

165  
20



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

REINTRODUCCION DE LA BROMELIA EPIFITA  
*Tillandsia eizii* LYMAN B. SMITH, EN LA "RESERVA  
ECOLOGICA HUI TEPEC" LOS ALTOS DE  
CHIAPAS, MEXICO.

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G A  
P R E S E N T A  
MARIANA TARIN / TOLEDO ACEVES

DIRECTOR: DR. JAN HENDRIK-DIEDERIK WOLF DE GREEF.

MEXICO, D. F.

1998.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

26 1886



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrin Barule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Reintroducción de la bromelia epífita Tillandsia eizii Lyman B. Smith, en la "Reserva Ecológica Huitepec", Los Altos de Chiapas, México.

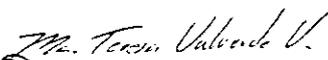
realizado por Mariana Tarin Toledo Aceves

con número de cuenta 8934622-8 , pasante de la carrera de Biología

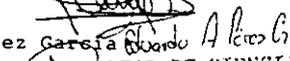
Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

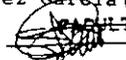
Atentamente

Director de Tesis Dr. Jan Hendrik Diederik Wolf de Greef   
Propietario

Propietario Dra. María Teresa Valverde Valdes 

Propietario Dr. Zenon Cano Santana 

Suplente Biól. Eduardo Alberto Pérez García 

Suplente Biól. Ricardo León Rico   
FACULTAD DE CIENCIAS  
C.T.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

  
M. en C. Alejandro Martínez DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

El presente trabajo formó parte del proyecto denominado "El cultivo, la comercialización y la conservación de bromelias en Los Altos de Chiapas" a cargo del Dr. Jan Wolf de Greef y su equipo de trabajo en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de las Casas; Chiapas, México. Agradezco a El Colegio de la Frontera Sur por otorgarme la beca y todos los servicios para la realización de esta tesis.

Quiero agradecer en especial al Dr. Jan Wolf por darme la oportunidad de introducirme en el mundo de las bromelias, por su paciencia y enseñanzas.

Gracias a Duncan Golicher por su ayuda y sugerencias a este trabajo, a Fausto Bolom por su invaluable ayuda durante el trabajo de campo. A Rosa Maria Vidal y Romeo Domínguez de PRONATURA A.C., Chiapas por darme franco acceso y brindarme todas las facilidades para el trabajo en la Reserva Ecológica Huitepec.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi segunda casa. Gracias a quienes revisaron esta tesis por su valioso tiempo y sus comentarios:

Dra. Ma. Teresa Valverde Valdes

Biól. Eduardo Pérez García

Biól. Ricardo León Rico

Dr. Zenón Cano Santana

A mis padres por apoyarme, por abrazarme, por acompañarme siempre.

**Reintroducción de la bromelia epífita *Tillandsia eizii* Lyman B.  
Smith en la "Reserva Ecológica Huitepec",  
Chiapas, México.**

**INDICE**

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCION</b>	<b>3</b>
<b>2. ANTECEDENTES</b>	<b>6</b>
<b>2.1. El hábitat epífita</b>	<b>6</b>
2.1.1. Radiación	
2.1.2. Humedad y nutrientes	
2.1.3. Sustrato	
2.1.4. Dinámica del dosel	
<b>2.2. Adaptaciones de Bromeliaceae al hábitat epífita</b>	<b>9</b>
2.2.1. Radiación	
2.2.2. Humedad y Nutrientes	
2.2.3. Sustrato	
2.2.4. Dinámica del dosel	
<b>2.3. Las bromelias: Conservación y riesgos de extinción</b>	<b>13</b>
2.3.1. Amenazas	
2.3.2. Extinción	
2.3.3. La reintroducción de bromelias como opción	
<b>3. OBJETIVOS E HIPOTESIS</b>	<b>20</b>
<b>4. HISTORIA NATURAL DE <i>Tillandsia eizii</i> L. B. Smith</b>	<b>21</b>
4.1. Distribución	
4.2. Morfología	
4.3. Ciclo de vida	
<b>5. AREA DE ESTUDIO</b>	<b>25</b>
5.1. Localización	
5.3. Clima	
5.4. Topografía y edafología	
5.5. Vegetación	
<b>6. METODOS</b>	<b>32</b>
6.1. Distribución y densidad de <i>T. eizii</i> en los árboles hospederos	
6.2. Germinación y establecimiento temprano de <i>T. eizii</i>	

6.2.1. Cultivo <i>in vitro</i>	
6.2.2. Germinación y establecimiento temprano sobre el árbol hospedero	
6.3. Análisis estadístico de los datos	
<b>7. RESULTADOS</b>	<b>38</b>
7.1. Distribución, densidad y posición de <i>T. eizii</i> en los árboles hospederos	
7.2. Germinación y establecimiento temprano de <i>T. eizii in vitro</i>	
7.3. Germinación y establecimiento temprano de <i>T. eizii in situ</i>	
<b>8. DISCUSION</b>	<b>51</b>
8.1. Disponibilidad de hábitats para la reintroducción de <i>T. eizii</i>	
8.2. Frecuencias de categorías	
8.3. Posición de <i>T. eizii</i> dentro de los árboles hospederos	
8.4. Germinación y establecimiento temprano de <i>T. eizii</i>	
8.5. La conservación de <i>T. eizii</i>	
8.6. El cultivo y la comercialización de las bromelias	
<b>9. CONCLUSIONES</b>	<b>61</b>
<b>10. LITERATURA CITADA</b>	<b>63</b>

## RESUMEN

La bromelia epífita *Tillandsia eizii* L. B. Smith, endémica de Chiapas y Guatemala, es una planta muy utilizada con fines ornamentales y ceremoniales. La destrucción y alteración de su hábitat, así como su explotación tradicional, representan serias amenazas para sus poblaciones. Dado que la reducción en el suministro de propágulos puede limitar la repoblación natural, se podría contribuir a la recuperación de las poblaciones por medio de la reintroducción. Para evaluar la viabilidad de la reintroducción de *T. eizii* a un bosque de *Quercus* spp. en la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas: (1) se describió el patrón de distribución espacial y la densidad de una población natural y (2) se estimó el éxito de semillas y plántulas reintroducidas en la posición interior y media de la copa de árboles de encino (*Quercus rugosa* Née). Se encontró que *T. eizii* presenta una distribución a manera de parches y no se encontró correlación significativa entre las dimensiones de los árboles hospederos y el número de plantas que soportaban, lo cual podría deberse a la sobrecolecta. La mayor frecuencia de los individuos de menores dimensiones (de 20 a 50 cm de diámetro) sugiere que ha habido reclutamiento de juveniles en el pasado reciente. Las plantas establecidas naturalmente ocuparon distintas posiciones en la copa de los hospederos, lo cual pudo deberse a la apertura del dosel. En el sitio donde el dosel está más abierto las plantas pueden ocupar las posiciones más internas de la copa protegiéndose así de la desecación. Sin embargo, no se encontraron diferencias en los índices de germinación de las semillas, sobrevivencia y crecimiento de las plántulas reintroducidas entre las dos posiciones en la copa. La germinación *in situ* fue muy baja (4.73%) en comparación con la máxima obtenida *in vitro* (90%) y después de seis meses sólo sobrevivió el 1.53% de las plántulas a partir de las semillas sembradas. La sobrevivencia de las plántulas reintroducidas fue de 9.52 % al cabo de un año. Con base en estos resultados se consideró que sería más viable la reintroducción de plántulas más grandes que hayan desarrollado el tanque, a principios de la época de lluvias para incrementar sus probabilidades de

sobrevivencia, ya que la sequía parece ser el factor de mortalidad más importante en estadios juveniles.

## 1. INTRODUCCION

En el estado de Chiapas, desde la década de los 70's, alrededor del 70% de los bosques templados han sido talados o transformados a una tasa estimada de 35,414 hectáreas por año. Como resultado, el paisaje actual es un mosaico de fragmentos de bosque en diferente estado de degradación (March-Mifsut y Flamenco, 1996). En Los Altos de Chiapas, dentro de los patrones de uso del suelo, la conversión de los bosques húmedos de encino en favor de amplias superficies cubiertas de pinos, está trayendo como consecuencia un empobrecimiento selectivo de la flora nativa (González-Espinosa *et al.*, 1991; González-Espinosa *et al.*, 1995; Montoya, 1995).

Conforme se incrementa el grado de alteración de los hábitats de muchas especies de plantas, sus poblaciones son más susceptibles de extinguirse localmente (Gates y Gysel, 1978). Un hábito de crecimiento particularmente vulnerable es el de las plantas epífitas. Sus poblaciones, esparcidas naturalmente, pueden reducirse rápidamente a tamaños poblacionales muy bajos en los fragmentos remanentes (Turner *et al.*, 1994). Aún cuando una especie no esté completamente eliminada por la sobreexplotación o degradación de su hábitat, el tamaño poblacional puede reducirse hasta un punto en el que la especie no sea capaz de recuperarse (Norton, 1988). La tala selectiva de los encinos puede reducir los sitios disponibles para el establecimiento de ciertas epífitas. Este efecto puede intensificarse por los cambios microclimáticos que tienen lugar en los bosques fragmentados y alterados (Saunders *et al.*, 1991; Castro *et al.*, no publ.).

Las epífitas son organismos cuyo ciclo de vida se desarrolla íntegramente sobre o dentro de los tejidos muertos exteriores de otras plantas, sin retirar agua o nutrientes de tejidos vivos (Barkman, 1958 *in* Slack, 1976). Las epífitas participan en los flujos de nutrientes minerales y del agua, así como en los ciclos biogeoquímicos y la productividad dentro de los bosques y pueden servir como indicadores para evaluar ecológicamente a estos ecosistemas (Sugden, 1981; Nadkarni, 1986; Hofstede *et al.*, 1993; Hietz-Seifert *et al.*, 1995). También son un

recurso alimenticio y hábitat para muchas aves, mamíferos, anfibios y reptiles y ofrecen refugio a una gran variedad de invertebrados y microorganismos (Richards, 1952; Nadkarni, 1989; Gradstein *et al.*, 1996).

La distribución geográfica y taxonómica de las epífitas es muy amplia. Mientras que las epífitas no vasculares presentan una extensa distribución geográfica, las vasculares están más o menos restringidas a las regiones tropicales y subtropicales. De todas las plantas vasculares aproximadamente el 10% son epífitas (Johanson, 1974; Madison, 1977; Benzing, 1987, 1990) y en bosques tropicales húmedos pueden representar más del 60% del total de individuos de plantas vasculares y más del 35% de todas las especies vasculares presentes (Gentry y Dodson, 1987).

La familia Bromeliaceae ocupa el segundo lugar, en epífitas vasculares, en abundancia y representatividad en América tropical, estando ausente en los otros continentes (Richards, 1952; Lüttge, 1989; Martin, 1994). La subfamilia Tillandsioideae, con un centro importante de diversidad en el sur y centro de México, presenta seis especies endémicas en Chiapas y Guatemala; una de ellas es *Tillandsia eizii* (Standley y Steyermark, 1958; Smith y Downs, 1977; Davidse *et al.*, 1994; Apéndice 1). La especie es monocárpica (Davidse *et al.*, 1994) y considerando que son pocas las semillas que se depositan en los árboles de cualquier tipo, la probabilidad de que un propágulo individual dé lugar a un adulto reproductivo es muy baja (Benzing, 1978).

Para los pueblos de Los Altos de Chiapas *Tillandsia eizii* tiene un significado religioso (Beutelspacher, 1989; Breedlove y Laughlin, 1993). Anualmente son colectadas cientos de inflorescencias con fines ornamentales y ceremoniales para diversas festividades (Ferriz y Domínguez, 1995). La destrucción y alteración de su hábitat, aunados a la explotación tradicional, pueden representar una seria amenaza para las poblaciones de esta especie (Breedlove y Laughlin, 1993). Dado que la reducción en el suministro de propágulos debida a la colecta de inflorescencias puede limitar la repoblación natural (Ackerman y Zimmerman, 1996), sería factible la recuperación de las poblaciones por medio de la

reintroducción como parte de un programa de manejo eficiente.

El éxito de la reintroducción depende de muchos factores, tales como: un conocimiento básico sobre el estado genético de la población, la historia de vida y la ecología de la especie, el estado de conservación del hábitat original, la disminución de las causas de extinción así como los problemas de índole social y político. Aquí nos enfocamos en la descripción de la estructura espacial de una población natural de *T. eizii* y en la evaluación de la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas reintroducidas en la posición interior y media de la copa de árboles de encino (*Quercus rugosa*) en un bosque de *Quercus* spp.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1. El hábitat epífita**

#### **2.1.1. Radiación**

La radiación fotosintéticamente activa es un recurso determinante para las epífitas. Una de las ventajas más evidentes del hábitat epífita es que generalmente se encuentra mejor iluminado que el sotobosque. En el dosel exterior, donde es absorbida la mayor parte de la radiación de onda corta incidente, la insolación y la temperatura son más elevadas y hay mayor fluctuación diurna que en el sotobosque (Richards, 1952; Benzing, 1990; Parker, 1995).

No todos los sitios en el dosel son soleados; sin embargo, hay tanto epífitas intolerantes a la sombra como tolerantes (Williams-Linera y Lawton, 1995). Es probable que la distribución vertical de las epífitas cortícolas sea el resultado de gradientes microclimáticos verticales de luz y humedad. Conforme se incrementa la altura se incrementa la intensidad luminosa y disminuye la humedad relativa (Richards, 1952; Slack, 1976).

#### **2.1.2. Humedad y nutrientes**

La humedad es un factor limitante para la presencia de las epífitas (van Oye, 1924; Richards, 1952; Johanson, 1974; Benzing, 1983). En general el ambiente epífita es relativamente árido y escaso en nutrientes (Benzing, 1990). La capacidad de retención de agua de la corteza de los árboles es en general menor que la de los suelos orgánicos (Benzing, 1981).

Aunque la precipitación, la niebla, el rocío y el granizo se concentran más en el dosel exterior, la humedad relativa en este estrato es menor en promedio y fluctúa más que en el interior del árbol (Parker, 1995). La deposición del agua de la niebla depende, entre otros, del viento, de la temperatura y de la humedad relativa, pudiendo ejercer su influencia a través de un bloqueo de la luz del sol.

La velocidad del viento también puede influir en la intensidad y la frecuencia del ciclo sequía-humedad (Wolf, 1995a).

Cuando llueve, una parte del agua es absorbida por el dosel y el resto llega al suelo en chorros que escurren por los troncos (flujo caulinar) o como gotas que atraviesan las copas (percolación). La forma del árbol produce flujos de agua desiguales dentro del bosque. Estos flujos no sólo proporcionan agua a las epífitas sino que también pueden transportar nutrientes disueltos (Parker, 1995).

### 2.1.3. El sustrato

Las características del sustrato también pueden influir en la distribución de las epífitas, especialmente durante su establecimiento (Benzing, 1990; Kernan y Fowler, 1995). Las diferencias en la inclinación entre diferentes partes del mismo árbol afectan la vegetación epífita, no sólo influenciando la colonización de semillas, sino también por la modificación de la iluminación y la evaporación. La inclinación de la superficie también afecta la velocidad de acumulación de humus y el drenaje de agua de la parte superior del árbol. El hecho de que el sustrato de las epífitas puede tener una inclinación en un ángulo que varía de ramas horizontales hasta verticales y troncos erectos, crea problemas tanto para el establecimiento de semillas como para el mantenimiento exitoso de las plántulas (Richards, 1952).

Se ha demostrado la preferencia de las epífitas por algunas especies de árboles hospederos, debido probablemente a diferencias en las características de la corteza como: (1) capacidad de almacenar agua, (2) rugosidad, (3) estabilidad, (4) porosidad y (5) factores químicos (van Oye, 1924; Johanson, 1974; Valdivia, 1977; Benzing, 1978). Aunque la acidez del sustrato puede influir en la germinación de las semillas o afectar el crecimiento de las plántulas, no parece tener un efecto decisivo en el éxito de las epífitas (Benzing, 1978). La presencia de musgos puede incrementar la probabilidad de que una semilla se adhiera y germine en un determinado sitio, pudiendo también disminuir posibles efectos

alelopáticos entre el hospedero y las epífitas (Bennet, 1986).

Se acepta que el tamaño de la copa de los árboles de la misma especie está correlacionado positivamente con la diversidad y la abundancia de especies epífitas que se establecen en ellos (Yeaton y Gladstone, 1982; Bennett, 1986; Hietz-Seifert *et al.*, 1995; Wolf, 1995b). Debido a que la talla del árbol está íntimamente relacionada con su edad, dado que bajo condiciones ambientales similares el crecimiento de los árboles es similar, entonces se espera que los árboles más grandes sean también los más viejos. Así un árbol grande ofrece más espacio y también más probabilidad de establecimiento como una función del tiempo (Slack, 1976). Sin embargo, las correlaciones entre la abundancia de epífitas y los árboles en los que crecen pueden cambiar con respecto a muchos factores, como: la edad del árbol, la altura, la exposición y el hábitat en relación con el ambiente local (Slack, 1976).

