



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOFISIOLOGÍA DE EPÍFITAS DE SELVA BAJA
CADUCIFOLIA DEL GÉNERO *Tillandsia*
(BROMELIACEAE): ESTACIONALIDAD Y
FOTOSÍNTESIS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

CASANDRA REYES GARCÍA



DIRECTORA DE TESIS: DR. MARÍA DEL PILAR HUANTE PÉREZ





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Ecofisiología de Epífitas de Selva Baja Caducifolia del Género
Tillandsia (Bromeliaceae): Estacionalidad y Fotosíntesis"

realizado por Casandra Reyes García

con número de cuenta 9653330-5 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Doctora María del Pilar Huante Pérez

Propietario Doctor Victor Luis Barradas Miranda

Propietario Maestra en Ciencias Aurora Zlotnik Espinosa

Suplente Doctor José Luis Andrade Torres

Suplente Doctor Juan Emmanuel Rincón Saucedo

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

Dra. Luisa A. Alba Lois



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A mis padres, de los que heredé la inquietud por saber siempre más, el amor por la naturaleza y la seguridad de que los sueños se pueden alcanzar.

A Bernardo, por todo tu cariño y apoyo.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi asesora, Pilar, por todo el apoyo y el tiempo brindado a este trabajo, tus enseñanzas irán más allá de esta tesis. Gracias también por tu amistad y por tus consejos valiosos para mi futuro en la biología.

A mis sinodales, el Dr. Victor Barradas, la M. en C. Aurora Zlotnik, el Dr. Jose Luis Andrade y el Dr. Emmanuel Rincón, gracias por sus comentarios que me hicieron analizar más a fondo aspectos que había descuidado en esta tesis. Al Dr. Emmanuel Rincón, su apoyo constante durante mi estancia en el laboratorio y por los consejos brindados acerca de mi futuro académico. A la Dra. Ivón Ramírez por su apoyo en el reconocimiento de las especies y los datos proporcionados para la descripción de la especie *Tillandsia drepanoclada*. Al Dr. Craig Martin por sus consejos en el análisis anatómico.

Gracias a los investigadores, trabajadores y estudiantes de la Estación de Biología de Chamela, por proporcionar los datos de precipitación y por permitir que el trabajo se desarrolle fácilmente en un ambiente ameno, de cooperación y de crecimiento continuo; en especial a los directores, el Dr. Ricardo Ayala y el Dr. Felipe Noguera. Gracias a Gustavo Verduzco por permitirme acceder aquellas plantas aparentemente inalcanzables.

A los miembros del Laboratorio de Ecología de la Facultad, el Dr. Zenón Cano, el Dr. Jorge Meave y la M. en C. Patricia Guevara por todo su apoyo en mis proyectos futuros y en mi formación académica.

A aquellos que siempre tuvieron tiempo para ayudarme en el trabajo de campo y de laboratorio, mis compañeros de Ecofisiología, Miguel, Ivonne, Irma, Suraya, Mariana, Germán, Flor, Merle, Rocío, Yanni, Vannia y Inti, sus conocimientos, destrezas y trabajo han permitido la realización de éste proyecto.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en específico la Facultad de Ciencias y el Instituto de Ecología por su contribución en mi formación y en la realización de esta investigación. Este trabajo se llevó a cabo gracias al apoyo de los proyectos: CONACyT J27506N, CONACyT 25828-N, CONACyT G0011-N9607, NSF 9981607 y DGAPA IN205300; y a la beca de tesis 1043 proporcionada por CONACyT, proyecto J 27506N.

A mis grandes amigas Elsa, Escarlett y Martha, por compartir conmigo los grandes momentos, el ver por primera vez un heliozoario, descubrir un pepino de mar bajo la arena y ser correteadas por un panal de avispas enfurecidas. A los buenos amigos, que aunque no están siempre, aparecen cuando se les necesita Alma, Rosa, Ana Ligia, Roxana, Verónica, María José, Paty, Eliza, Javier, Omar, Karla y Sarah.

