and their adaptive significance. *Selbyana*, 5, 224-240.
- Bierhuizen, J.F., J.M. Bierhuizen y G.F.P. Martakis (1984). The effect of light and CO₂ on photosynthesis of various plants. *Gartenbauwissenschaft*, 49, 251,257.
- Blum, A. (2005). Drought resistance, water-use efficiency and yield potential: are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 1159-1168.
- Cervera, J.C, J.L. Andrade, E.A. Graham, R. Durán, P.C. Jackson y J.L. Simá (2007). Photosynthesis and optimal light microhabitats for a rare cactus, *Mammillaria gaumeri*, in two tropical ecosystems. *Biotropica*, 39, 620-627.
- Chapin, F.S, A.J. Bloom, C.B. Field y R.H. Waring (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 37, 49-57.
- Chazdon, R. y S. Kaufmann (1993). Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*, 7, 385-394.
- CONABIO (2010). *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F., México. 197 p.
- Cushman, J.C. (2001). Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology*, 127, 1439-1448.
- De Jong, G. (2004). Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166, 101-118.
- Despain, D.G., L.C. Bliss y J.S. Boyer (1970). Carbon dioxide exchange in saguaro seedlings. *Ecology*, 51, 912-914.
- Dodd, A.N., A.M. Borland, R.P. Haslam, H. Griffiths y K. Maxwell (2002). Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. *Journal of Experimental Botany*, 53, 569-580.
- Dudley, S.S. (1996). The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution*, 50, 103-110.
- Engelbrecht, B.M.J., L.S. Comita, R. Condit, T.A. Kursar, M.T. Tyree, B.L. Turner y S.P. Hubbell (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forest. *Nature*, 447, 80-83.
- Farquhar, G.D. y M. H. O'Leary (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration of leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121-137.

- Friend, A. e I. Woodward (1990). Evolutionary and ecophysical responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 20, 59-124.
- Gale, J. (1972). Elevation and transpiration: some theoretical considerations with special reference to mediterranean-type climate. *Journal of Applied Ecology*, 9, 691-701.
- Gale, J. (2004). Plants and altitude -Revisited. *Annals of Botany*, 94, 199.
- Gianoli, E. (2004). Plasticidad Fenotípica Adaptativa en Plantas, en: *Fisiología Ecológica en Plantas, Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*, H. Marino (ed). Ediciones Universitarias de Valparaíso. Valparaíso, Chile. pp. 13-25.
- González, C. (2009). Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. 142 p.
- Griffiths H. y K. Maxwell (1999). In memory of C.S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology*, 13, 15-23.
- Griffiths, H. (1988). Carbon balance during CAM: an assessment of respiratory CO₂ recycling in the epiphytic bromeliads *Aechmea nudicaulis* and *Aechmea fendleri*. *Plant, Cell and Environment*, 11, 603-611.
- Griffiths, H., U. Lütge, K.H. Stimmel, C.E. Crook, N.M. Griffiths y J.A.C. Smith (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. III. Environmental influences on CO₂ assimilation and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 9, 385-393.
- Griffiths, H., W.E. Robe, J. Gimus y K. Maxwell (2008). Leaf succulence determines the interplay between carboxylase systems and light use during crassulacean acid metabolism in *Kalanchoë* species. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1851-1861.
- Hamilton, L.S. (1995). Mountain cloud forest conservation and research: a synopsis. *Mountain Research and Development*, 15, 259-266.
- Haslam, R., A. Borland y H. Griffiths (2002). Short-term plasticity of crassulacean acid metabolism expression in the epiphytic bromeliad *Tillandsia usneoides*. *Functional Plant Biology*, 29, 749-756.
- Jian-Ying, M.A., T. Chen, W. Qiang y G. Wang (2005). Correlations between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, 1065-1073.