Entre las especies de epífitas se presentan diferentes preferencias para crecer en zonas específicas o microhábitats dentro de un mismo árbol hospedero, por lo que la mayoría de las especies tienen una distribución limitada dentro de sus hospederos (Hazen, 1966; Johanson, 1974; Valdivia, 1977; Benzing, 1978, 1980; Bennet, 1986; Wolf, 1994; Hietz-Seifert *et al.*, 1995).

#### 2.1.4. Dinámica del dosel

Además de las condiciones adversas de disponibilidad de agua y nutrientes a las que se enfrentan las epífitas, existen otros factores limitantes para su desarrollo como superficies inestables y la discontinuidad del sustrato (Benzing, 1981). La caída de ramas, de hojas y de pedazos de corteza ocurre normalmente en árboles saludables. debido a lo anterior no importa qué tan bien esté asegurada una planta a su hospedero, si la superficie en la cual se encuentra cae al suelo, ésta puede perder las ventajas de su hábitat épifito (Madison, 1977). Los espacios sin ramas generan una disminución del área habitable pudiendo limitar la llegada de las semillas a sitios colonizables (Benzing, 1981).

Es preciso señalar que no todo son desventajas en el hábitat epífita; además de la mayor iluminación a la que están expuestas en el dosel, las epífitas pueden evitar las inundaciones, el daño causado por el fuego y la depredación por animales terrestres (Williams-Linera y Lawton, 1995).

## **2.2. Adaptaciones de Bromeliaceae al hábitat epífita**

### **2.2.1. Radiación**

La luz es un recurso decisivo en la regulación de la distribución y zonación de algunas bromelias (Pittendrigh, 1948 *in* Benzing, 1990; Wolf, 1995a). Pittendrigh (1948) propuso diferenciarlas con base en la afinidad a micrositios expuestos, intermedios y sombreados, postulando que la restricción de algunas especies a los hábitats sombreados podría deberse más a la necesidad de humedad que a la preferencia de micrositios protegidos de los altos niveles de radiación solar.

En Tillandsioideae la presencia de un indumento de tricomas dispersos les permite soportar radiaciones altas. Además, el metabolismo CAM que presentan muchas *Tillandsia* puede ayudar a reducir la vulnerabilidad al daño por radiación (Benzing, 1990, 1994).

### **2.2.2. Humedad y nutrientes**

Para hacer frente a la aridez e infertilidad de los micrositios que ocupan, las epífitas han desarrollado métodos inusuales para acceder y conservar agua y minerales (Benzing, 1983). En el caso de muchas bromelias, la sequía representa la falta de un recurso decisivo, ya que limita su productividad (Benzing, 1994). La duración y frecuencia de las neblinas son importantes para su distribución (Standley y Steyermark, 1958; Grubb y Whitmore, 1966; Nadkarni, 1986). Sin embargo, en un bosque tropical de Veracruz, Hietz *et al.* (1995) encontraron que las bromelias eran generalmente más abundantes en los sitios más luminosos y

secos.

Mientras que los árboles hospederos se caracterizan generalmente por sus hojas mesomórficas, las epífitas tienden a ser xeromórficas (Benzing, 1990). Las hojas en forma de roseta de algunas bromelias les permiten tener acceso a una mayor cantidad de agua (Benzing, 1983). En la subfamilia Tillandsioideae existen además los tricomas foliares que les permiten hidratarse directamente de la humedad del aire, sin una condensación previa en las superficies absorbentes (Benzing, 1994).

La subfamilia Tillandsioideae presenta generalmente metabolismo C<sub>3</sub>, pero las *Tillandsia* de las copas abiertas se caracterizan por el metabolismo CAM (Benzing, 1990). La fijación nocturna de CO<sub>2</sub> atmosférico, característica de las plantas CAM, representa un modo de asimilar carbono para aprovechar el agua muy eficientemente. Al mantener sus estomas cerrados la mayor parte del periodo de luz, las plantas CAM pueden minimizar la pérdida de agua por transpiración a la atmósfera a relativamente altos déficits de presión de vapor (Benzing, 1980). No obstante lo anterior, existe la hipótesis de que el metabolismo CAM en la epífitas está dado para compensar la baja disponibilidad de nutrientes (Benzing, 1994).

Respecto a las semillas de *Tillandsia*, su talla pequeña les permite tener una veloz imbibición de agua para la germinación (Madison, 1977). Sin embargo, el tamaño parece tener un efecto negativo en la longevidad de las semillas, que en la mayoría de las *Tillandsia* examinadas no ha sido mayor de 6 meses después de la fecha de colecta (Benzing, 1980).

### 2.2.3. Sustrato

Las características superficiales del sustrato, como la presencia o ausencia de musgos, parecen poco determinantes en la conveniencia de ciertos árboles hospederos para el establecimiento de las bromelias (Sugden, 1981), debido probablemente a su independencia del sustrato en términos de economía de agua

y nutrición mineral (Benzing, 1994).

A diferencia de las orquídeas, las *Tillandsia* parecen ser afectadas en menor grado por la especificidad y la variación en la talla del hospedero (Zimmerman y Olmsted, 1992). No obstante, se ha encontrado una mayor frecuencia de *T. guatemalensis* L.B. Smith y de *T. eizii* en encinos que en pinos. Esta preferencia podría ser explicada por la mayor capacidad de retención de agua de la corteza de los encinos (Golicher, 1996; Castro *et al.*, no publ.) y el pH y las resinas de los pinos. Las diferencias en las características de la corteza entre los encinos y los pinos podrían también afectar el establecimiento y subsecuente desarrollo de las *Tillandsia* (Benzing, 1990). En cuanto a las dimensiones del árbol hospedero, Golicher (1996) encontró que en los sitios más accesibles para la colecta de *T. eizii*, la correlación entre la talla del árbol hospedero y la abundancia de plantas era menor que en los sitios más conservados.

En cuanto a la relación simbiótica con los hospederos, las epífitas en general pueden afectarlos negativamente por un sombreo significativo, por un daño mecánico debido a una elevada infestación y, como tienden a retener agua, quizá apresuren los ataques de patógenos. Además, el peso que ejercen sobre los árboles aparentemente los hace más vulnerables de ser derribados por el viento (Richards, 1952; Benzing, 1990). Por otro lado, no han sido documentados los posibles efectos adversos que puedan tener las bromelias en particular, sobre el bienestar del hospedero (Benzing, 1990).

#### 2.2.4. Dinámica del dosel

Como se mencionó, el hábitat epífita se caracteriza por presentar perturbaciones espaciales no predecibles, como lo son las superficies colonizables inestables y la discontinuidad del sustrato (Grime, 1979; Benzing, 1981). Entre las capacidades que les permiten a las epífitas enfrentar este tipo de condiciones desfavorables se encuentran: (a) la forma efectiva de sujetarse, (b) el uso económico de recursos limitantes canalizados a la reproducción y a la

sobrevivencia y (c) la vagilidad elevada (Benzing, 1983).

En Tillandsioideae las plántulas permanecen sin la raíz primaria los primeros cuatro a seis meses, mientras tanto se aseguran al hospedero por los tricomas de las semillas (Benzing, 1980).

A partir del crecimiento vegetativo las *Tillandsia* pueden obtener éxito a corto plazo (máxima explotación de los micrositios seguros), pero no para las especies monocárpicas como *T. eizii*, y alcanzar una distribución más amplia a través de la producción de semillas vágiles (Benzing, 1981; Benzing, 1983).

La mayor perturbación a que está sujeto el hábitat epífita en comparación con el terrestre, le confiere aún más importancia a la calidad y a la cantidad del suministro de propágulos (Huston, 1994). El reclutamiento exitoso de las semillas es esencial para la persistencia a largo plazo de las poblaciones naturales (Ratsirarson *et al.*, 1995). Si el reclutamiento de juveniles disminuye, también decrecen tanto el número de individuos como el número de sitios colonizados así como el flujo génico entre individuos (Harper, 1977; García-Franco y Rico-Gray, 1988; Ackerman y Zimmerman, 1996).

Cabe señalar que la presencia o ausencia y la densidad de una población no depende solamente de la disponibilidad de semillas, sino también de factores ambientales como la cantidad de "sitios seguros" que proveen las condiciones precisas requeridas por una semilla en particular (Harper, 1977). En las epífitas, que requieren un hábitat muy específico para el éxito de las plántulas, la reproducción puede maximizarse saturando un área con semillas, aún cuando sólo unas pocas se depositarán en un lugar adecuado. Algunas bromelias pueden producir un mayor número de semillas debido a la talla pequeña de éstas lo cual les confiere además la ventaja de tener una mayor oportunidad de depositarse incluso en las pequeñas fisuras de la corteza (Madison, 1977).

## 2.3. Las bromelias: Conservación y riesgos de extinción.

### 2.3.1. Amenazas

En Guatemala las inflorescencias de las *Tillandsia* son conocidas como "pie de gallo", "gallos" y "gallinas" y son utilizadas en grandes cantidades para las decoraciones de Navidad y para los altares e interiores en otros momentos del año. Las *Tillandsia* se cultivan frecuentemente con fines ornamentales en jardines, macetas o en ramas (Standley y Steyermark, 1958).

En Chiapas muchas especies de bromelias son extraídas de los bosques, con fines comerciales y ceremoniales, amenazando la permanencia de las poblaciones a largo plazo (Breedlove y Laughlin, 1993). Además, es común que en algunas comunidades las bromelias epífitas sean consideradas como parásitas y sean retiradas grandes cantidades de los árboles como una supuesta acción de saneamiento de los árboles (Wolf, com. pers.).

En Chiapa de Corzo cada 14 de diciembre al celebrar la romería del "Niño Florero", los hombres realizan una procesión hasta la región de Los Altos de Chiapas para coleccionar bromelias que servirán de adorno para los nacimientos, coleccionando alrededor de 3,000 inflorescencias en dicha región. Dentro de las cuatro especies de bromelias que coleccionan está *T. eizii*, llamada "nulirosa" (Beutelspacher, 1989).

En la región de Los Altos de Chiapas *T. eizii* es conocida como "cadena" en español, "tekolumate" en tzeltal y "Kilon ech' " (Kiletel ech', Kilil ech') en tzotzil. Las inflorescencias se usan para adornar los nacimientos en Apas y en Atz'am (ambas comunidades del municipio de Zinacantán). Anteriormente en los lunes de semana santa, cada uno de los mayordomos (autoridad dentro del sistema de cargos en la comunidad, de acuerdo con el sistema normativo entre indígenas tzotziles) aportaba cuatro inflorescencias. Este número fue reducido a tres y actualmente a dos. Las inflorescencias son colgadas en dos pinos que flanquean el camino en Viernes Santo. En Naben Chauk se le da el mismo uso. Estas bromelias

también son usadas para decorar en Sak Lum (municipio de Zinacantán) el quinto viernes de cuaresma y en Chak Toj (municipio de San Cristóbal) y Elan Vo' (municipio de Zinacantán) el viernes Santo (Breedlove y Laughlin, 1993).

La planta es subdividida en:

(1) Sakil Kilon ech', "bromelia pendular blanca", que se refiere a las plantas con tallos jóvenes.

(2) Tzajal Kilon ech', "bromelia pendular roja", que se refiere a plantas cuyos pedúnculos han enrojecido con la maduración. Estas son preferidas a las inflorescencias jóvenes, que se vuelven grises después de ser cortadas (Breedlove y Laughlin, 1993).

En el estudio de Breedlove y Laughlin (1993), *T. eizii* es reportada como *T. violacea* Baker pero de acuerdo con una clasificación más reciente todos los ejemplares reportados en Mesoamérica como *T. violacea* son en realidad *T. eizii* (Davidse *et al.*, 1994).

De acuerdo con los pobladores de la comunidad "La Florecilla" (municipio de San Cristóbal), en los últimos años ha habido una gran disminución en la abundancia de *T. eizii* en el bosque circundante, debido a las colectas y a la tala de los árboles donde se encuentran. Tan sólo para la iglesia de San Juan Chamula se calcula que al año se colectan aproximadamente 1,150 ejemplares en floración de esta especie en las diversas localidades de los Altos de Chiapas. Se estima que en la región de los Altos se utilizan aproximadamente 50 mil ejemplares de bromelias al año (Ferriz y Domínguez, 1995).

Por otro lado, un estudio realizado sobre la ecología de las epífitas vasculares en los Altos de Chiapas, reveló que muchas de las poblaciones cuentan con un bajo número de individuos. Wolf (no publ.) sugiere que los incendios forestales propiciados son capaces de eliminar por completo las bromelias de áreas extensas de bosque.

Las plantas de la subfamilia Tillandsioideae al igual que la mayoría de las epífitas parecen ser extremadamente sensibles a la perturbación y a la fragmentación de los bosques (Ackerman, 1986; Turner *et al.*, 1994). De hecho, en

la actualidad la fragmentación y la alteración del hábitat son las mayores causas de extinción (Norton, 1988; Nunney y Campbell, 1992; Chambers, 1995).

### 2.3.2. Extinción

La extinción es fundamentalmente un proceso demográfico que es influido por factores genéticos, ambientales (Lande, 1988) y antrópicos. Las fluctuaciones en estos factores afectan más a las poblaciones pequeñas que, por lo tanto, son más susceptibles de extinguirse localmente (Lesica y Allendorf, 1992). La fragmentación del hábitat puede ocasionar una gran reducción del tamaño de poblaciones locales, lo cual puede reducir la variación genética dentro de las poblaciones (Billington, 1991).

CITES (Convention International on Trade in Endangered Species) denomina una especie como extinta en una localidad particular sólo cuando no ha sido registrada en los últimos 50 años. Esta norma puede ocasionar que un número significativo de extinciones no esté siendo registrado en la actualidad. Además, en las plantas los datos históricos sobre extinción son muy limitados. De hecho no fue sino hasta 1973 que el "Acta de especies en peligro" fue modificada para extender su cobertura a plantas (Smith *et al.*, 1993; Robinson y Bolen, 1989). Aunado a la menor atención que ha recibido la conservación de la flora silvestre a largo plazo, en comparación con la fauna (Simmons *et al.*, 1976; Gipps, 1991), en México no se cuenta con mucha información sobre la biología de las plantas amenazadas, lo cual repercute, entre otros, en la efectividad de las estrategias de manejo (Davis *et al.*, 1986). Por ejemplo, *T. eizii* no se encuentra en la lista de especies en peligro de extinción de la "Norma Oficial Mexicana NOM059 ECOL-1994", lo que no implica necesariamente que no sea una especie vulnerable (Wolf y Santiago, 1996).

Como se mencionó anteriormente, además del deterioro en la calidad del hábitat y la elevada perturbación antropogénica por la tala selectiva de los encinos, sus hospederos (González-Espinosa *et al.*, 1991; González-Espinosa *et al.*,

1995) y la colecta de inflorescencias, *T. eizii* puede estar amenazada o en peligro de extinción por varias características intrínsecas. Estas incluyen una distribución geográfica limitada y un cierto grado de especificidad del hábitat (Smith y Downs, 1977; Davidse, 1994).

Respecto a las estrategias de manejo, es necesario diferenciar entre la evaluación de la amenaza de extinción y la definición de las prioridades para las acciones de conservación. Esto último incluye, además de las estimaciones de probabilidades de extinción, la probabilidad de que sean exitosas las acciones de restauración, así como consideraciones económicas, políticas y logísticas (Mace y Lande, 1991).

### **2.3.3. La reintroducción de bromelias como opción**

Una de las estrategias para contribuir a la conservación de las especies es la reintroducción, definida en 1987 por la IUCN (International Union of Conservation of Nature) , como “la introducción de una especie en un área previamente ocupada por ésta para mejorar su estado de conservación” (Sarrazin y Barbault, 1996). La IUCN ha propuesto una serie de medidas para incrementar las posibilidades de éxito, por ejemplo la restauración del hábitat original y la disminución de las causas de extinción, como la sobreexplotación (Sarrazin y Barbault, 1996).

Sin un hábitat adecuado las probabilidades de éxito de la reintroducción son muy bajas. De modo que la reintroducción debería realizarse a la par que se incrementan los esfuerzos para conservar el hábitat. Muchas especies en peligro de extinción conforman un complejo arreglo de interacciones por lo que una especie no debería considerarse aisladamente (Nunney y Campbell, 1992). Por ejemplo, la relación entre las epífitas y sus hospederos no puede ignorarse en los planes de manejo.