A Bernardo, porque sin tu apoyo en los momentos difíciles, tu abrazo en los momentos de gloria, tu consejo en los momentos de necedad y tu compañía constante, este trabajo no sería lo que es ahora.

A mi familia Mina, Pipis, Abue, Tachis, Emma, Lola y Rosa Ma. por contagiarme de sus ánimos y ganas de seguir trabajando y creciendo intelectualmente. A mi hermana, por su ilimitado cariño, y por enseñarme la importancia de estar siempre abierta a descubrir lo que hay a mi alrededor. A mis papás, porque sus enseñanzas y su ayuda me han llevado a donde estoy, y me han permitido ir cumpliendo mis metas y sueños, dejándome siempre en la completa libertad de soñar aún más.

ÍNDICE DE CONTENIDO

	Pag.
Resumen	i
1. Introducción	2
2. Antecedentes	
1.1 Las Epífitas y su Ambiente	5
1.2 El Ambiente Lumínico	8
1.3 Los Procesos Fotosintéticos	15
1.4 Anatomía Foliar Externa y el Ambiente	34
1.5 Angulos de Inclinación Foliar y Orientación de las Plantas	19
3. Objetivos	20
4. Hipótesis	21
5. Metodología	
5.1 Sitio de Estudio	22
5.2 Especies Estudiadas	24
5.3 Desarrollo Experimental	
5.3.1 Caracterización del Ambiente Lumínico	29
5.3.2 Extracción y Cuantificación de Pigmentos Fotosintéticos	31
5.3.3 Medición de Actividad Fotosintética	33
5.3.4 Análisis Anatómico Foliar	34
5.3.5 Medición de Ángulos Foliare	36
5.3.6 Medición de la Orientación de la Planta	37

6. Resultados	
6.1 Caracterización del Ambiente Lumínico	39
6.2 Concentración de Pigmentos Fotosintéticos	41
6.3 Actividad Fotosintética	46
6.4 Análisis Anatómico Foliar	48
6.5 Ángulos Foliare	52
6.6 Orientación de la Planta	53
7. Discusión	
7.1 El Ambiente Lumínico y su Influencia sobre la Fotosíntesis	56
7.2 Aspectos Fisiológicos de la Fotosíntesis	58
7.3 Aspectos Anatómicos y Morfológicos de la Fotosíntesis	64
8. Conclusiones	68
9. Bibliografía	70
10. Apéndices	78

LISTADO DE FIGURAS

- 1.1 Esquema de Fotosistemas I y II**
- 1.2 Esquema de las Reacciones Fotosintéticas de Luz y de Oscuridad**
- 1.3 Gráfica de Oscilaciones Circadianas de Ácido Málico**
- 1.4 Esquema de la Estructura de los Tricomas de las Bromeliáceas**
- 1.5 Esquema de la Absorción de Agua por medio de Tricomas**
- 5.1 Gráfica de Precipitación en Chamela**
- 5.2 Fotografías de Especies Estudiadas**
- 5.3 Curva de Concentración de Ácido Málico**
- 5.4 Fotografía de Secciones de Hojas Utilizadas para los Análisis**
- 5.5 Clases de Ángulos Foliares Utilizadas**
- 6.1 Gráfica de Radiación Total**
- 6.2 Gráfica de Radiación Mensual**
- 6.3 Gráfica de Concentración de Clorofila Total**
- 6.4 Gráfica de Concentración de Clorofila *a* y *b***
- 6.5 Gráfica de Cociente Clorofila *a/b***
- 6.6 Gráfica de Concentración de Carotenoides**
- 6.7 Gráfica de Acumulación de Ácido Málico**
- 6.8 Gráfica de Densidad de Tricomas**
- 6.9 Gráfica de Área de Tricomas**
- 6.10 Fotografías de Cobertura de Tricomas**
- 6.11 Gráfica de Densidad Estomática**
- 6.12 Esquema de Orientación de las Plantas**
- 6.13 Gráfica de Radiación Incidente según los Ángulos de Orientación e Inclinación**