- Joshi, M.C., J.S. Boyer y P.J. Kramer (1965). Growth, carbon dioxide exchange, transpiration and transpiration ratio of pineapple. *Botanical Gazette*, 126, 174-179
- Jung, H.S. y K.K. Niyogi (2008). Molecular Analysis of Photoprotection of Photosynthesis, en: *Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment*, Demming-Adams, B., W.W. Adams y A.K. Mattoo (eds). Springer Science+Business Media. Amsterdam, Países Bajos. pp. 127-143.
- Kaplan, A., J. Gale y A. Poljakoff-Mayber (1976). Resolution of net dark fixation of carbon dioxide into its respiration and gross fixation components in *Bryophyllum daigremontanium*. *Journal of Experimental Botany*, 27, 220-230.
- Kawecki, J. y D. Ebert (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7, 1225-1241.
- Lange, O.L., E.D. Schulze, L. Kappen, M. Evenari y U. Buschbom (1975). CO₂ exchange pattern under natural conditions of *Caralluma negevensis*, a CAM plant of the Negev Desert, *Photosynthetica*, 9, 318-326.
- Larcher, W. (1983). *Physiological Plant Ecology*. 2nd Ed. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 513 p.
- Laube, S. y G. Zotz (2003). Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology*, 17, 598-604.
- Lee, D.W. y R. Graham (1986). Leaf optical properties of rain forest sun and extreme shade plants. *American Journal of Botany*, 73, 1100-1108.
- Lee, D.W., R.A. Bone, S.L. Tarsis y D. Storch (1990). Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 77, 370-380.
- Leegood, R.C., P.J. Lea, M.D. Adcock y R.D. Haeusler (1995). The regulation and control of photorespiration. *Journal of Experimental Botany*, 46, 1397-1414.
- Martin, C.E. (1994). Physiological Ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review*, 60, 1-82.
- Martin, C.E. y A.K. Schmitt (1989). Unusual water relations in the CAM atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette*, 150, 1-8.
- Martin, C.E., C.A. Eades y R.A. Pitner (1986). Effects of irradiance on crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Plant Physiology*, 80, 23-26.

- Maxwell, C., H. Griffiths, A.M. Borland, M.S.J. Broadmeadow y C.R. McDavid (1992). Photoinhibitory responses of epiphytic *Guzmania monostachia* during dry season in Trinidad maintain photochemical integrity under adverse conditions. *Plant, Cell and Environment*, 15, 37-47.
- Maxwell, K. y G.N. Johnson (2000). Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668.
- Maxwell, P.C. y J. Biggins (1976). Role of cyclic electron transport in photosynthesis as measured by photoinduced turnover of P_{700} *in vivo*. *Biochemistry*, 15, 3975-3981.
- Moradshahi, A., H.M. Vines y C.C. Black (1977). CO_2 exchange and acidity levels in detached pineapple, *Ananas comosus* (L.), Merr., leaves during the day at various temperatures, O_2 and CO_2 concentrations. *Plant Physiology*, 59, 274-278.
- Neales, T.F. (1973). The effect of night temperature on CO_2 assimilation, transpiration and water use efficiency in *Agave americana* L. *Australian Journal of Biological Sciences*, 26, 705-714.
- Nobel, P.S. (1977). Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes* in the Colorado desert. *Oecologia*, 27, 117-133.
- Nobel, P.S. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Fourth edition. Elsevier Academic Press. Ottawa, Canada. 582p.
- Novak, S.J., R.N. Mack y D.E. Soltis (1991). Genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae): population differentiation in its North American range. *American Journal of Botany*, 78, 1150-1161.
- Núñez-Farfán, J., S.A. Careaga, J. Fornoni, L. Ruíz-Montoya y P.L. Valverde (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 6, 16-24.
- Ogren, W.L. (1984). Photorespiration: Pathways, regulation and modification. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 415-422.
- Osmond, C.B. (1981). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*, 29, 379-414.
- Palacio, K. y N. Rodríguez (2007). Plasticidad fenotípica en *Lipia alba* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 187-198.

- Parra, E., N. Rodríguez (2007). Plasticidad fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 91-102.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore: The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, USA. 344 p.
- Rendowsky, J. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F., México. 432 p.
- Reyes-García, C. (2005). Niche differentiation in coexisting CAM bromeliads from the seasonally dry forest of Chamela (México). Tesis de doctorado. University of Cambridge. Cambridge, UK. 205 p.
- Reyes-García, C., H. Griffiths, E. Rincón y P. Huante (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40, 168-175.
- Ricalde, M.F., J.L. Andrade, R. Durán, J.M. Dupuy, J.L. Simá, R. Us-Santamaría y L.S. Santiago (2010). Environmental regulation of carbón isotope composition and carssulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecología*, 164, 871-880.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross (1992). *Plant Physiology*. Wadsworth Pub. Co., Universidad de California. Sacramento, California, USA. 682 p.
- Schmalhausen, I. I. (1949). *Factors of Evolution*. Blakiston Co. Madison, Wisconsin, USA. 327 p.
- Segel, I.H. (1976). *Enzyme Kinetics*. John Wiley and sons (eds). A Wiley-Interscience Publication. Sacramento, California, USA. 957 p.
- Smith, W.K. y R. Donahue (1991). Simulated effect of altitude on photosynthetic O₂ uptake potential in plants. *Plant, Cell and Environment*, 14, 133-136.
- Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz (1993a). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, 47, 1009-1031.
- Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz (1993b). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution*, 47, 1032-1049.
- Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz, (1993c). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution*, 47, 1050-1071.