Otro prerequisite es el control de los factores limitantes, en este caso, la colecta intensiva. Al respecto, Turner *et al.* (1994) encontraron que la mayor causa

de disminución de la diversidad de las orquídeas en Singapur pudo ser la colecta de plantas. Esta colecta fue posiblemente la responsable del exterminio de algunas de las especies. Pero aún si hubieran escapado a la recolección, en la actualidad no queda ningún sitio para la sobrevivencia de estas epífitas.

La reintroducción puede considerarse exitosa si el resultado es una población o poblaciones autosustentables, de otro modo el grupo fundador se extinguirá y será necesario repetir las reintroducciones lo cual, además de costoso, es ineficiente. En este sentido, la reintroducción de las especies cuando aún existen poblaciones naturales de éstas pueden ser más exitosas (Norton, 1986). No obstante, a pesar de numerosos intentos sólo pocas poblaciones creadas parecen ser autosustentables y ningún taxón vegetal en peligro ha sido completamente recuperado (Chaieb *et al.*, 1990; Pavlik *et al.*, 1993).

Existe un debate en cuanto al número de individuos que deberían ser reintroducidos (Norton, 1986; Simberloff, 1986; Lande, 1988; Primack, 1993; Waite y Parker, 1996). El término de población mínima viable implica que hay un umbral para el número de individuos que aseguran (a un nivel de riesgo aceptable) que una población persistirá en un estado viable por un periodo de tiempo determinado (Gilpin y Soulé, 1986). Según lo anterior, es importante tomar en cuenta que la persistencia a largo e incluso a corto plazo de una población será mayor conforme sea mayor el número de fundadores y que presenten una alta diversidad genética (Griffith *et al.*, 1989; Lesica y Allendorf, 1992; Frankham, 1996).

Aunque los efectos adversos por endogamia en plantas han sido poco evidenciados, se ha encontrado que los individuos de ciertas especies consanguíneas con baja heterocigosis sufren una disminución de fertilidad, así como de tamaño y otros atributos asociados normalmente con la adecuación (Simberloff, 1986; Heschel y Paige, 1995). Por otro lado, hay muchas especies que se autopolinizan, lo cual confiere la ventaja de una adaptación al ambiente inmediato por un incremento de la homocigosis (Wyatt, 1983).

Se ha propuesto que la población reintroducida debe estar relacionada

genéticamente con la población base, para que las poblaciones residentes no sean afectadas por una depresión por exogamia (Leberg, 1993; Bullock y Hodder, 1997.). El término depresión por exogamia se refiere al fenómeno de reducción en la adecuación (generalmente en términos de fertilidad o viabilidad) como consecuencia de la hibridización de poblaciones separadas geográficamente o de razas genéticas diferentes o subespecies (Templeton, 1986).

Aún en las especies de plantas con tamaños poblaciones relativamente grandes pueden presentarse diferencias en los patrones de variación genéticos entre poblaciones adyacentes (Billington *et al.*, 1988). Se ha demostrado que ocurre una leve depresión por exogamia con cruza de individuos separados por distancias relativamente cortas dentro de una población. Por lo tanto, se espera una depresión por exogamia severa cuando se hibridizan plantas de ecoregiones diferentes (Reinartz, 1995).

También podría ocurrir que la exogamia con la población reintroducida tenga efectos positivos en las poblaciones residentes al revertir la depresión por entrecruzamiento. Los efectos deletéreos de la exogamia podrían ser evitados reintroduciendo plántulas obtenidas a partir de la población que se desea reforzar. En este caso, aunque posiblemente no se incremente la variación genética, se amortiguan los efectos adversos de la estocasticidad demográfica (Godt *et al.*, 1996). El uso de fuentes locales puede también evitar la pérdida de genotipos locales y producir poblaciones que estén adaptadas al ambiente biótico y abiótico del área (Reinartz, 1995).

Templeton (1991) arguye que "sin un conocimiento de cómo está dividida la diversidad genética de las especies dentro y entre las poblaciones locales, es imposible diseñar un programa de muestreo que asegure la preservación de una proporción sustancial de la diversidad genética de la especie" por lo cual, no se debería enmascarar la necesidad de un conocimiento *a priori* de las características de la historia de vida de las especies reintroducidas. Aunque los estudios demográficos requieren de una gran inversión de tiempo y dinero (Silvertown *et al.*, 1996), estos pueden aportar información muy valiosa sobre la respuesta de las

tasas de crecimiento de la población a los cambios en los atributos vitales (sobrevivencia, crecimiento y fecundidad) de la misma. Este conocimiento puede emplearse para diseñar estrategias de manejo para especies raras o en peligro *in situ* y *ex situ* (Ratsirarson, 1995).

### 3. OBJETIVOS E HIPOTESIS

El objetivo general de este trabajo fue evaluar el éxito de semillas y plántulas de *T. eizii* reintroducidas en un bosque de *Quercus* spp, con el objeto de obtener conocimiento básico que contribuya a la conservación de la especie. Los objetivos particulares fueron los siguientes:

1. Describir el patrón de distribución espacial y la densidad de individuos de *T. eizii* establecidos naturalmente, entre y dentro de los árboles hospederos, con la finalidad de estimar la disponibilidad de sitios "adecuados" para su reintroducción.
2. Determinar las probabilidades de germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas reintroducidas de *T. eizii* en distintas regiones de la copa de los árboles hospederos, con el objeto de establecer en qué región de la copa se deben concentrar los esfuerzos de reintroducción.

La hipótesis que se puso a prueba en este trabajo fue la siguiente:

dado que la región interior de la copa de los árboles hospederos está más protegida de la desecación, se esperaba que la frecuencia de: (1) plantas establecidas naturalmente, (2) semillas germinadas reintroducidas y (3) plántulas sobrevivientes reintroducidas fuera mayor respecto a la de las regiones externas.

## 4. HISTORIA NATURAL DE *Tillandsia eizii* L. B. Smith

### 4.1. Distribución

*Tillandsia eizii* es una especie endémica de los bosques de Pino-encino de Chiapas y Guatemala. Se localiza en altitudes que van de los 1200 a los 2400 m (Smith y Downs, 1977; Davidse, 1994). Sus árboles hospederos principales son árboles de encino y en menor medida de pino (Golicher, 1996).

### 4.2. Morfología

Esta especie fue descrita en 1974 por L. B. Smith. Completamente extendida alcanza hasta 2 m de altura incluyendo la inflorescencia y sus hojas arregladas en forma de roseta miden de 50 a 70 cm de longitud (Smith y Downs, 1977) (Fig. 1). La talla a la cual madura puede variar, así como el tamaño de la inflorescencia pendular que puede ser de 1 a 2 m, presentando de 8 a 11 espigas con entre 8 y 13 flores con pétalos de color violeta. Las cápsulas llegan a medir hasta 5 cm (Davidse *et al.*, 1994). La planta puede ser considerada como epífita tanque (*sensu* Benzing y Renfrow, 1976 en Sugden, 1981), las cuales se distinguen por almacenar agua en las axilas de sus hojas. Las hojas están cubiertas de tricomas peltados que absorben agua y nutrientes. Las epífitas tanque se caracterizan también por preferir hábitats húmedos y templados (Sugden, 1981).

### 4.3. Ciclo de vida.

*Tillandsia eizii* es una especie monocárpica (Davidse *et al.*, 1994). La inflorescencia comienza a desarrollarse en noviembre. Las flores aparecen alrededor de marzo y abril y tal vez son polinizadas por aves e insectos voladores al igual que el resto de las *Tillandsia* (Benzing, 1994).



Figura 1. Aspecto de *Tillandsia eizii*. Tomado de A. Rodríguez

La inflorescencia puede aumentar un promedio de 2.6 cm en longitud por día (Fig. 2). El desarrollo del fruto toma aproximadamente 11 meses. El viento dispersa las semillas, debido a que son plumosas, a finales de la época de sequía del siguiente año (Golicher, 1996). Se estimó que una planta con 28 espigas por inflorescencia puede generar alrededor de 50 mil semillas (no publ.).

Aunque la tasa de crecimiento de *T. eizii* no es conocida, se estima que puede tomar de 5 a 10 años para llegar a la edad reproductiva (Golicher, 1996).

Para *T. eizii* no se tienen reportes, pero las plantas del género *Tillandsia* tienden a ser alógamas (producción de semillas a partir del flujo de polen entre dos plantas diferentes), lo cual contribuye a mantener una alta variabilidad genética al interior de las poblaciones. Sin embargo, algunas de las especies más ampliamente distribuidas del género *Tillandsia* son regularmente autopolinizadas, aunque no obligatoriamente (Benzing, 1990).

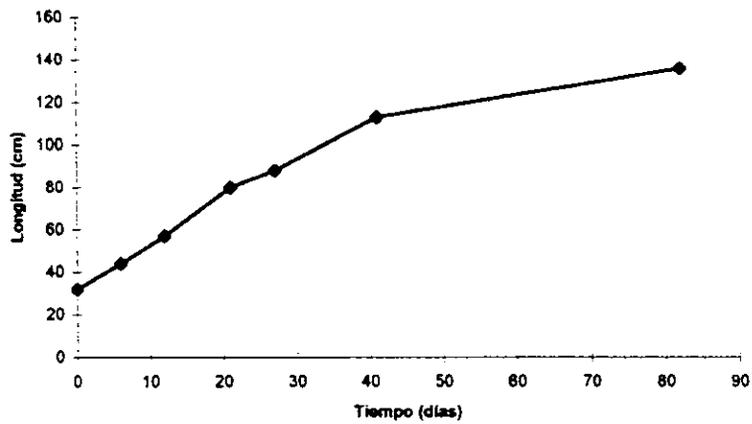


Figura 2. Tasa de crecimiento de una inflorescencia de *T. eizii* en invernadero.  
Datos tomados de octubre de 1996 a enero de 1997.

## 5. AREA DE ESTUDIO

### 5.1. Localización

El estado de Chiapas se encuentra entre los 14° 31' y los 18° 0.5' de latitud N y entre los 90° 23' y 94° 8' de longitud O (Atlas Nacional de México, 1990). En la región de Los Altos de Chiapas (1,500-2,700 m snm), que constituye una masa montañosa que corre de NO a SE y que mide aproximadamente 160 km de largo por 50 a 120 km de ancho (Mera, 1989), se localiza la Reserva Ecológica Huitepec (REH) donde se realizó el presente estudio (Fig. 3).

La REH consta de un área de 135 ha y se ubica en la ladera E-NE del cerro Huitepec, a unos 4.5 km al extremo O de la ciudad de San Cristóbal de las Casas, en la parte central de los Altos de Chiapas (16° 44' 38" N y 92° 40' 15" W) (Anónimo, 1987).

### 5.2. Estatus jurídico

La REH es una de las 11 áreas naturales registradas como protegidas del estado de Chiapas (Pacheco *et al.*, 1992); fue decretada en 1986 como reserva privada y actualmente es manejada por PRONATURA A.C., Chiapas.

### 5.3. Clima

El clima prevaleciente reportado para San Cristóbal de las Casas es templado subhúmedo con abundantes lluvias en verano (mayo a noviembre) y durante esta temporada es común observar una capa espesa de niebla por arriba de los 2,550 m snm (García, 1988). La temperatura media anual es de 14.72°C (17.03°C máx. y 11.78°C mín. a 2,113 m snm; Fig. 4). La precipitación anual es de 1,056.8 mm, de los cuales 932.7 mm caen durante la época de lluvias (mayo-octubre) y 124.5 mm caen en la época de secas (noviembre-abril) (Comisión

Nacional del Agua). Se reporta una evaporación promedio anual de 885.5 mm (Díaz *et al.*, 1997).

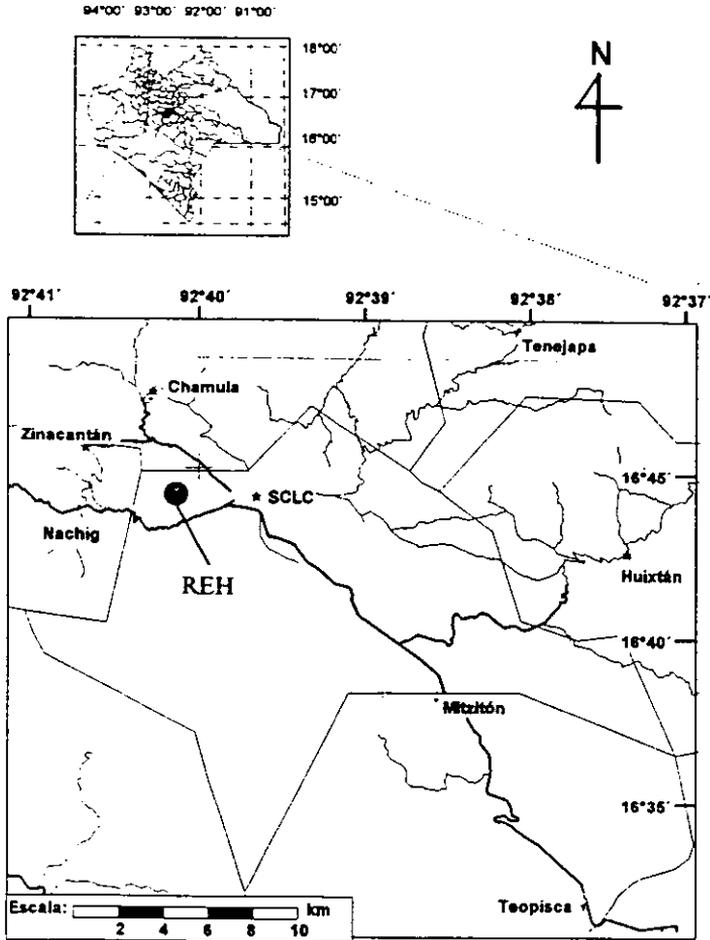
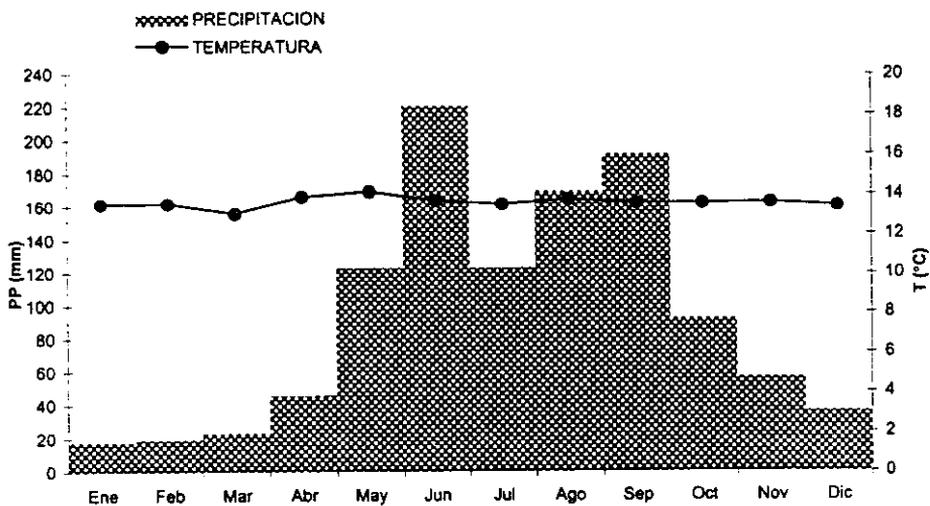


Figura 3. Localización geográfica de la Reserva Ecológica Huitepec (REH), San Cristóbal de Las Casas (SCLC), Chiapas, México. Las líneas rectas delimitan los municipios cuyos nombres son precedidos por una estrella (\*).



**Figura 4.** Diagrama ombrotérmico de la estación meteorológica “La cabaña”, municipio de San Cristóbal (latitud 16° 44’ 30’, longitud 92° 38’ 15’, altitud 2,113 m) valores promedio de 1978 a 1997. Datos proporcionados por la Gerencia Regional Golfo-Sur de la Comisión Nacional del Agua. T= temperatura promedio anual, PP= precipitación acumulada anual.

#### 5.4. Topografía y edafología

La REH está constituida por una serie de laderas con pendientes pronunciadas (40-60%), con altitudes que oscilan desde los 2,230 hasta los 2,710 m snm en su extremo más alto. La REH forma parte de un cono cinerítico cuyo origen geológico data del periodo Terciario. El sustrato lo compone material ígneo en la parte más elevada y en las partes más bajas predomina el material sedimentario. Los suelos del tipo Cambisol vértico y gléyico, presentan tonos café oscuros en las partes elevadas y colores anaranjados o rojizos en las partes más bajas (Ramírez-Marcial *et al.*, 1997).