LISTADO DE TABLAS

5.1 Tabla de Descripción de Sitios Fotografiados

6.1 Tabla de Promedios de LAI, Radiación Directa y Difusa

6.2 Tabla de Promedios de Concentración de Clorofilas y Ácido Málico

6.3 Tabla de Promedios de Concentración Anual de Ácido Málico

6.4 Tabla Porcentaje de Cobertura de Tricomas

6.5 Tabla de Ancho y Largo de Estomas

6.6 Tabla de Ángulos de Inclinación Foliar

6.7 Tabla de Orientación de las Plantas

Resumen

La ecofisiología de las bromelias epífitas se ha estudiado principalmente en selvas altas y medianas, existiendo pocos estudios de su desempeño en sitios con condiciones ambientales extremas como lo es la selva baja, donde existe gran disponibilidad de agua en una estación durante la cual se reduce la disponibilidad de luz. En este estudio se midieron las respuestas fotosintéticas y anatómicas ante cambios estacionales en la disponibilidad de agua y de luz en seis especies epífitas del género *Tillandsia* de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. El ambiente lumínico del sitio se caracterizó por medio de la fotografía hemisférica, encontrándose una gran variabilidad temporal y espacial, con gran penetración de luz (incluso en la temporada de lluvias) a estratos medios de cerca de 3.5 m. Se midieron cambios estacionales en pigmentos fotosintéticos y concentración de ácido málico, encontrándose una relación positiva entre la concentración anual de carotenos y la concentración anual de ácido málico, posiblemente debido a la importancia de la fotoprotección en este ambiente. La variación estacional en la concentración de ácido málico presentó tres patrones diferentes, un pico de actividad fotosintética a principio de la sequía en las plantas atmosféricas, cuya resistencia a la sequía les permite mantener el funcionamiento de su aparato fotosintético a capacidad máxima en esta etapa del año cuando la luz ya no es limitante. La especie *T. pseudobaileyi*, una atmosférica mirmecofílica, presentó un segundo pico de máxima actividad a principios de lluvias, cuando las hormigas se encontraban activas. Las especies tanque presentaron su pico de máxima actividad a principios de lluvias, cuando hay abundancia de agua y nutrientes, siendo la luz siempre abundante para estas plantas que suelen ubicarse en las partes altas de los árboles. Se midió la densidad y tamaño de tricomas y estomas en el haz y el envés de plantas expuestas al sol y sombreadas; así como los ángulos de orientación de las plantas y los ángulos de inclinación de las hojas de las especies estudiadas. Se calculó la cantidad de luz interceptada por superficies con diferentes orientaciones y ángulos de inclinación, utilizando la fotografía hemisférica, con el fin de elucidar posibles estrategias de captación de luz presentes en las especies estudiadas. Se encontró que aquellas especies cuyas hojas presentaban ángulos de inclinación que tendían a la horizontalidad, tenían generalmente una mayor densidad de tricomas en el haz de plantas expuestas; mientras que las especies que presentaban ángulos foliares que tendían a la verticalidad presentaban mayor densidad de tricomas en el envés y estomas de menor tamaño. *T. bartramii*, *T. drepanoclada* y *T. pseudobaileyi* presentaron orientaciones preferenciales que les permitían evadir los máximos niveles de radiación en los meses más secos.

1. INTRODUCCIÓN

Estudios que evalúan la respuesta fotosintética a cambios en la disponibilidad de agua y de luz en las plantas que presentan un metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés) han encontrado que existe una variabilidad extensa en las respuestas dependiendo del ambiente en el que habita la planta, por ejemplo, dentro de las cactáceas estudiadas, las epífitas tienden a preferir valores menores de radiación que las cactáceas terrestres, de $6 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para epífitas y de 20 a $27 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para cactáceas terrestres (valores instantáneos más frecuentes de 700 y $1600 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente) (Acevedo *et al.* 1993, Nobel y Hartsock 1983, Adams *et al.* 1987, Nobel y Hartsock 1990, Andrade y Nobel 1996). Sin embargo, dado que los estudios realizados se limitan a pocas especies, no se pueden realizar generalizaciones.