- Taiz, L., E. Zeiger (2010). *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Incorporated, Sunderland, Massachusetts, USA. 700 p.
- Terashima, I., T. Masuzawa, H. Ohba y Y. Yokoi (1995). Is photosynthesis suppressed at higher elevation due to low CO₂ pressure? *Ecology*, 76, 2663-2668.
- Torres, W., M. Méndez, A. Dorantes y R. Durán (2010). Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86, 37-52.
- Valladares, F., D. Sánchez y M. Zavala (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1-14.
- Valladares, F., J. Wright, K. Lasso y R. Pearcy (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panama rainforest. *Ecology*, 81, 1925-1936.
- Vargas-Soto, J.G., J.L. Andrade y K. Winter (2009). Carbon isotope composition and mode of photosynthesis in *Clusia* species from Mexico. *Photosynthetica*, 47, 33-40.
- Via, S. y R. Lande (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39, 505-522.
- Williams, D.G., R.N. Mack y R.A. Black (1995). Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, 76, 1569-1580.
- Winter, K. y J.A.C. Smith (1996). *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 488 p.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

En el presente trabajo se caracterizó morfológicamente a individuos de *Tillandsia utriculata* provenientes de dos poblaciones de ambientes con condiciones contrastantes, el matorral de duna costera de San Benito, Yucatán, con lluvias estacionales, altas temperaturas y baja humedad relativa durante el día; y la selva alta perennifolia de Ocosingo, Chiapas, con lluvias todo el año, temperaturas medias a templadas y alta humedad relativa que se mantiene más constante bajo el dosel. Se encontró que la densidad de tricomas foliares de los individuos de las dos poblaciones mostró variación entre éstas, aunque en el sentido opuesto al esperado, con mayor densidad de tricomas foliares en individuos de la selva alta perennifolia. Sin embargo, para la densidad de estomas en las hojas, no se encontraron diferencias entre las poblaciones (datos con los que se rechaza la hipótesis 1 de este trabajo, que estipula que dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población presentarán una menor densidad estomática y una mayor densidad de tricomas foliares, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante), debido probablemente a que no existe diferenciación genética para dicho rasgo entre ambas poblaciones o a que la especie es poco sensible morfológicamente a estímulos ambientales, como la disponibilidad de agua y luz (Schlüter *et al.*, 2003; Martin *et al.*, 1985).

Considerando que los individuos de ambas poblaciones mostraron similitudes en ciertos caracteres morfológicos como el área de la hoja, la altura de la roseta y la densidad estomática, se procedió a evaluar el uso del agua y la luz en dichos individuos de *T. utriculata* al ser sometidos a sequía en dos ambientes contrastantes, uno de matorral de duna costera y otro de bosque mesófilo (de condiciones ambientales similares a la selva alta durante los meses de duración del experimento). Los resultados muestran que el recurso agua ocasionó diferencias en los individuos trasplantados a cada sitio y dentro de cada sitio después de 20 días de sequía, debido a que la menor disponibilidad de este recurso, se vio reflejada en una disminución del contenido relativo de agua en el tejido

foliar (CRA), siendo que las hojas de los individuos de la población proveniente del sitio seco presentaron una menor tendencia a la desecación (dato que apoya la hipótesis 2, que estipula que Dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población conservarán el contenido relativo de agua de su tejido foliar durante la etapa de escasez de agua del experimento, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante); disminución de la acumulación de ácido málico en el tejido foliar, con una mayor acumulación en individuos de la población proveniente del sitio húmedo (selva alta perennifolia), con posibilidad de refijación del carbono respirado aunada a una mayor conductancia del mesófilo por tener hojas menos suculentas; y disminución de la asimilación de CO₂ en el tejido foliar, ya que en el día 0, la población proveniente del ambiente húmedo (selva alta perennifolia) asimiló más CO₂ que la proveniente del ambiente seco (matorral de duna costera), pero en el día 20 se invirtió la tendencia, lo que pone en evidencia una mayor capacidad de los individuos de la población del ambiente seco para acumular CO₂ bajo condiciones de estrés hídrico. Sin embargo, pese a que se hizo evidente dicha disminución en la asimilación de CO₂, los individuos de ambas poblaciones siempre mostraron la presencia de la fase II de CAM, con un aporte de cerca del 14% del carbono fijado.