#### 5.5. Vegetación

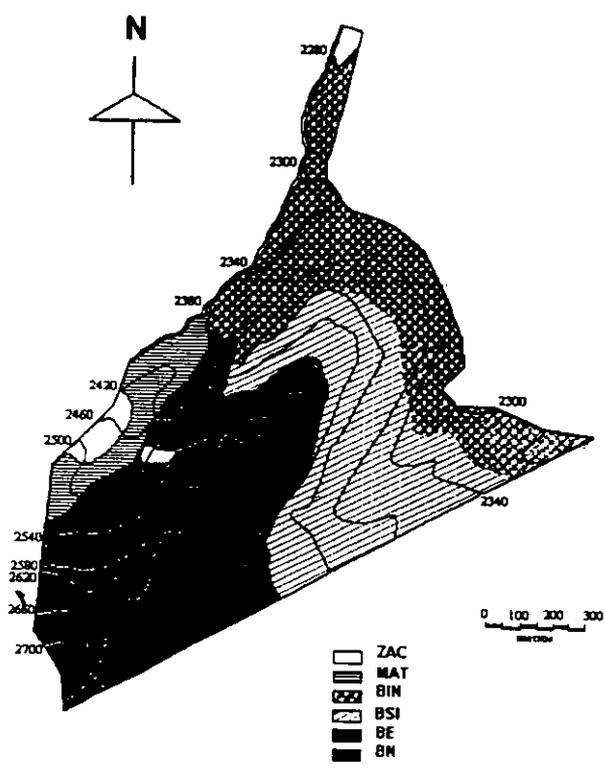
Ramírez-Marcial *et al.* (no publ.) definieron que el tipo de vegetación de la REH es un bosque de encino, donde es notable la ausencia casi total de coníferas, excepto por algunas comunidades de pino-encino en las partes intermedias y bajas de la ladera oeste, las cuales quedan fuera de los límites de la reserva. Los autores describieron la composición y estructura de las siguientes comunidades sucesionales (Fig. 5):

- a) Bosque de Neblina, donde el dosel alcanza los 30-35 m de altura con individuos emergentes principalmente de *Quercus laurina* Humb. y Bonpl. y en menor medida de *Quercus crassifolia* Humb. y Bonpl.
- b) Bosque de encino, cuyo dosel está dominado en un 95% por especies de *Quercus* sp y el resto es compartido por *Arbutus xalapensis* H.B.K. y *Alnus acuminata* ssp. *arguta* (Schdl.) Furlow, cuyos individuos alcanzan entre 30-35 m de altura y diámetros mayores a 1 m.
- c) Matorral, que se reconoce por la dominancia de *Baccharis vaccinioides* H.B.K., *Monnina xalapensis* H.B.K., *Rubus* spp. y *Solanum* spp.
- d) Zacatonal, donde destacaron las gramíneas amacolladas y fibrosas de los géneros *Festuca*, *Muhlenbergia* y *Stipa*.

e) Bosque Sucesional Intermedio, cuyo dosel incluye a los encinos de las especies: *Quercus crassifolia*, *Q. rugosa* Née, *Q. candicans* Née, *Q. skutchii* Trel., *Q. aff. acutifolia* Née, *Q. crispipilis* Trel. y otra especie aún no determinada. El estrato bajo (4-7 m) presenta plantas juveniles de árboles del sotobosque como *Oreopanax xalapensis* (H.B.K.) Decne. y Planch, *Rapanea juerguense* Mez, *Styrax argenteus* Presl. var. *ramirezii* (Greenum.) Gonsoulin y *Viburnum jucundum* Morton ssp. *jucundum*. Se reportan las siguientes especies de la familia Bromeliaceae: *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach, *Tillandsia capitata* Grisebach var. *guzmanioides* L.B. Smith, *T. eizii* L.B. Smith, *T. guatemalensis* L.B. Smith y *T. vicentina* Standley. Además se presenta *T. ponderosa* L.B. Smith, aunque escasamente (obs. pers.).

f) Bosque incipiente, presenta un dosel dominado por individuos de *Quercus*. El sotobosque incluye un gran número de plantas juveniles de las diferentes especies de *Quercus* en etapa de regeneración avanzada. En los claros pequeños que se forman al interior de esta condición se encuentran arbustos como *Eupatorium* spp., *Rubus* spp., *Viburnum* spp. y algunos árboles como *Alnus acuminata*, *Arbutus xalapensis*, *Buddleia* spp., *Crataegus pubescens* (H.B.K.) Steud., *Garrya laurifolia* Hartw. ex Benth. y *Prunus serotina* Ehrh. ssp. *capuli* (Cav.) MacVaugh. El estrato herbáceo está dominado por *Lycopodium complanatum* L. y *Pteridium aquilinum*, pero también es frecuente encontrar una alta densidad de plántulas de otras especies arbóreas como *Oreopanax xalapensis*, *Rhamnus* spp. y *Viburnum jucundum* ssp. *jucundum*. (Ramírez-Marcial et al., 1997).

El presente trabajo se realizó en las comunidades Bosque sucesional intermedio y Bosque incipiente.



**Figura 5. Distribución de las principales comunidades vegetales en la REH.**  
**ZAC:** Zacatonal, **MAT:** Matorral, **BIN:** Bosque incipiente o Acahual arbóreo,  
**BSI:** Bosque medianamente maduro, **BE:** Bosque de encino, **BN:** Bosque de neblina.

## 6. METODOS

### 6.1. Distribución y densidad de *T. eizii* en los árboles hospederos

Con el fin de comparar posibles diferencias y estimar la distribución y densidad de *T. eizii* en dos comunidades vegetales distintas, se delimitaron dos sitios de estudio de una hectárea cada uno. Se escogieron los sitios por presentar una alta densidad de *T. eizii* (obs. pers.) y por su cercanía a un sendero. El sitio uno se encuentra dentro de la comunidad clasificada como Bosque Sucesional Intermedio y el sitio dos dentro del Bosque incipiente cerca del límite de la reserva. El Bosque Sucesional Intermedio se caracteriza por la presencia de individuos adultos del género *Quercus* dispersos (25-30 m de altura), un estrato intermedio escaso (8-15 m) y un estrato bajo (4-7 m), mientras que el Bosque incipiente se reconoce por la elevada frecuencia de tocones, presentando un dosel muy discontinuo y de poca altura (6-8 m), dominado por individuos de *Quercus* en su mayoría rebrotados, de troncos con más de 20 cm de diámetro (Ramírez-Marcial *et al.*, 1997).

Los sitios se dividieron en cuadros de 10 x 10 m<sup>2</sup> con la finalidad de referenciar la posición de los árboles en coordenadas. Para corregir los errores causados por los desniveles del terreno se utilizó un clinómetro. En éstas áreas se realizó el censo de los individuos de *T. eizii* y los árboles que los soportaban entre julio y noviembre de 1996. Se excluyeron a los árboles de las especies *Arbutus xalapensis* y *Quercus laurina* porque no es común que soporten bromelias epífitas, debido muy probablemente a la corteza lisa, exfoliante del primero y sin fisuras en las ramas del segundo.

Se consideraron sólo los árboles de *Quercus* spp. con diámetros a la altura del pecho (DAP) mayores a 20 cm, debido a que en observaciones previas no se encontraron plantas de *T. eizii* en árboles con diámetros menores. Los árboles fueron marcados con placas de metal. Para evaluar la relación entre las

dimensiones del árbol hospedero con la frecuencia de *T. eizii* se registraron los siguientes datos de cada árbol: DAP, número de ramas con un diámetro mayor de 5 cm y número de plantas que soportaba. Para registrar la posición que ocupaban las plantas dentro de la copa se dividió al árbol hospedero en cuatro regiones, según se muestra en la figura 6, de manera similar a como lo realizó Johanson (1974).

Se estimó el diámetro de las plantas de *T. eizii* y se les ubicó dentro de una de las siguientes categorías: (1) vivas de 20 a 50 cm, (2) vivas de más de 50 cm: con inflorescencia, (3) vivas de más de 50 cm: sin inflorescencia y (4) muertas con inflorescencia.

Fueron excluidos los individuos de diámetro menor a 20 cm y las muertas sin inflorescencia porque no se podían identificar confiablemente las plantas de *T. eizii* ya que se confundían con otras especies.

Con los datos registrados (1) se generó un mapa de los árboles y las plantas que albergaban, (2) se evaluó la correlación entre las dimensiones del árbol hospedero y la frecuencia de individuos de *T. eizii* y (3) se estimaron diferencias entre la frecuencia de categorías y las posiciones que ocupan las plantas en los árboles entre los dos sitios de muestreo.

## **6.2. Germinación y establecimiento temprano de *T. eizii***

### **6.2.1 Cultivo *in vitro***

Con el fin de obtener las plántulas para los experimentos en el bosque se colectaron semillas de *T. eizii*., en la comunidad San Antonio Buena Vista, Municipio de Huixtán, en abril de 1996. Las colectas se llevaron a cabo en la comunidad antes mencionada debido a que no se encontraron semillas en la REH, donde *T. eizii* es menos abundante (Golicher, 1996). San Antonio Buenavista se localiza en una región más baja (2000 msnm), donde las lluvias no habían comenzado en el momento de la colecta por lo que se encontraron infrutescencias que aún conservaban semillas. El aspecto de las semillas indicaba que las cápsulas

habían abierto aproximadamente dos meses antes.

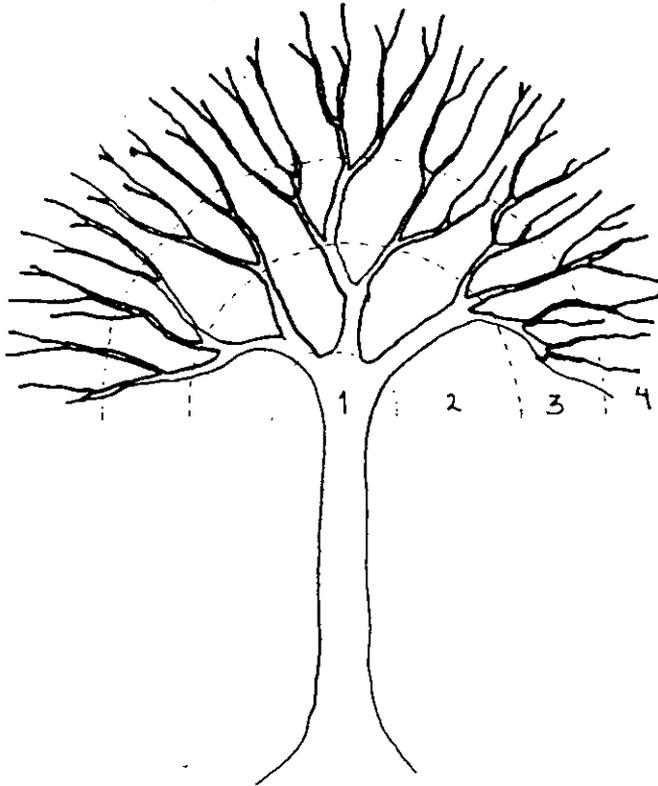
En el laboratorio se colocaron 3000 semillas en cajas de Petri con papel filtro, en lotes de 30, en mayo de 1996. Para evitar la contaminación por hongos se probó el fungicida "Captan" [0.03 g/l], regando 1500 semillas con esta solución y el resto con agua purificada a periodos regulares, manteniéndolas húmedas constantemente.

Para estimar el efecto del tiempo de liberación de las semillas sobre la germinación y sobrevivencia de las plántulas, un año después otras 3000 semillas que acababan de ser liberadas de una misma inflorescencia, se colocaron en cajas de Petri con papel. A 1500 se les aplicó agua con fungicida en la misma concentración antes mencionada y al resto sólo agua purificada.

Con el fin de encontrar el sustrato en el que germinaran más semillas y sobrevivieran más plántulas, se colocaron 200 semillas sobre tierra negra, 200 sobre Germinaza (sustrato comercial rico en materia orgánica) y 200 sobre Peat moss (sustrato comercial de musgo *sphagnum* sp. molido fino). De cada sustrato, a la mitad de las semillas (100) se le aplicó agua con fungicida y al resto sólo agua purificada.

Para probar si las semillas de *T. eizii* requieren luz para germinar, en abril de 1997 se envolvieron dos cajas de Petri con papel aluminio y se colocó en c/u 30 semillas recién liberadas, aplicándoles fungicida en el primer riego.

Dado que la germinación en Tillandsioideae es poco conspicua (Benzing, 1980) y que las semillas de *T. eizii* miden aproximadamente 2 mm, para facilitar la evaluación de la germinación se consideró que una semilla había germinado cuando el hipocótilo había alcanzado un tamaño de aproximadamente 0.5 mm, apreciable a simple vista. Las semillas germinadas se mantuvieron en el laboratorio en cajas de Petri con luz natural y humedeciéndolas constantemente con agua purificada para cuantificar la sobrevivencia seis meses después.



**Figura 6. Zonificación de los árboles. 1: Tronco; 2: Interior, primer tercio de la copa; 3: Media, segundo tercio de la copa y 4: Exterior, tercer tercio de la copa.**

## 6.2.2. Germinación y establecimiento temprano sobre el árbol hospedero

Para los experimentos de reintroducción en el sitio uno se seleccionaron cinco árboles de la especie *Quercus rugosa* pertenecientes al dosel y cercanos entre sí con base en los siguientes criterios: que contaran con mínimo cinco ramas de un diámetro mayor a 5 cm y en un ángulo de ramificación con respecto al eje del tronco entre 0° y 40°.

La copa de los árboles fue alcanzada con el apoyo de técnicas derivadas del alpinismo, usando cuerdas y un arco con flechas para tirar un hilo de pesca dentro de la copa (Perry, 1978 en Mitchell, 1982). A principios de agosto de 1996 se colocaron dos lotes de 30 semillas, provenientes de una misma inflorescencia, en cinco ramas de cada árbol, un lote en una rama junto al tronco y el otro en la misma rama dos metros hacia el exterior. Para evitar la caída de las semillas sus tricomas se adhirieron a la corteza con pegamento blanco ("Resistol 850") no tóxico, de acuerdo con Benzing (1978). Las semillas se colocaron a una distancia de aproximadamente 1 cm entre cada una y fueron rociadas con el fungicida "Captan" [0.03 g/l]. Cada dos meses se registró el número de semillas germinadas y la sobrevivencia de las plántulas.

Para evaluar la sobrevivencia de las plántulas en época de secas y en época de lluvias, se realizó el siguiente experimento en dos fases: en la primera fase, en noviembre de 1996, al comienzo de época de secas, se colocaron 420 plántulas de seis meses de edad (36 mm de tamaño promedio) en 12 lotes de 35 plántulas c/u. Se utilizaron seis ramas de uno de los árboles del sitio uno empleados anteriormente, dos lotes por rama, siguiendo el procedimiento arriba descrito. Se midió el crecimiento cada dos meses, utilizando para ello un Vernier y midiendo la longitud de la hoja mas larga y contando el número de hojas. En la segunda fase, en abril de 1997, al inicio de la época de lluvias, siguiendo el procedimiento arriba descrito, se colocaron 180 plántulas de seis meses de edad, en tres lotes de 30 plántulas c/u, en tres de las ramas seleccionadas para la primera fase del experimento. Después de dos meses se registró la sobrevivencia de las plántulas

pero no se midió el crecimiento porque la mayoría había muerto. Todas las plántulas provenían de semillas de la misma inflorescencia que se empleó para el experimento con semillas.

### 6.3. Análisis estadístico de los datos

Para evaluar la relación entre las dimensiones de los árboles hospederos con el número de plantas de *T. eizii* que soportan se utilizó el coeficiente de determinación según el modelo general lineal. Las distribución de las frecuencias de plantas entre los dos sitios de estudio se compararon mediante la prueba *t* de student (Zar, 1984). Los resultados del censo de árboles y las plantas que albergaban se compararon con una distribución Poisson (Pielou, 1977). Se empleó la prueba de Pares de Wilcoxon para evaluar las diferencias en la sobrevivencia *in situ* de las plántulas entre dos posiciones dentro de la copa del árbol hospedero (Pyke y Thompson, 1986). La distribución de las categorías y las posiciones que ocuparon las plantas establecidas naturalmente entre los dos sitios de estudio se compararon con la prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1984).