En el caso de las bromeliáceas, los estudios realizados también muestran una gran flexibilidad fotosintética como familia, ya que además de tener miembros con fotosíntesis C_3 , los individuos que presentan metabolismo CAM pueden tener una gran variedad de preferencias lumínicas. La mayoría de las bromeliáceas terrestres tipo CAM que han sido estudiadas, se encuentran adaptadas a condiciones de sombra (Medina *et al.* 1986, Griffiths 1988, Martin 1994, Skillman y Winter 1997). Las de hábito epífita presentan diversas respuestas dependiendo de la especie. Pittendrigh (1948) las clasifica en tres grupos: tolerantes a la sombra, de sol y expuestas. Miembros de los tres grupos se desempeñan bien a altas intensidades lumínicas ($1,200 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), pero los tolerantes a la sombra tienen valores altos de fotosíntesis aún en radiaciones bajas ($200\text{-}300 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Benzing y Renfrow 1971, Martin *et al.* 1986).

En las bromeliáceas CAM, tanto terrestres como epífitas, se ha observado que la escasez de agua causa una disminución en la acidez nocturna y en la conductividad estomática (Martin y Adams III 1986, Medina *et al.* 1986, Nowak y Martin 1997, Zotz y Andrade 1998). La tolerancia a la sequía depende en gran medida de la especie, pero existen estrategias conspicuas para contrarrestarla como lo es la disminución de la toma de CO_2 externo y la reutilización del CO_2 interno que se deriva de la respiración (Griffiths *et al.* 1986, Martin y Adams III 1986, Martin 1994, Nowak y Martin 1997). El tiempo de recuperación de la actividad fotosintética después de una sequía prolongada puede ser

menor a 24 horas en la bromeliácea atmosférica (fase juvenil) y tanque (fase adulta) *Tillandsia deppeana* (Adams III y Martin 1986b).

Se considera que, en general, las bromeliáceas son menos tolerantes a la sequía que las cactáceas (Medina *et al.* 1986); sin embargo, al comparar estudios de *Tillandsia ionantha* y de *Opuntia ficus-indica* observamos que después de 60 días de sequía las dos muestran una disminución similar en la acumulación de ácido málico (25% y 30% del valor máximo respectivamente) (Acevedo *et al.* 1983, Nowak y Martin 1997).

La acidez nocturna suele ser un indicador más sensible del estrés por escasez de agua que la concentración de clorofila en plantas CAM (Adams III *et al.* 1987). El clorénquima, tejido donde se encuentran los pigmentos fotosintéticos, se conserva durante los primeros días de sequía transportando agua del parénquima acuífero a este tejido para mantener la actividad fisiológica (Nowak y Martin 1997).

Por otro lado, la concentración de clorofilas es muy sensible a cambios en la radiación fotosintéticamente activa (RFA; 400-700 nm) disminuyendo considerablemente ante alta radiación (Nobel y Hartsock 1983). Las bromeliáceas que reciben sombra suelen tener mayores concentraciones de clorofila que las expuestas, mientras que la razón de clorofila *a/b* no presenta diferencias (Martin *et al.* 1985, Martin *et al.* 1986). La concentración de clorofila suele ser mayor en bromeliáceas tipo tanque que en las atmosféricas (Benzing y Renfrow 1971, Adams III y Martin 1986a). Young (1993b) encontró que, contrario a lo descrito para otras plantas, las bromeliáceas de sombra presentaban acumulación de carotenos.

La distribución y abundancia de los tricomas depende de varios factores entre los cuales se han estudiado: la estrategia de nutrición de cada especie, la posición en la hoja y la concentración de sal en la precipitación. Las bromeliáceas tanque tienden a presentar una gran densidad de tricomas en la base de las hojas y pocos en las partes distales, ya que estas estructuras podrían dificultar que el agua resbalara hacia el tanque o facilitar su evaporación; por otro lado las epífitas atmosféricas presentan una gran densidad de tricomas a lo largo de toda la hoja (Adams y Martin 1986a, Benzing 1990, Martin 1994). En el género *Tillandsia*, generalmente se presenta una diferencia en la densidad de tricomas en el haz y envés, pero depende de la especie cuál es la cara más protegida (Benzing y Renfrow 1971, Smith *et al.* 1985). Gómez y Winker (1991) observaron que el número y tamaño de tricomas también

podía variar cuando bromeliáceas epífitas de manglar eran sometidas a altas concentraciones de sal en el agua y otras eran regadas con agua común.