La eficiencia en el uso de agua (EUA) en el tejido foliar de los individuos también se vio afectada por la disponibilidad de agua, aunque de diferente manera entre poblaciones y en cada sitio. En este sentido, en el sitio seco (matorral de duna costera) la población proveniente del ambiente seco (SB) presentó valores superiores a los de la población proveniente del sitio húmedo, invirtiéndose esta tendencia en el sitio húmedo (bosque mesófilo). Con este comportamiento se puede identificar la posible presencia de adaptación local por parte de la población proveniente del ambiente seco (ya que ésta permaneció en su sitio de origen), debido a que sólo en ese sitio presentó mayor EUA que la población proveniente del sitio húmedo, la cual, probablemente, siempre se encontró más estresada (dato que rechaza la primera parte de la hipótesis 4 que puntualiza que dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los

individuos de esta población presentarán una mayor eficiencia en el uso de agua en sus tejidos, en comparación con los individuos de la población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante; y apoya la segunda parte de la hipótesis, que estipula que los individuos sometidos a estrés hídrico incrementarán la eficiencia en el uso de agua en sus tejidos (Kawecki y Ebert, 2004).

El factor luz afectó la capacidad fotosintética de los organismos trasplantados a los dos sitios, siendo que los individuos (de ambas poblaciones) trasplantados al sitio más sombreado (bosque mesófilo) mostraron una tendencia a tener una menor ETR, en comparación con los individuos trasplantados al sitio más expuesto (matorral de duna costera). A pesar de las diferencias en las tasas de transporte de electrones para cada sitio, la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m), se mantuvo constante en ambos sitios, a excepción de la población proveniente del ambiente húmedo (selva alta perennifolia; Oco) que disminuyó sus valores en el sitio seco (matorral de duna costera). Este comportamiento pone en evidencia la mayor sensibilidad de los individuos de la población Oco a la baja disponibilidad de agua, que ocasiona el cierre estomático y por consecuencia una baja disponibilidad de CO_2 al interior del tejido foliar. Esta reducción en el CO_2 disponible, disminuye la actividad del ciclo de Calvin (destino principal de los productos de la cadena de electrones), provocando un exceso de energía en los fotosistemas, que puede resultar en una fotoinhibición o en una baja recuperación de los fotosistemas en el período nocturno inmediato (Dodd *et al.*, 2002; Maxwell y Johnson, 2000). Aunque de manera adicional podría relacionarse a la menor capacidad de recuperación de los fotosistemas II de los tejidos foliares de individuos de la población Oco, con el ambiente de baja disponibilidad de energía lumínica en el que crecen naturalmente, en comparación con los individuos de la población SB proveniente de un ambiente con alta disponibilidad de este recurso (datos que, junto con los valores de acidez e intercambio gaseoso, apoyan la hipótesis 3, que estipula que dado que la población de *Tillandsia utriculata* del matorral de duna costera crece en un sitio con régimen de lluvias heterogéneo y precipitación anual limitante, entonces los individuos de esta población se mantendrán con tasas fotosintéticas en su tejido foliar más altas durante la etapa de escasez de agua del experimento, en comparación con los individuos de la

población de la selva alta perennifolia que crecen en un sitio con régimen de lluvias homogéneo y precipitación anual abundante; Givnish, 1988; Björkman, 1981).

El efecto de la temperatura del aire se vio reflejado en la temperatura de las hojas, la cual fue mayor en el sitio seco (matorral de duna costera) en comparación con el sitio húmedo (bosque mesófilo). Esta diferencia en la temperatura dio como resultado una disminución de casi la mitad en la ETR de ambas poblaciones entre el día 0 y 20 de la sequía, en el sitio seco. En base a la información anterior, es importante considerar que la combinación de los diferentes factores ambientales (agua, luz, temperatura, etc.), así como las características propias de cada organismo (morfología, fisiología, historia de vida, etc.) determinan el comportamiento de éstos en sitios particulares (Ricalde *et al.*, 2010; Barker *et al.*, 1998; Benzing y Renfrow, 1971).

Al obtener las normas de reacción y el índice de plasticidad de las variables fisiológicas no se mostraron diferencias entre las poblaciones, lo que indica que a pesar de la distancia que separa a éstas, siguen compartiendo un mismo acervo genético, lo que se ve reflejado en la poca variación interpoblacional en su plasticidad fisiológica (hechos con los que se rechaza la hipótesis 5 que puntualiza que dado que la especie *Tillandsia utriculata* está presente en hábitats con un amplio rango de condiciones ambientales, entonces los individuos de las dos poblaciones serán muy plásticos en su comportamiento fisiológico al ser sometidos a condiciones ambientales contrastantes, sin embargo, presentarán diferencias en su fisiología dependiendo del sitio de origen de la población; Núñez-Farfán *et al.*, 2003). De igual forma, la plasticidad en ciertos rasgos por parte de los individuos (en este caso H^+ , EUA, etc.), así como la menor plasticidad en otros rasgos (CRA y F_v/F_m), pueden explicar el éxito de la especie en ambientes diferentes, debido a que una regulación en los rasgos plásticos, puede mantener estables los rasgos menos plásticos (Palacio y Rodríguez, 2007; Parra y Rodríguez, 2007)