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Distribución, densidad y posición de *T. eizii* en los árboles hospederos

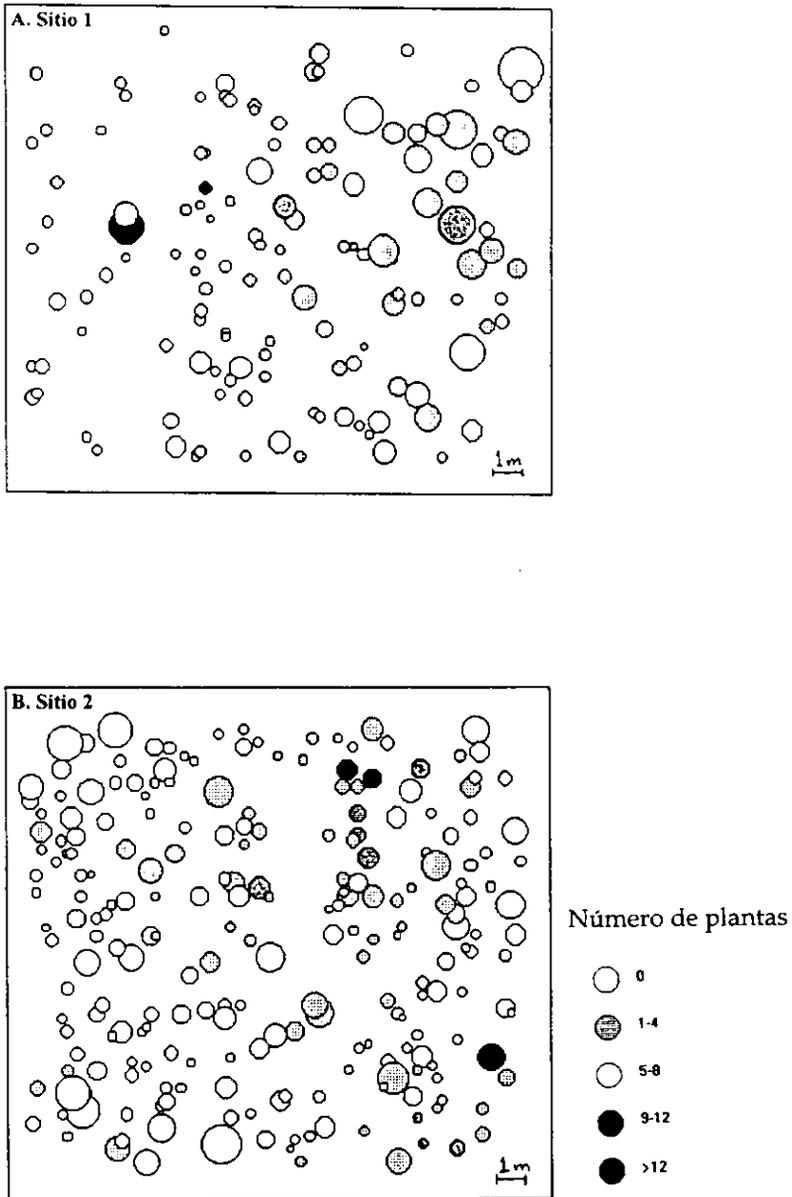
La distribución espacial de *T. eizii* en el bosque es heterogénea y existen áreas donde la especie está prácticamente ausente (Fig. 7). En los dos sitios muestreados, el patrón de distribución de *T. eizii* entre los árboles hospederos tuvo una distribución distinta a la de Poisson ( $\chi^2 = 152.61$ , 4 g.l.,  $p < 0.0001$ ). Dado que el coeficiente  $S^2/\bar{X}$  fue  $> 1.0$  (sitio 1 = 3.24 y sitio 2 = 5.14) el patrón de distribución espacial de *T. eizii* es agregado o a manera de parches (Pielou, 1977; Zar, 1984).

El área basal de los árboles por hectárea y el número total de individuos de *T. eizii* fueron mayores en el sitio 2 (Cuadro I). La distribución de las frecuencias de *T. eizii* en los árboles entre los dos sitios de estudio fueron significativamente diferentes ( $t = 2.022$ , 358 g.l.,  $p = 0.044$ ).

No se encontró una correlación significativa entre las dimensiones de los árboles hospederos (DAP y número de ramas) y el número de plantas que albergaban en ninguno de los dos sitios de estudio (sitio 1:  $r^2_{\text{DAP}} = 0.017$ ,  $p = 0.138$  y  $r^2_{\text{ramas}} = 0.007$ ,  $p = 0.329$ ; sitio 2:  $r^2_{\text{DAP}} = 0.006$ ,  $p = 0.229$  y  $r^2_{\text{ramas}} = 0.014$ ,  $p = 0.069$ ) (Figs. 8 y 9).

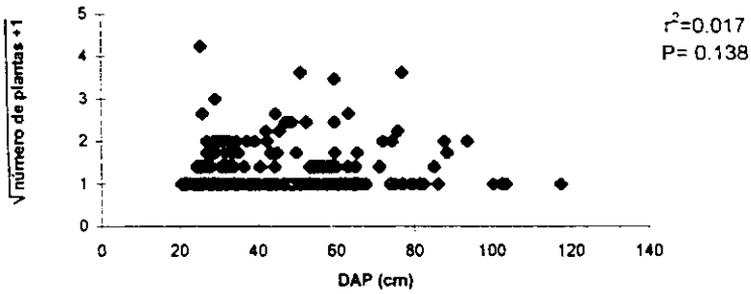
**Cuadro I. Características de los árboles hospederos y sus epífitas en los 2 sitios de estudio.**

	Sitio 1	Sitio 2
Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	26.45	41.55
Número de árboles	131	229
DAP cm $\bar{x}$ (d.e.)	45.7 $\pm$ 22	44.1 $\pm$ 19.1
Número de <i>T. eizii</i>	178	204
Número de <i>T. eizii</i> / Número de árboles $\bar{x}$ (d.e.)	1.36 $\pm$ 2.1	0.89 $\pm$ 2.14



**Figura 7.** Distribución de *T. eizii* entre los árboles en los sitios de estudio (A) y 2 (B). El tamaño de los círculos indica el DAP de los árboles.

A. Sitio 1



B. Sitio 2

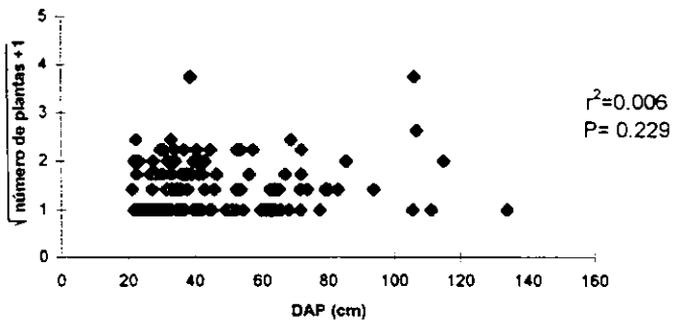
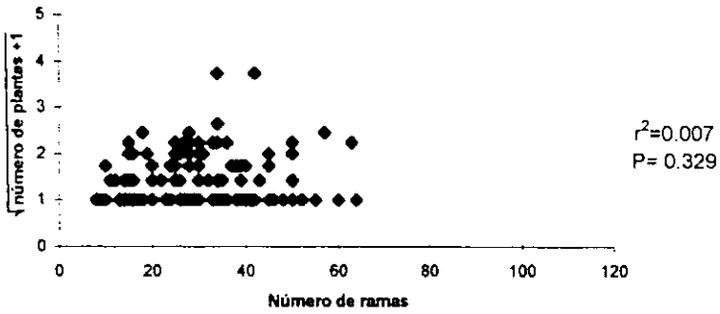


Figura 8. Número de plantas de *T. eizii* encontradas según el DAP de los árboles hospederos en los sitios de estudio 1(A) y 2 (B).

A. Sitio 1



B. Sitio 2

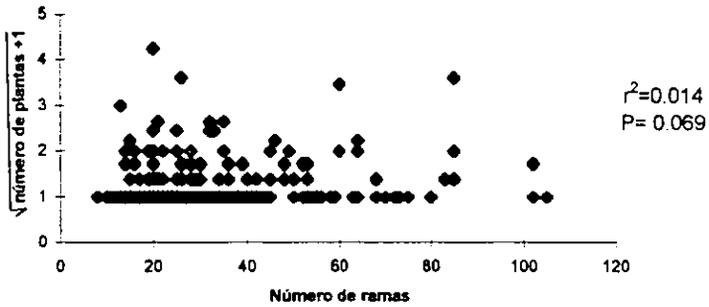


Figura 9. Número de plantas de *T. eizii* encontradas según el número de ramas de los árboles hospederos en los sitios de estudio 1(A) y 2(B).

El censo de las plantas mostró que hubo una mayor frecuencia de individuos de diámetro de 20 a 50 cm en los dos sitios de estudio. La frecuencia relativa de plantas vivas con inflorescencia fue mayor en el sitio 1 que en el 2 (Fig.10). Las distribuciones de las frecuencias de las categorías en ambos sitios fueron significativamente diferentes ( $\chi^2 = 41.455$ , 3 g.l.,  $p < 0.001$ ).

La posición que ocupó *T. eizii* dentro de los árboles hospederos fue diferente en los dos sitios de estudio ( $\chi^2 = 83.245$ , 3 g.l.,  $p < 0.001$ ). Más de la mitad de los individuos de *T. eizii* se encontraron en la posición media e interior de la copa en el sitio 1; sin embargo, fue más abundante sobre el tronco de los árboles en el sitio 2 (Fig. 11). Su frecuencia en la posición exterior fue baja en ambos sitios.

## 7.2. Germinación y establecimiento temprano de *T. eizii in vitro*

### a) Germinación

El porcentaje de germinación de las semillas en cajas de Petri fue mayor cuando se colocaron sobre papel y se les aplicó fungicida, seguido por las semillas que se colocaron sobre Germinaza, las cuales germinaron casi en igual medida con o sin fungicida (Cuadro II). En general se obtuvo un mayor éxito al aplicar el fungicida. La germinación de la mayoría de las semillas ocurrió al cabo de tres semanas después de la siembra.

La germinación de las semillas sobre papel colectadas un año después (marzo/97) a partir de inflorescencias cuyos frutos acababan de abrir, fue mayor que la de las semillas que tenían alrededor de dos meses de haber sido liberadas (mayo/96). De las 60 semillas que se mantuvieron en la oscuridad germinaron 54 (Cuadro II), lo cual indica que no hay requerimiento de luz para germinar.

### b) Supervivencia de las plántulas

Se obtuvo un mayor número de plántulas a partir de las semillas que se colocaron sobre papel filtro, aplicándoles fungicida y manteniéndolas desde el inicio bajo iluminación. De las semillas que germinaron en la oscuridad no

**Cuadro II. Porcentaje de germinación y sobrevivencia después de seis meses en cajas de Petri.**

Sustrato	Número de semillas	Germinación (%)		Sobrevivencia (%)	
		Con fungicida	Sin fungicida	Con fungicida	Sin fungicida
Papel (may/96)	3000	39.5	30.3	57.4	33.0
Papel (mar/97)	3000	90.0	76.7	92.6	91.3
Tierra negra (mar/97)	200	53.3	33.3	62.5	50.0
Peat moss (mar/97)	200	23.3	63.3	71.4	73.7
Germinaza (mar/97)	200	73.3	76.7	59.1	43.5
Papel-oscuridad (mar/97)	60	90.0		0.0	

sobrevivió ninguna posteriormente, luciendo etioladas desde la emergencia de la plántula (Cuadro II).

Ya que la finalidad de estos experimentos era obtener el mayor número de plántulas para los experimentos en el bosque y estimar la viabilidad de las semillas, sólo se evaluaron las diferencias entre los tratamientos en porcentajes.

### 7.3. Germinación y establecimiento temprano de *T. eizii* *in situ*

#### a) Semillas reintroducidas

De las 1500 semillas que se colocaron en los árboles en agosto de 1996 se registraron 71 germinadas al cabo de tres meses. Cabe la posibilidad de que otras semillas hayan germinado y muerto antes de la primera revisión. A los tres meses el hipocótilo tenía aproximadamente un mm de longitud, por lo que si alguna semilla había germinado y muerto posteriormente no fue posible establecerlo. Después de 10 meses se registró un incremento porque otras siete

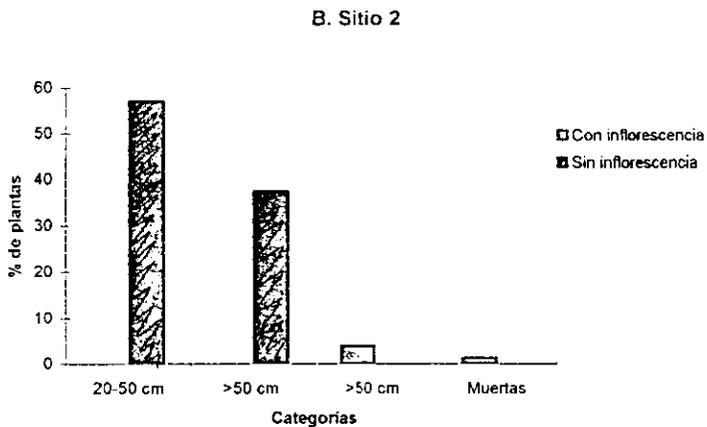
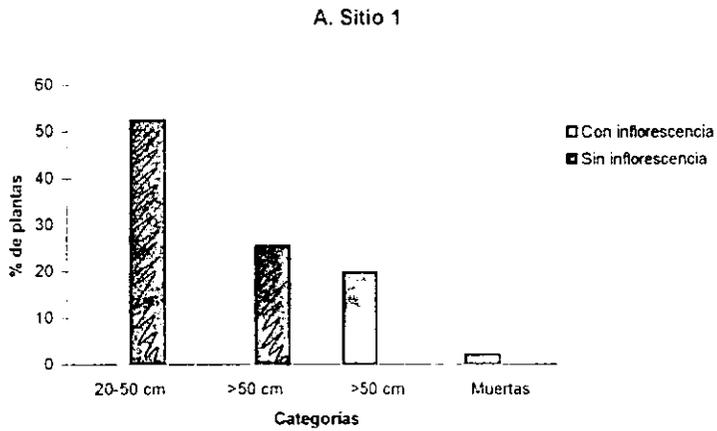
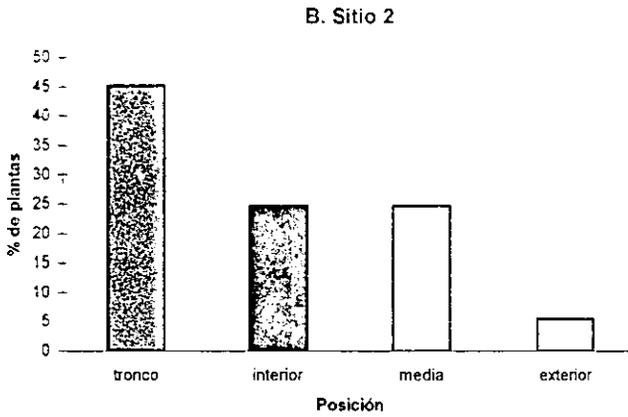
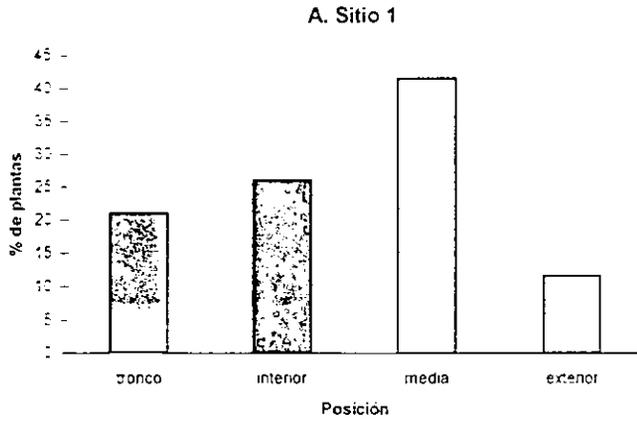


Figura 10. Frecuencia de categorías (tamaño, reproductivas y muertas) de *T. eizii* en los sitios de estudio 1(A) y 2(B).



**Figura 11.** Posiciones que ocuparon las plantas de *T. eizii* establecidas naturalmente dentro de las copas de los árboles hospederos en los sitios de estudio 1(A) y 2(B).

semillas germinaron en la posición media al inicio de la época de lluvias (Fig. 12).

La sobrevivencia de las plántulas disminuyó en el transcurso del experimento y al cabo de 10 meses sobrevivieron 23 plántulas en total (Fig. 13).

Se registraron dos principales causas de mortalidad de plántulas, por caída y por sequía. Aunque se perdieron más semillas por su desprendimiento de la corteza en la posición media (Cuadro III.1), la sobrevivencia final tendió a ser mayor en ésta posición que en la interior (Fig. 13).