Muchas plantas han mostrado plasticidad en la producción de tricomas al ser sometidas a diferentes intensidades de luz, siendo más abundantes en las plantas más expuestas (Björkman y Demming-Adams 1995, Pérez-Estrada *et al.* 2000). Este fenómeno no se ha demostrado en las bromeliáceas que tienen hojas perennes que se enfrentan a una gran variedad de condiciones ambientales, contrario a la mayoría de las plantas de selvas estacionales que presentan hojas estacionales cuyos atributos cambien según las condiciones ambientales (Kitajima *et al.* 1997). Los estomas en las bromeliáceas epífitas tienden a ser menos numerosos y más pequeños que los de las bromeliáceas terrestres (Martin 1994). Su densidad suele ser mayor en la punta de la hoja con respecto a la base (Smith *et al.* 1985)

Los estudios anteriores a este trabajo han cubierto diversos aspectos fisiológicos y ecológicos de la fotosíntesis de bromeliáceas epífitas, sin embargo, la mayoría se han llevado a cabo en laboratorio, controlando algún factor fisiológico. Los escasos estudios de epífitas hechos en campo comprenden selvas tropicales húmedas (con pocos meses de sequía durante los cuales las lluvias generalmente disminuyen, más no desaparecen) y bosques templados (Pittendrigh 1948, Martin y Siedow 1981, Smith *et al.* 1985, Griffiths *et al.* 1986, Lüttge *et al.* 1986, Smith *et al.* 1986 a y b, Zotz y Andrade 1997). El presente estudio realiza un seguimiento del comportamiento fotosintético de seis especies del género *Tillandsia* a lo largo de una prolongada sequía de ocho meses y en la época de lluvias, durante las cuales no sólo la disponibilidad de agua se ve afectada drásticamente, sino también la disponibilidad de luz al ser una selva caducifolia. Es posible que las especies de la selva baja caducifolia presenten diferencias fisiológicas y anatómicas con las especies antes estudiadas para otros ecosistemas debido a que se enfrentan a condiciones más extremas. Por otro lado, la plasticidad en la producción de estomas y tricomas, en individuos sometidos a microambientes contrastantes de luz sólo se ha estudiado previamente en una especie del género *Tillandsia*, sin encontrarse diferencias entre tratamientos. Será la primera vez que se estudien las estrategias de captación de luz de las bromeliáceas epífitas tomando en cuenta la orientación de las plantas y el ángulo de inclinación de sus hojas.

2. ANTECEDENTES

1.1 Las Epífitas y su Ambiente

El Ambiente Epífita

Una epífita cuenta con una alta disponibilidad de luz sin tener que invertir en la construcción de fustes y grandes sistemas vasculares. A cambio del acceso a este recurso y de la oportunidad de ocupar un espacio preferencial en el dosel, que las aísla de algunos depredadores, las epífitas se enfrentan a condiciones adversas como lo es vivir en un ambiente árido, pobre en nutrientes, temporal y fragmentado (Richards 1996). El ambiente en el dosel, es para un individuo epífita un sitio árido, ya que al no tener acceso a la humedad de la tierra deben obtener agua durante los eventos de precipitación, los cuales pueden ser estacionales aún en selvas húmedas (Smith *et al.* 1986a, Benzing 1990, Richards 1996). El ambiente es pobre en nutrientes, los cuales se obtienen de lixiviados de las hojas superiores, polvo, componentes atmosféricos disueltos en lluvia y de acumulación de materia orgánica en ramas horizontales, horquetas u hormigueros (Benzing y Renfrow 1980, Benzing 1990, Richards 1996).