PERSPECTIVAS

Como consecuencia del cambio climático se espera un aumento en la temperatura y en la intensidad de los eventos de precipitación y sequía del planeta (Orellana *et al.*, 2009; Arellano y de las Rivas, 2006). En este contexto, es de gran importancia realizar este tipo

de estudios en más especies para predecir cómo reaccionarán los individuos ante dichos cambios en el ambiente. Esta información podría servir de apoyo para dar más realismo a los modelos de escenarios futuros y para diseñar un posible plan de conservación.

En el presente trabajo se eligieron organismos cercanos entre sí en cada sitio de colecta con el fin de tener una mayor probabilidad de obtener individuos que compartieran al menos un progenitor. En este sentido, sería de gran utilidad realizar las manipulaciones y las mediciones en clones de un genotipo representativo para cada población. Lo anterior con el objetivo de minimizar la variación fisiológica producida por la variabilidad genética intrapoblacional y con esto observar solamente la variación interpoblacional producida por los cambios en el ambiente.

Un aspecto interesante de la plasticidad sería identificar si existen cambios en cada rasgo fisiológico a lo largo de la vida de los individuos. Para esto se requeriría monitorear individuos de *T. utriculata* desde la etapa de semilla en su sitio de origen y realizar trasplantes frecuentes para probar si la capacidad de responder al ambiente en etapas tempranas del desarrollo es la misma que en etapas tardías en los individuos de *T. utriculata*.

Estudios de plasticidad podrían llevarse a cabo en plantas cultivadas con el fin de obtener información útil acerca de sus respuestas fenotípicas a un rango específico de condiciones ambientales. Con esto se pondría en evidencia el ambiente en el que dichos organismos obtienen sus valores máximos y mínimos para cada variable fisiológica, para posteriormente elegir las expresiones fenotípicas deseadas y proponer un sistema de producción que maximice el uso de los recursos disponibles y sea más compatible con el medio ambiente.

BIBLIOGRAFÍA

Arellano, J.B. y J. de las Rivas (2006). Plantas y cambio climático. Investigación y Ciencia, 354, 42-50.

- Barker, H.D., B.A. Logan, W.W. Adams y B. Demming-Adams (1998). Photochemistry and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in differently oriented cladodes of *Opuntia stricta* during the winter. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25, 95-104.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow (1971). The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid bromeliads. *Botanical Gazette*, 132, 19-30.
- Björkman, O. (1981). Responses to Different Quantum Flux Densities, en: *Physiological Plant Ecology I: Responses to the Physical Environment*. Lange, O.L y P.S. Nobel (eds). Springer-Verlag. Lansing, Michigan, USA. pp. 57-107.
- Dodd, A.N., A.M. Borland, R.P. Haslam, H. Griffiths y K. Maxwell (2002). Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. *Journal of Experimental Botany*, 53, 569-580.
- Givnish, T.J. (1988). Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of plant Physiology*, 15, 63-92.
- Kawecki, J. y D. Ebert (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7, 1225-1241.
- Martin, C.E., K.W. McLeod, C.A. Eades y A.F. Pitzer (1985). Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette*, 146, 489-494.
- Maxwell, K. y G.N. Johnson (2000). Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668.
- Núñez-Farfán, J., S.A. Careaga, J. Fornoni, L. Ruíz-Montoya y P.L. Valverde (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 6, 16-24.
- Orellana, R., C. Espadas, C. Conde y C. Gay (2009). *Atlas, Escenarios de Cambio Climático en la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 111 p.
- Palacio, K. y N. Rodríguez (2007). Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 187-198.
- Parra, E. y N. Rodríguez (2007). Plasticidad fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 91-102.

Ricalde, M.F., J.L. Andrade, R. Durán, J.M. Dupuy, J.L. Simá, R. Us-Santamaría y L.S. Santiago (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and carboxylate acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871-880.

Salisbury, F.B. y C.W. Ross (1992). *Plant Physiology*. Wadsworth Pub. Co., Universidad de California. Sacramento, California, USA. 682 p.

Schlüter, U, M. Muschak, D. Berger y T. Altmann (2003). Photosynthetic performance of *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. *Journal of Experimental Botany*, 54, 867-874.