#### b) Plántulas reintroducidas

Al cabo de un año no se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia final de las plántulas de seis meses de edad introducidas según su posición en la copa (prueba de pares de Wilcoxon:  $p=0.0625$ ). Sin embargo, la sobrevivencia tendió a ser mayor en la posición media (Fig. 14), pese a que se perdieron, por caída, más plántulas en ésta posición que en la interior (Cuadro III.2). Como lo muestra la figura 14 la mortalidad de las plántulas en las dos posiciones pareció disminuir para la última revisión.

De las 180 plántulas que se colocaron en las ramas de los árboles a principios de la época de lluvias sólo sobrevivieron 14 al cabo de dos meses: 10 en la posición interior y 4 en la media (Fig. 15). En ambas posiciones se perdió por caída un gran número de plántulas; 66 plántulas en la interior y 61 en la media. Después de siete meses ninguna sobrevivió.

En cuanto al crecimiento, se encontró una reducción en la talla de las plántulas reintroducidas en época de secas en todos los lotes debido a que la mayoría estaban marchitas o habían perdido algunas hojas. Sin embargo, después del inicio de la época de lluvias (mayo-octubre) se registró un incremento (Fig. 16). En las plántulas reintroducidas en época de lluvias se registró un incremento en la talla al cabo de dos meses pero después de 5 meses todas se perdieron por caída (Fig. 17).

**Cuadro III.1. Número de semillas caídas en las dos posiciones de la copa durante el transcurso del experimento, de un total de 750 en cada posición.**

Fecha	Posición	
	Interior	Media
7/ago/96*	0	0
20/nov/96	22	41
25/ene/97	54	90
25/mar/97	55	92
26/may/97	67	95

\* siembra de semillas

**Cuadro III.2. Número de plántulas caídas en las dos posiciones de la copa durante el transcurso del experimento, de un total de 210 en cada posición.**

Fecha	Posición	
	Interior	Media
20/nov/96*	0	0
25/ene/97	34	43
25/mar/97	44	56
26/may/97	53	70
10/ago/97	92	114

\* trasplante de plántulas

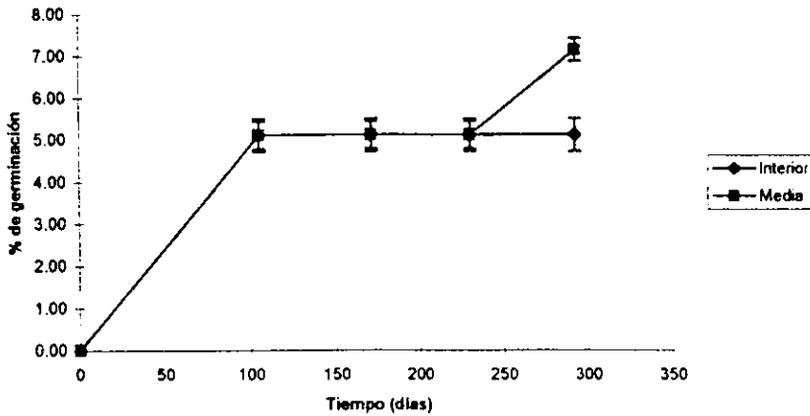


Figura 12. Germinación de las semillas en las dos posiciones en la copa.

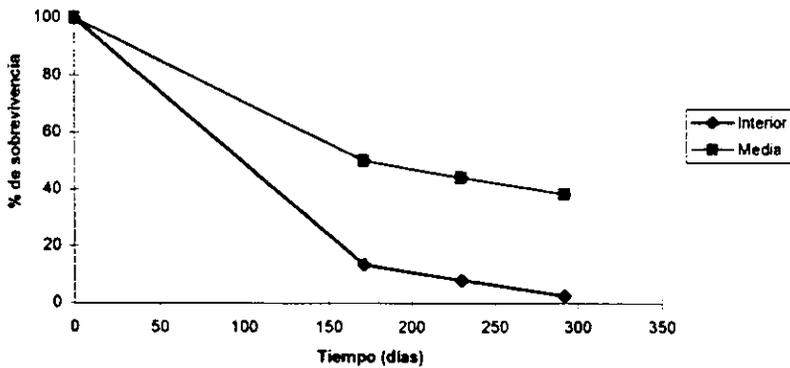


Figura 13. Sobrevivencia de las plántulas a partir de las semillas en las dos posiciones en la copa.

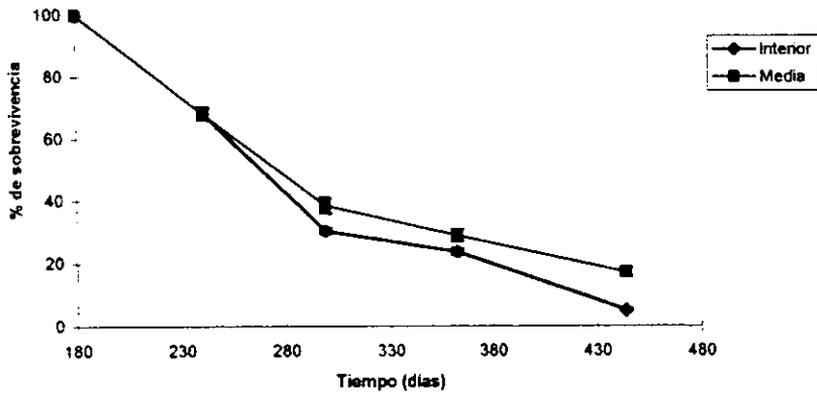


Figura 14. Supervivencia de las plántulas en las dos posiciones en la copa, colocadas a principios de la época de secas. El eje de x comienza en 180 porque se refiere a plántulas de aproximadamente 6 meses de edad en el momento de la siembra.

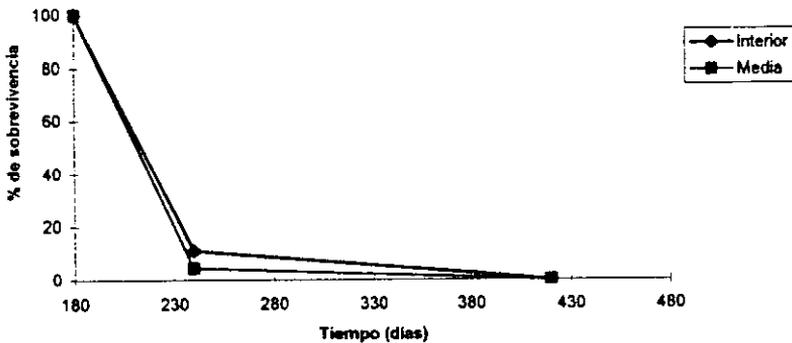


Figura 15. Supervivencia de las plántulas en las dos posiciones en la copa, colocadas a principios de la época de lluvias. El eje de x comienza en 180 porque se refiere a plántulas de aproximadamente 6 meses de edad en el momento de la siembra.

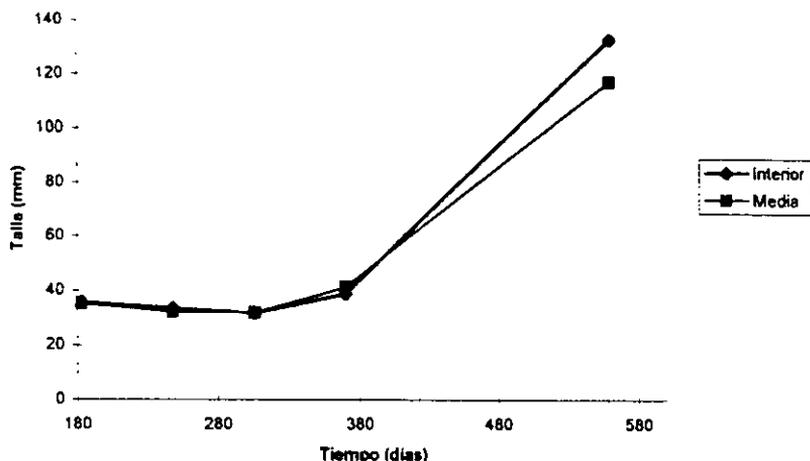


Figura 16. Crecimiento de las plántulas de seis meses de edad en las dos posiciones en la copa, colocadas a principios de la época de secas. Talla= número de hojas x longitud de la hoja más larga. El eje de x comienza en 180 porque se refiere a plántulas de aproximadamente 6 meses de edad en el momento del transplante.

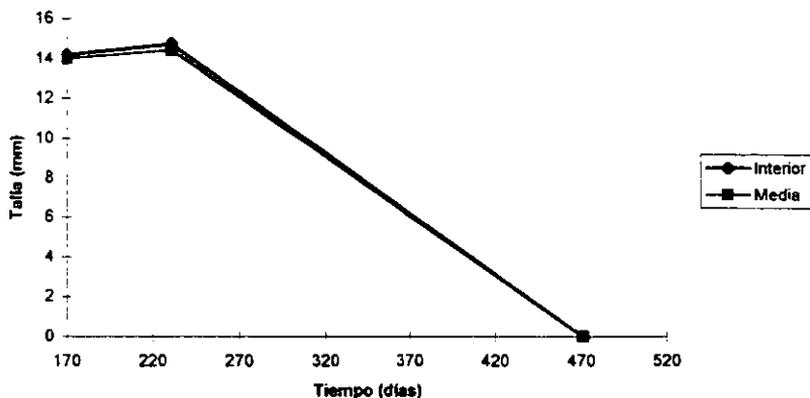


Figura 17. Crecimiento de las plántulas de seis meses de edad en las dos posiciones en la copa, colocadas a principios de la época de lluvias. Talla= número de hojas x longitud de la hoja más larga. El eje de x empieza en 170 porque se refiere a plántulas de aproximadamente 6 meses de edad en el momento del transplante.

## 8. DISCUSION

### 8.1. Disponibilidad de hábitats para la reintroducción de *T. eizii*

Las poblaciones pequeñas frecuentemente están más expuestas a la extinción que las poblaciones relativamente grandes debido a las perturbaciones y a la estocasticidad demográfica (Lesica y Allendorf, 1992). Para muchas poblaciones, la sobrevivencia a una escala regional depende de la recolonización de otras áreas a través de la dispersión (Fahring y Merriam, 1994). En este sentido es importante tratar de establecer si existen áreas disponibles donde pueda establecerse *T. eizii*.

Dado que no se encontraron indicios que permitan suponer que los árboles vacíos no puedan albergar a *T. eizii*, las áreas en los sitios de estudio donde la especie está ausente, podrían ser propicias para la reintroducción (Fig. 7). Las regiones desocupadas podrían ser sitios para poblaciones futuras y esencialmente importantes para la persistencia de la especie a largo plazo. La distribución a manera de parches parece apoyar la hipótesis de que el establecimiento de las semillas decrece con la distancia al progenitor, como se ha demostrado para otras especies de epífitas (García-Franco y Rico-Gray, 1988; Ackerman y Zimmerman, 1996).

Aún cuando una talla mayor del hospedero representa más superficie y tiempo disponible para la colonización y más rugosidad y grosor de la corteza (Slack, 1976), lo que facilitaría el anclaje de las semillas y la retención de agua, no se encontró una relación entre las dimensiones de los árboles y el número de plantas que soportaban (Figs. 8 y 9). Aunque el espacio puede ser un recurso limitante en este caso parecen estar actuando otros factores, como la reducción en el suministro y la dispersión de los propágulos por la colecta de inflorescencias. En un bosque saturado, la relación entre el espacio disponible y el número de individuos de epífitas es estrecha (Hietz y Hietz-Seifert, 1995). Al respecto

Golicher (1996) encontró una correlación alta entre la talla de los árboles y el número de plantas de *T. eizii* que soportaban, pero dicha correlación fue menor en las áreas más accesibles para colectarlas. De acuerdo con lo anterior la falta de correlación en la zona donde se trabajó podría deberse a la sobrecolecta. No obstante la mayor frecuencia de los individuos de menores dimensiones (20 a 50 cm de diámetro) se desconoce la tasa de crecimiento de la población por lo que ésta puede estar potencialmente amenazada

Al reducirse el número de semillas pueden quedar sitios potencialmente seguros sin ocupar (Harper, 1977; García-Franco y Rico-Gray, 1988; Ackerman y Zimmerman, 1996). Sin embargo, no es posible estimar el número de "sitios seguros" en función solamente del espacio existente, ya que las condiciones microclimáticas en ciertos sitios podrían no ser propicias para el establecimiento de *T. eizii*. A pesar de esto los datos obtenidos de su distribución y densidad (Cuadro 1, Figs. 8 y 9) podrían servir como indicadores del hábitat disponible. Su ausencia en ciertos sitios podría deberse a que estos estén ocupados por otras especies de epífitas; sin embargo, la densidad de epífitas en general en este bosque fue muy baja (obs. pers.) y no se ha demostrado la competencia por espacio entre epífitas vasculares (Benzing, 1990). Según lo anterior, no se considera que el establecimiento de las plantas en las áreas estudiadas esté limitado por la disponibilidad de micrositos.

Para generar un diagnóstico más preciso del estado en el que se encuentra *T. eizii*, se requiere de un estudio demográfico completo, de la construcción de un mapa de su distribución y abundancia locales, así como de la evaluación de las poblaciones fuera de la reserva.

Para establecer si sería suficiente para el mantenimiento de la especie con limitar las colectas, se requeriría de una estimación más estricta del número de inflorescencias colectadas anualmente en toda su área de distribución, lo que permitiría establecer los niveles de explotación reales, así como de más información sobre la historia natural de la especie, incluyendo aspectos como la dispersión de semillas, niveles de tolerancia a la sombra y longevidad, la

identificación de los factores que determinan la calidad del hábitat, las interacciones entre especies y las tasas de crecimiento poblacional (Griffith *et al.*, 1989; Ramírez-Marcial *et al.*, 1997).

## 8.2. Frecuencia de categorías

En el sitio 2 fue menor el número de plantas con inflorescencia (Fig. 10), lo cual puede deberse a que éste sitio se encuentra en los límites de la reserva. El sitio 2 está localizado en una parte más baja de la ladera que el sitio 1, estando más accesible a la gente, por lo que las plantas estarían más expuestas a la colecta.

No se estableció la estructura de edades, entendida como número promedio de individuos vivos en cada grupo de edad, porque se desconocía la posible relación entre la talla y la edad (Krebs, 1985). Aunque la mayor frecuencia de los individuos de menores dimensiones (20 a 50 cm de diámetro) sugiere que ha habido reclutamiento (Primack, 1993) estos datos no permiten inferir si la población se mantiene estable o si está creciendo (Fig. 10). La baja frecuencia de plantas muertas con inflorescencia (Fig. 10), podría ser el resultado de la colecta en la temporada anterior, aunque muchas pudieron haberse caído. Respecto a lo anterior, Golicher (1996) encontró una frecuencia más baja de plantas de *T. eizii* muertas con inflorescencia en la zona más perturbada a diferencia de la más conservada.

El seguimiento de las plantas, permitiría obtener información sobre la esperanza promedio de vida de individuos de diferentes categorías de edad o tamaño, la tasa de crecimiento de los individuos, el reclutamiento y la capacidad innata de crecimiento. Este conocimiento permitiría distinguir con más certeza la tendencia de la población a incrementarse, mantenerse estable o a disminuir a partir de un seguimiento de los índices de natalidad y mortalidad y de la elaboración de un análisis demográfico más completo (Begon y Mortimer, 1987; Ratsirarson *et al.*, 1995).

### 8.3. Posición de *T. eizii* dentro de los árboles hospederos

La distribución de *T. eizii* dentro de la copa no fue uniforme. Cabe señalar que la región del tronco (posición 1) no sea comparable a la de las ramas (posiciones 2, 3 y 4). La menor superficie disponible en el tronco, así como su mayor inclinación podrían influir tanto en la llegada de las semillas como en el establecimiento de las plantas. En cuanto a la baja frecuencia de plantas en la posición más externa en los dos sitios (Fig. 11), ésta podría deberse a que los extremos de las ramas son la parte más "reciente" por lo que tal vez no ha habido todavía tiempo para el establecimiento y crecimiento de *T. eizii*. Además, las plantas al alcanzar cierta talla pueden provocar el rompimiento de las ramas por el peso. Si las plántulas se colocaran en una parte de las ramas más cercana al tronco se disminuiría su caída. Por otro lado, la humedad en la región externa de la copa tiende a ser menor que en la interior, lo que podría limitar el establecimiento de las plántulas en esta última región donde estarían más expuestas a la desecación (Parker, 1995). Además, la región externa se encuentra más expuesta a la lluvia y el viento. En los experimentos de sobrevivencia de las plántulas reintroducidas en las dos posiciones de la copa, se registró una mayor pérdida de plántulas en la posición media por caída que en la interna (Cuadro 3.2).

En el sitio 2 se observó un mayor número de ramas caídas con individuos de *T. eizii*. Esto puede deberse, como se mencionó anteriormente, a que el sitio 2 se encuentra en los límites de la reserva, fuera de ésta los sitios son abiertos, por lo que los árboles se encontrarían más expuestos al viento. Además, en el sitio 2 se encuentran numerosos tocones que dan evidencia de su utilización intensiva hasta hace 10 años (Ramírez-Marcial *et al.*, 1997). Pese a que no se tienen replicas de los sitios, según lo anterior, la mayor frecuencia de plantas en las posiciones más internas de la copa en el sitio 2, pudo deberse a que aún cuando presentó una mayor densidad de árboles, la apertura del dosel parecía mayor (obs. pers.) por lo que habría más iluminación y desecación. De este modo, las plantas podrían

ocupar posiciones más internas dentro de la copa del hospedero donde estarían más protegidas de la desecación sin que esto implicara que estuvieran sometidas a demasiada sombra. Por otro lado, la apertura del dosel también podría permitir una mayor accesibilidad de las semillas al interior de la copa.

La relación entre las condiciones ambientales y la distribución y tasa de crecimiento de las especies de bromelias ha sido poco estudiada. La investigación del microclima en las copas de los árboles y de la forma en la que éste afecta el establecimiento y crecimiento de *T. eizii* proveería de información de alto valor científico.

#### 8.4. Germinación y establecimiento temprano de *T. eizii*

En general, los índices de germinación de semillas de *T. eizii* *in vitro* fueron bajos en comparación con lo reportado para otras especies del mismo género (Benzing, 1978; Castro *et al.*, no publ.). Es preciso señalar que los resultados son a partir de semillas de un solo individuo por lo que no son tan representativos. Además, la primera colecta de semillas se realizó a finales de la época de secas, las semillas tenían aproximadamente más de dos meses de haber sido liberadas, por lo que pudieron estar expuestas al ataque de hongos que afectaron los cultivos, a pesar de que el fungicida ayudó a disminuir la mortalidad de las plántulas. De hecho, la germinación y sobrevivencia a partir de las semillas que acababan de ser liberadas fueron mayores. (Cuadro 2).

Dado que en las pruebas *in vitro* *T. eizii*, a diferencia de la mayoría de las *Tillandsia* (Benzing, 1980), no requirió luz para germinar, el bajo índice de germinación en campo (Fig. 12) podría estar más estrechamente relacionado con la temperatura y la disponibilidad de agua que con la intensidad de luz. Aunque la luz no sea necesaria, la germinación siempre depende de la temperatura. En el caso de la mayoría de las especies de bromelias, las semillas germinan a lo largo de un intervalo grande de temperatura (Benzing, 1980).

Es necesario considerar la procedencia de las semillas a partir de las cuáles

se realizaron los experimentos. El hecho de que se trabajara con semillas exógenas pudo afectar el éxito tanto en la germinación como en el establecimiento de las plántulas en el árbol hospedero.

No obstante lo anterior, el bajo porcentaje de germinación y la elevada mortalidad de las plántulas puede ser atribuido a las condiciones de baja de humedad que predominaron en el transcurso del experimento, desarrollado en su mayor parte durante la época de secas (Figs. 12, 13 y 14). Las plántulas que se encontraban muertas estaban secas y la mayoría de las vivas parecían marchitas. El incremento de la sobrevivencia y del crecimiento, correspondió al comienzo de la época de lluvias. Otros estudios han mostrado un cese en el crecimiento de orquídeas epífitas durante la época de secas (Excell, 1944 en Grubb y Whitmore, 1996). Se ha demostrado que con déficits de agua, disminuyen marcadamente las tasas de intercambio de gas en muchas bromelias epífitas, pudiendo encontrarse esto aún con un solo día de desecación (Benzing, 1980).

De acuerdo con Johanson (1974) y Laman (1995), una vez que la semilla ha alcanzado alguna posición en el árbol hospedero, la sequía puede ser el factor limitante más importante para la sobrevivencia de la plántula. Al respecto, Castro *et al.* (no publ.) encontraron que para *T. guatemalensis* la precipitación ocasional durante la época de secas no era suficiente para promover la germinación. De hecho, se considera que las bromelias son especialmente sensibles a la sequía cuando son muy jóvenes, de modo que la mayoría de las especies liberan sus semillas justo antes de que empiece la época de lluvias. Las plántulas tienen entonces la oportunidad de alcanzar un estado más maduro y de mayor tolerancia a la sequía antes de que las condiciones áridas regresen (Benzing, 1980). Sin embargo, Benzing (1978) encontró para *T. circinnata* un porcentaje de germinación en campo igualmente bajo que en el presente trabajo aun cuando colocó las semillas en época de lluvias.

Después de que la plántula desarrolla su tanque, la disponibilidad de agua parece ya no ser un factor tan crítico. Las plántulas se desecan más rápido que los adultos porque su proporción de superficie/volumen es menor (Benzing, 1990).

Otro cambio en la morfología que les confiere mayor resistencia a la sequía, una vez que las plántulas han alcanzado cierta talla, es la producción de las amplias hojas cubiertas con tricomas esparcidos, a través de los cuales pueden absorber agua (Benzing, 1980; Sugden, 1981).

El incremento en la sobrevivencia de las plántulas después de un año de haber sido colocadas en las ramas (Fig. 14), también sugiere que la curva de sobrevivencia de *T. eizii*, como la mayoría de las plantas, corresponde al tipo III según Pearl (1928 en Krebs, 1985). Esta curva se caracteriza por una alta mortalidad en el comienzo del ciclo vital seguida de un periodo con muertes menos abundantes y relativamente constantes en las últimas etapas.

Para la época de lluvias, también se registraron semillas que germinaron al cabo de 10 meses de haber sido sembradas, que con los cuatro meses que tenían de haber sido colectadas suman alrededor de 15 meses desde su liberación (Fig. 12). Este resultado muestra que, a diferencia de la mayoría de las semillas de las *Tillandsia* que se han examinado, las cuáles mantienen su viabilidad por no más de seis meses después de ser colectadas (Benzing, 1980), las semillas de *T. eizii* aparentemente pueden mantener su viabilidad *in situ* por más de 12 meses después de ser liberadas. Este resultado sugiere también la posibilidad de que pueda haber un banco de semillas de *T. eizii* en el dosel, al menos durante la época de secas (Laman, 1995).

Un efecto negativo de las lluvias fue la pérdida de plántulas y semillas por el rompimiento de los tricomas que las sujetaban a la corteza o a la caída de trocitos de ésta (Cuadros 3.1 y 3.2). Se registró una gran pérdida por caída de las plántulas colocadas a principios de la época de lluvias, sobre todo en la zona media, lo que podría ser el resultado de una mayor exposición a la lluvia y al viento (Fig. 16). Las plántulas colocadas a principios de la época de lluvias no tuvieron tiempo de adherirse a la corteza por sus raíces, por lo que se perdieron en mayor proporción por caída que las colocadas en la época de secas (Fig. 16 y 17). Cabe señalar que el movimiento de las ramas también puede afectar negativamente el establecimiento de las epífitas (Wolf, 1995a). Estos factores

podrían ser la causa de los patrones de distribución que se encontraron dentro de los árboles hospederos (Fig. 11).

La ausencia de diferencias significativas en los índices de germinación y sobrevivencia entre las dos posiciones de la copa, se debió probablemente a la heterogeneidad de ésta, caracterizándose cada sitio por condiciones específicas. La variación en el grosor, la rugosidad, la dureza, la estabilidad y la capacidad de almacenar agua de la corteza, así como la cantidad y calidad de luz y la presencia o ausencia de musgos y líquenes podrían determinar la conveniencia de cada sitio. La inclinación de las ramas puede estar asociada con distintos factores ambientales importantes para las epífitas, como son: 1) la exposición, 2) el flujo de agua sobre el tronco, 3) la cantidad de precipitación, 4) la fuga de agua, 5) la capacidad de adhesión de las epífitas, y 6) la materia orgánica muerta (Richards, 1952; Wolf, 1995a).

Otro factor que afectó los resultados fue el tamaño de la muestra; para encontrar posibles diferencias en la germinación y sobrevivencia entre las regiones de la copa se requeriría de un mayor número de semillas y plántulas con un cierto número de repeticiones.

El patrón de distribución de las plantas adultas dentro de la copa no tuvo una contraparte en la germinación de las semillas y en la sobrevivencia de las plántulas reintroducidas en las dos posiciones de la copa. El efecto de las características del microhábitat sobre la etapa de semilla o plántula, puede ser distinto que sobre el crecimiento de las plantas sobrevivientes (Harper, 1977; Benzing, 1978; Vargas-Mendoza y González-Espinosa, 1992). Por ejemplo, las lluvias pueden romper los tricomas que sujetan a las plántulas y semillas a la corteza; sin embargo, no afectan en la misma medida a las plantas más grandes, ya que están mejor sujetadas por sus raíces. De hecho, las *Tillandsia* permanecen sin la raíz primaria durante los primeros 4-6 meses después de la germinación (Benzing, 1980).

Si se reintrodujeran plántulas de mayor tamaño, por ejemplo de 30 a 40 mm de altura lo que tomaría alrededor de 2 años (estimación de cultivos

comerciales de otras *Tillandsia*), podrían adherirse sus raíces a la corteza directamente e incrementar su probabilidad de sobrevivir. La talla mayor también les conferiría una mayor resistencia a la sequía. Para aminorar los efectos negativos de ésta, sería mas viable colocarlas a principios de la época de lluvias.

### 8.5. La conservación de *T. eizii*

El éxito en la reintroducción de *T. eizii* permitiría sentar las bases para ampliar un programa de reintroducción de especies en peligro de extinción en los Altos de Chiapas como *T. ponderosa*, *T. lampropoda* y *T. elongata*, así como de *T. xerographica* y *T. mauryana* que han sido incluidas en la lista de CITES de especies en peligro de extinción (Luther, 1991; Diario Oficial, tomo CDLXXXVIII del 16 de mayo de 1994).

Dadas las elevadas tasas de deforestación en la región de los Altos de Chiapas (March-Mifsut y Flamenco, 1996), la extracción de numerosos ejemplares de *T. eizii* (Beutelspacher, 1989; Breedlove y Laughlin, 1993; Ferriz y Dominguez, 1995) y las observaciones del decremento de sus poblaciones (Wolf, com. pers.), deberíamos emprender alguna estrategia de conservación de ésta especie antes de que se encuentre en peligro de extinción. La conservación de *T. eizii* debería incluir tanto el cultivo a lo largo de su área de distribución natural como la protección de las poblaciones existentes.

Debido a la amplia utilización de algunas especies de bromelias en Los Altos de Chiapas, los principales interesados en que sigan persistiendo son los consumidores locales. Para que sea exitosa la conservación de *T. eizii* a largo plazo, las iniciativas deberían llevarse a cabo en conjunto con la población local. Sería de gran valor considerar el conocimiento que tienen acerca del ciclo de vida de la especie, su distribución y abundancia locales en la actualidad, así como en el pasado, formas caseras de propagación y su disponibilidad para contribuir en un programa de reintroducción y cultivo artificiales.

## 8.6. El cultivo y la comercialización de las bromelias

En la mayoría de los casos la conservación del hábitat es el método más exitoso para la conservación de las especies; sin embargo, esto no siempre es posible; en estos últimos casos, se vuelve esencial la preservación de las especies *ex situ* a través del cultivo (Simmons, 1976).

Como ya se mencionó, el cultivo y la comercialización de algunas especies de bromelias por parte de los pobladores locales podría ser una buena estrategia de conservación. Dada la escasez de las especies más atractivas, la forma más racional de usar el recurso se basaría en su cultivo artificial en viveros, utilizando las poblaciones naturales como fuente de semillas, material para propagación vegetativa y como banco de material genético. La propagación y cultivo artificial de bromelias dentro de su zona de distribución natural no representaría grandes problemas técnicos. En El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) la transferencia de bromelias de bosques naturales a viveros rústicos ha dado resultados positivos (Wolf, no publ.).

Actualmente no se exportan legalmente bromelias de Chiapas; sin embargo, existe un mercado internacional importante (por ejemplo las compañías Corn. Bak B.V.-Assendelft Bromeliaceeën en Holanda, Bullis Bromeliads en Florida, Tropical Imports en California, etc.). El comercio y transporte de la mayoría de las especies de bromelias está permitido bajo los reglamentos de CITES. Dado que muchas especies de Chiapas son atractivas y poco frecuentes en estado silvestre hay un gran potencial para encontrar un mercado en el extranjero. El cultivo y exportación de bromelias nativas podría dar como resultado un aumento apreciable de los ingresos en las comunidades indígenas de Los Altos. El incremento del valor económico de las epífitas a través de su comercialización podría contribuir a su conservación, dando un motivo importante para la preservación del bosque en el cual se encuentren, evitando así los incendios provocados y la tala de encinos grandes que las albergan.

## 9. CONCLUSIONES

1. La distribución de *T. eizii* entre los árboles hospederos fue a manera de parches y no se encontró correlación significativa entre las dimensiones de los árboles hospederos y el número de plantas que soportaban, lo cuál puede deberse a la sobrecolecta.
2. Los individuos de menores dimensiones (de 20 a 50 cm de diámetro) fueron más abundantes, lo cual sugiere que ha habido reclutamiento.
3. Las plantas establecidas ocupan diferentes posiciones de la copa, lo que puede deberse a la apertura del dosel. En el sitio donde el dosel está más abierto las plantas podrían ocupar las posiciones más internas de la copa protegiéndose así de la desecación. La posición externa se encuentra también más expuesta a la lluvia y el viento, los cuales pueden provocar la caída de las semillas y las plántulas, pudiendo ser los causantes de la baja de frecuencia de plantas establecidas en el exterior de la copa. Además, las plantas al alcanzar cierta talla pueden provocar el rompimiento de las ramas por el peso. De acuerdo con la anterior sería más viable reintroducir las plántulas en la posición media de la copa.
4. A diferencia de las plantas establecidas naturalmente, las cuales ocuparon distintas posiciones en la copa, no se encontraron diferencias en la germinación de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas reintroducidas entre las dos posiciones de la copa debido tal vez a que el efecto de las características del microhábitat, sobre la etapa de semilla o plántula, puede ser distinto que sobre el crecimiento de las plantas sobrevivientes.
5. La germinación y sobrevivencia *in situ* fueron bajas en comparación con las máximas obtenidas *in vitro*, lo que pudo deberse a la sequía, la cuál parece ser el factor de mortalidad más importante para la sobrevivencia de la planta, sobre todo en estadios juveniles. Según lo anterior, sería más viable reintroducir plántulas grandes que hayan desarrollado el tanque (de 30 a 40 mm de altura), en lugar de semillas o plántulas más pequeñas. La época recomendable para la

reintroducción es a principios de la época de lluvias para incrementar su probabilidad de sobrevivir.

6. Las plántulas tratadas con fungicida presentaron menor mortalidad y al coleccionar semillas de inflorescencias cuyos frutos acaban de abrir se puede evitar que se contaminen y que disminuya su viabilidad.

## 9. LITERATURA CITADA

- Ackerman, J. D. 1986. Coping with the epiphytic existence: Pollination Estrategies. *Selbyana*, 9: 52-60.
- Ackerman, J.D. y J. K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid- An experimental study of seed limitation. *Oecologia*, 106: 102-198.
- Anónimo. 1987. Huitepec, primera estación biológica, PRONATURA. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. *PRONATURA*, 4: 1-8.
- Atlas Nacional de México. 1990. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1987. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, 220 pp.
- Bennett, B. C. 1986. Patchiness, Diversity and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana*, 9: 70-75.
- Benzing, D. H. 1978. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae) on some of its hosts and other supports in southern Florida. *Selbyana*, 5: 95-106.
- Benzing, D. H. 1980. *The Biology of the Bromelioids*. Mad River Press. Eureka California. 305 pp.
- Benzing, D. H. 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana*, 5: 256-263.
- Benzing, D. H. 1983. Vascular epiphytes: a survey with special reference to their interactions with other organisms. In: Sutton, S.L., T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (eds.) *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwells Scientific Publications. Oxford, pp. 11-24.
- Benzing, D. H. 1987. Vascular Epiphytism: Taxonomic Participation and Adaptive Diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74: 183-204.

- Benzing, D.H. 1990. **Vascular epiphytes. General biology and related biota.** Cambridge University Press. Cambridge. 354 pp.
- Benzing, D. H. 1994. How much is known about Bromeliaceae in 1994? *Selbyana*, 15: 1-7.
- Beutelspacher, C. R. 1989. Bromeliáceas asociadas a la fiesta del "Niño Florero" en Chiapa de Corzo, Chiapas. *Cact. Suc. Mex.*, 34: 44-47.
- Billington, H.L., A.M.Mortimer y T. McNeilly. 1988. Divergence and Genetic Structure in Adjacent Grass Populations. I. Quantitative Genetics. *Evolution*, 42(6): 1267-1277.
- Billington, H. I. 1991. Effect of Population Size on Genetic Variation in a Dioecious Conifer. *Conservation Biology*, 5: 115-119.
- Breedlove, D.E. y R. M. Laughlin. 1993. The flora. In: Breedlove, D.E. and R.M. Laughlin (eds.). **The Flowering of Man. A Tzotzil Botany of Zinacantán.** Vol. 1. Smithsonian Contributions to Antropology, 35. Washington, D.C., pp. 115-200.
- Bullock, J. M. y K. H. Hodder. 1997. Reintroductions: challenges and lessons for basic ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 12: 68-69.
- Castro, J. C., J. H. D. Wolf, J. G. García-F., M. y González-E. The influence of humidity, nutrients and light during various stages in the development of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* L. B. Smith. (en prep.).
- Chaieb, M., C. Floret, H-E. Le-Floc'y R. Pontanier. 1990. The loss of perennial grasses and the degradation of soils are two of the direct results of recent aggravations of anthropic pressure on pasture lands of North Africa. *Ecologia Mediterranea* 16(0): 415-425.
- Chambers, S. M. 1995. Spatial structure, Genetic Variation and the Neighborhood Adjustment to Effective Population Size. *Conservation Biology*, 9: 1312-1315.
- Davidse, G., M. Sousa y A. Chater. 1994. **Flora Mesoamericana.** Vol.6. UNAM. México, D.F. 543 pp.

- Davis, S. D., S. J.M. Droop, P. Gregerson, L. Henson, C. J. Leon, J. Lamelin, H. Syngé y J. Zantovska. 1986. **Plants in danger What do we know?** IUCN. U. K. 461 pp.
- Díaz, H. B., V. H. Plascencia, R.R. Arteaga y M. A. P. Vásquez. 1997. **Estudio y Zonificación agroclimática en Los Altos de Chiapas.** ECOSUR. Documento inédito.
- Diario Oficial de la Federación. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM059 ECOL-1994.
- Gates, J. E. y L. W. Gysel. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, 59: 871-883.
- Fahring, L. y G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, 8: 871-883.
- Ferriz, N. y R. Domínguez. 1995. Huitepec: bosque de niebla en la montaña sagrada. *Ocelotl*, 3: 20-24.
- Frankham, R. 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conservation Biology*, 10: 1500- 1508.
- García, E. 1988. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen.** Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 217 pp.
- García-Franco, J. y C. Peters. 1987. Patrón espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en Los Altos de Chiapas, México. *BRENESIA*, 27: 35- 45.
- García-Franco, J. y V. Rico-Gray. 1988. Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes.-The case of *Tillandsia deppiana*, Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia*, 65: 73-78.
- Gentry, A.W. y C.H. Dodson. 1987. Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74: 205-233.
- Gilpin, M. E. y M. E. Soulé. 1986. **Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction**, en Soulé, editor. **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity.** Sinauer Associates, Sunderland,

Masaachusetts, pp. 19-34.

- Gipps, J. H. W. editor. 1991. Beyond Captive Breeding: Reintroducing Endangered Species Through Captive Breeding. Zoological Society of London. Symposia 62. Clarendon Press, Oxford, England, 284 pp.
- Godt, M. J. W., B. R. Johnson y J. L. Hamrick. 1996. Genetic Diversity and Population Size in Four Rare Southern Appalachian Plant Species. *Conservation Biology*, 10: 796-805.
- Golicher, J. D. 1996. A preliminary study of the ecology of *Tillandsia eizii*, Lyman B. Smith, an endangered epiphytic bromeliad endemic to the highlands of Southern Mexico and Guatemala. El Colegio de la Frontera Sur, Chiapas, México. 27 pp. reporte interno.
- González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytan-Guzman. 1991. Secondary sucesion in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, México. *J. Veg. Science*, 2: 351-360.
- González, Espinoza, M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial y P. Quintana-Ascencio. 1995. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura en Los Altos de Chiapas, México. En: **Los Altos de Chiapas: Agricultura y Crisis Rural**. Tomo 1. Parra, V. M. y Díaz, H. B. (eds.). ECOSUR, Chiapas, México. pp: 85-117.
- Gradstein, R., P. Hietz, R. Lücking, A. Lücking, H. J. M. Sipman, H. F. M. Vester, J. H. D. Wolf y E. Gaedette. 1996. How to sample the epiphytic diversity of Tropical Rain Forest. *ECOTROPICA*, 2:59-72.
- Greig-Smith, P. y K. A. Kershaw. 1958. The significance of pattern in vegetation. *Vegetatio*, 8: 189-192.
- Greig-Smith, P. 1961. Data on pattern within plant communities. *J. Ecol.*, 49: 695-702.
- Griffith, B., J. M. Scott, J. W. Carpenter y C. Reed. 1989. Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *SCIENCE*, 245: 477-480.

- Grubb, P. J. y T. C. Whitmore. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forest. *J. Ecol.*, 54: 303-333.
- Harper, J. L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press. New York. 892 pp.
- Hazen, W.E. 1966. Analysis of spatial pattern in epiphytes. *Ecology*, 47: 634-635.
- Heschel, S. y K. Paige. 1995. Inbreeding Depression, Environmental Stress, and Population Size Variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology*, 9: 126-133.
- Hietz-Seifert, U., P. Hietz y S. Guevara. 1995. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 75: 103-111.
- Hofstede, R. G.M., J. H. D. Wolf y D. H. Benzing. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a colombian upper montane rain forest. *Selbyana*, 14: 37-45.
- Huston, M. A. 1994. **Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes**. CAMBRIDGE University Press. R. U. 681 pp.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59. Uppsala. 130 pp.
- Kernan, C. y N. Fowler. 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology*, 83: 65-73.
- Krebs, C. J. 1985. **Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia**. Harla. México, D.F. 753 pp.
- Laman, T. G. 1995. The Ecology of Strangler Fig Seedling Establishment. *Selbyana*, 16: 223-229.
- Lande, R. 1988. Genetics and Demography in Biological Conservation. *SCIENCE*, 241: 1455-1459.
- Leberg, P. L. 1993. Strategies for Population Reintroduction: Effects of Genetic Variability on Population Growth and Size. *Conservation Biology*, 7:

194-199.

- Lesica, P. y F. W. Allendorf. 1992. Are small populations of plants worth preserving? *Conservation Biology*, 6: 135- 139.
- Lowman, M.D. y N. M. Nadkarni. 1995. **Forest Canopies**. Academic Press. California. 624 pp.
- Luther, H. E. 1994. A Guide to the species of *Tillandsia* regulated by appendix II of CITES. *Selbyana*, 15: 112-13.
- Lüttge, U. 1989. **Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology**. Springer-Verlag. Alemania. 270 pp.
- Mace, G. M. y R. Lande. 1991. Assessing Extinction Threats: Toward a Reevaluation of IUCN Threatened Species Categories. *Conservation Biology*, 5: 148-157.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: Their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2: 1-13.
- March-Mifsut, I. J. y A. Flamenco-S. 1996. **Evaluación Rápida de la Deforestación en las Areas Naturales Protegidas de Chiapas (1970-1993)**. El Colegio de la Frontera Sur, SCLC, Chiapas, México. (reporte interno).
- Margaleff, R. 1982. **Ecología**. Omega, Barcelona, 951 pp.
- Martin, C.E. 1994. Physiological Ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review*, 60: 1-35.
- Mera, O.L.M. 1989. Condiciones Naturales para la Producción. En: Parra, V.M.R. (Coord.) **El subdesarrollo Agrícola en Los Altos de Chiapas**. Ed. Universidad Autónoma de Chapingo. México, D.F., pp. 21-25.
- Mitchell, A. W. 1982. **Reaching the Rain Forest Roof. A Handbook on Techniques of Access and Study in the Canopy**. UNEP. 36 pp.
- Montoya, G. G. 1995. **La explotación maderera en la subregion San Cristóbal y las reformas al artículo 27 Constitucional, en Chiapas: el regreso a la utopía**. Universidad Autónoma de Guerrero. La Comuna. México, Guerrero. pp. 33-45.

- Nadkarni, N. M. 1986. The nutritional effects on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana*, 9: 44-51.
- Nadkarni, N. M. y T. J. Matelson. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *The Condor*, 91: 891-907.
- Norton, B. G. 1986. **The preservation of Species. The value of Biological Diversity.** Princeton University Press. Princeton, New Jersey, U.S.A. 297 pp.
- Nunney, L. y K. A. Campbell. 1992. Assessing Minimum Viable Population Size: Demography Meets Population Genetics. *Ecology & Evolution*, 8: 234-239.
- Pacheco, M.T., G.P. Ortíz, S. L. Medina, A. M. Sánchez y G. C. Salazar. 1992. **Recursos y desarrollo de Chiapas hasta 1990.** Talleres Gráficos del Estado. 169 pp.
- Parker, G.G. 1995. **Structure and Microclimate of Forest Canopies**, en Lowman y Nadkarni editores. **Forest Canopies.** Academic Press, California. pp. 73-106.
- Pavlik, B. M., D. L. Nickrent y A. M. Howald. 1993. The recovery of an endangered plant. I. Creating a new population of *Amsinkia grandiflora*. *Conservation Biology*, 7: 510-526.
- Pielou, E. C. 1977. **Mathematical Ecology.** John Wiley & Sons, Nueva York. 385 pp.
- Primack, R.B. 1993. **Essential of Conservation Biology.** Sinauer Associates Inc. U.S.A. Massachusetts. 564 pp.
- Pyke, D. A. y J. N. Thompson. 1986. Statistical Analysis of Survival and Removal Rate Experiments. *Ecology*, 67: 240-245.
- Ramírez- Marcial, N., S. Ochoa- Gaona, M. González-Espinosa y P. F. Quintana-Ascencio. 1997. Análisis Florístico y Sucesional en La Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. sometido a *Acta Botánica Mexicana*.
- Ratsirarson, J., J.A. Silander y A.F. Richard. 1995. Conservation and

- Management of Threatened Madagascar Palm Species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology*, 10: 40-52.
- Reinartz, J. A. 1995. Planting State-Listed Endangered and Threatened Plants. *Conservation Biology*, 9: 771-781.
- Richards, P. W. 1952. **Tropical rain forest: an ecological study**. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. p 110-128.
- Robinson, W. L. y E. G. Bolen. 1989. **Wildlife Ecology and Management**. Macmillan Publishing Company. U.S.A. NY. 574 pp.
- Sarrazin, F. y Barbault, R. 1996. Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 474-478.
- Saunders, D., R. Hobbs y Ch. Margules. 1990. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5: 18-28.
- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges. 1996. Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology*, 10: 591-597.
- Simberloff, D. 1986. **Design of nature reserves. Wild Conservation Evaluation**. Chapman y Hall Ltd. Londres.
- Simmons, J. B., R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas y V. T. H. Parry. 1976. **Conservation of Threatened Plants**. Plenum Press. Nueva York y Londres, 336 pp.
- Slack, N. G. 1976. Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *Journ. Hattori Bot. Lab.*, 41: 107-132.
- Smith, L.B. y R. J. Downs. 1977. **Flora Neotropica**. Monograph No. 14, Part 2. Hafner. Nueva York, 1492 pp.
- Smith, F.D.M., R. M. May, R. Pellew, T. H. Johnson y K. R. Walter. 1993. How Much do we Know About the Current Extinction Rate? *Trends Ecol. Evol.*, 8: 375-378.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1958. **Flora of Guatemala**. Tomo 1, Vol 24. Chicago Natural History Museum. Chicago, U.S.A. 478 pp.
- Sugden, A. M. 1981. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in two

- colombian cloud forests. II Habitat preferences of bromeliaceae in the Serrania de Macuira. *Selbyana*, 5: 264-273.
- Templeton, A.R. 1986. **Coadaptation and outbreeding depression**, en Soulé, editor. **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity**. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp 105-166.
- Turner, I. M., H.T.W. Tal, Y.C. Wee, A. B. Ibrahim, P. T. Chew y R. T. Corlett. 1994. A Study of Plant Species Extinction in Singapore: Lessons for the Conservation of Tropical Biodiversity. *Conservation Biology*, 8: 705-712.
- Valdivia, E.P. 1977. Las epífitas. Estudio Botánico Ecológico de la Región del Río Uxpanapa, Veracruz. No. 4. *Biótica*, 2: 55-71.
- van Oye, M. P. 1921. Sur l'écologie des epiphytes de la surface des troncs d'arbres a Java. *Rev. Gen. Bot.*, : 12- 83.
- Vargas-Mendoza, M.C. y M. González-Espinoza. 1992. Habitat Heterogeneity and Seed Dispersal of *Opuntia Streptacantha* (Cactaceae) in Nopaleras of Central Mexico. *The Sothwestern Naturalist*, 37: 379-385.
- Williams-Linera, G. y O. Lawton. 1995. **The Ecology of Hemiepiphytes in Forest Canopies**, en Lowman y Nadkarni editores. **Forest Canopies**. Academic Press, California. pp 255-283.
- Wolf, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Vegetatio*, 112: 15- 28.
- Wolf, J. H. D. 1995a. **Habitat heterogeneity in the canopy of the tropical rain forest. Second International ESF-Workshop on Tropical Canopy Research: Tropical Forest Canopies as an Environment for Arthropods and Epiphytes, with Special Reference to the Phyllosphere.** p. 9-14.
- Wolf, J. H. D. 1995b. Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550-3670 m), central cordillera, Colombia. *Selbyana*, 16: 185-195.

- Wolf, J. H. D. y T. Santiago. 1996. Diversidad de epífitas vasculares en un paisaje fragmentado en Los Altos de Chiapas, Chiapas, México. Comisión Nacional para el uso y Conocimiento de la Biodiversidad, CONABIO. Informe final. 32 pp. (B060)
- Wyatt, R. 1983. **Pollinator-Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems**, en Real, editor. **Pollination Biology**. Academic Press, Inc. Orlando, Florida, pp 51-95.
- Yeaton, R. I. y D. E. Gladstone. 1982. The Pattern of Colonization of epiphytes on Calabash Trees (*Crescentia alata* HBK) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica*, 14(2): 137-140.
- Zar, J. H. 1984. **Bioestatistical Analysis**. Prentice Hall. Nueva Jersey. 718 pp.
- Zimmerman, J. K. y I. C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) Mexico. *Biotropica*, 24: 402-407.

En este espacio libre de compromisos de la adultez quiero agradecerle a Tere Santiago por todas las lecciones recibidas, a Neptalí Ramírez por su inapreciable guía, a Juan Carlos Castro por las sugerencias, a Ricardo León por criticarlo todo y apoyarlo también, a Zenón Cano, culpable de mis andanzas en estos asuntos, por no evadir dicha responsabilidad, a Tere Valverde por sus comentarios iluminadores, a Eduardo Pérez por lo certero, por la más que buena disposición.

Gracias, Gracias, Gracias a mis jefes por el apoyo sentimental, mental, histórico, los apapachos y por liberarme desde allá. A Alma por su abrazo eterno, por el lazo irrompible. A Juan por su regreso.

A mi Lupita por ser tan mi Lupita, por ser tan grande, por los paralelismos entrecruzados, por lo de antes, lo de ahora y lo que vendrá, a Lolena por estar siempre, por ser tan maravillosa, por todo este paseo juntas, a Arturo por ser mi amigo incondicional sin más, a Betún por ser un angelito azul, por todo lo vividopensadoalusinado, por las pláticas interminables, por las promesas mutuas, gracias muchas a Anita por mostrarme Chiapas desde su interior, por acompañarme en este universo femenino, a Yolanda por el refugio de puro cariño siempre dispuesto, a Claudia por los montones de cariño, al Patolín por ser un gran personaje (de lo más extraño), a Fabiola por tooooda su paciencia, por toooooooda su ayuda no solo en lo biológico, a Jorge Escandon, por ser guru-complice-amigo, a Laurito por todo lo compartidoenseñado, a Sara por estar tan cerquita cada día, por llenarme quiensabecomo de su alegría, a Guille por seguir aquí o lo que es casi lo mismo por no irse completamente, a Pava por andar por ahí, a Rodolfo por que sí, a Gabriel por los cuentos y los no tanto, a Efrain por los silencios llenos de cariño, a Olga por las deliciosas pláticas, a Jorge Nuñez por los apapachos, a Suneeta por mostrarme los espacios sutiles, a Cristóbal por su tranquila compañía. A la Catarina, Dalila, Sofia y Lindsay por los días soleados en la casa de Tapachula, a G... el sabe porque.