El ambiente epífita es temporal, existiendo generalmente una ventaja en cuanto a la adquisición de luz para los individuos que se establecen en ramas jóvenes y delgadas, pero teniendo en este caso mayor riesgo de perder el anclaje por la ruptura de la rama (Hietz 1997). La colonización de un sustrato discontinuo, por arriba del nivel del suelo y algunas veces inclinado puede representar una limitante para la vida de una epífita (Richards 1996).

Las epífitas presentan mecanismos especiales para sobrevivir y perdurar en el dosel. Existen diversos caracteres que les permiten una mayor eficiencia de uso de agua, la protección de la radiación solar y el mayor aprovechamiento de los recursos. Dentro de las estrategias que se observan en algunas epífitas vasculares está el contar con un metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) que les permite disminuir la pérdida de agua por transpiración al abrir los estomas casi exclusivamente por la noche. Es común la presencia de caracteres anatómicos xeromórficos, muchos de los que han sido ampliamente estudiados para plantas terrestres que viven bajo estrés hídrico, como son la presencia de tricomas (Lüttge *et al.* 1986, Jones 1992, Pérez-Estrada *et al.* 2000), ceras reflejantes (Jones 1992) y la disminución del tamaño de las hojas (Jones 1992, Fransworth y Ellison 1996, Hunter

1997). Las epífitas presentan bajas tasas de crecimiento, tamaños pequeños y una producción poco abundante de semillas, caracteres asociados a ambientes donde los nutrientes son escasos (Benzing y Renfrow 1980).

Las epífitas tienen una gran importancia para los ecosistemas en los que se presentan debido a sus interacciones con otros organismos y a su papel en los ciclos de nutrientes. Éstas constituyen hábitats para diversas especies de reptiles, anfibios y artrópodos (Richards 1996, Dejean y Olmsted 1997). En su biomasa, las epífitas pueden llegar a acumular hasta el 45% de los nutrientes presentes en el follaje de un ecosistema (Nadkarni 1984) y presentar una biomasa igual a la del árbol que las sostiene (Benzing 1990). Las epífitas actúan algunas veces prolongando los pulsos de nutrientes, ya que retienen momentáneamente los nutrientes atmosféricos que caen en la precipitación y que de otra manera llegarían rápidamente al suelo del ecosistema y podrían no ser aprovechados en su totalidad (Nadkarni 1981, 1984).

Distribución Taxonómica de las Epífitas

Aproximadamente el 10% de las plantas vasculares son epífitas; estas plantas son abundantes en las selvas pudiendo llegar a representar hasta el 30% de la flora vascular (Benzing, 1990). Sin embargo, dadas las características particulares del ambiente epífita no todos los grupos vegetales han podido colonizarlo. Pocas gimnospermas son epífitas (siendo algunas especies del género *Zamia* capaces de colonizar el dosel en selvas tropicales); entre los caracteres que les impiden la colonización del dosel, se encuentran: el tamaño de sus semillas, siendo éstas muy grandes para permitir su dispersión en el dosel, y su polinización, la cual se lleva a cabo por medio del viento y requiere de poblaciones densas (Benzing 1990). Mas del 30% de las monocotiledóneas son epífitas, mientras que solo el 2% de las dicotiledóneas presentan este modo de vida (Benzing 1989). Se piensa que algunas de las razones por las que este hábito predomina en las monocotiledóneas es porque estas plantas poseen la característica de formar unidades o rametos con cierta independencia fisiológica pero que a la vez se transmiten nutrientes unos a otros, favoreciendo la explotación de recursos en un ambiente que posee grandes diferencias en la disponibilidad de éstos de un micrositio a otro (Welker *et al.* 1985, Dejean y Olmsted 1997, Benzing 1989). Otras características que favorecen a las monocotiledóneas es su plasticidad para la modificación

de órganos individuales y la capacidad de formar conexiones entre rametos que les permitan extenderse por las ramas, como es el caso de *Tillandsia usneoides* (Benzing 1989).

La Familia Bromeliaceae

La familia Bromeliaceae constituye un grupo de monocotiledóneas, al parecer de origen monofilético, que presentan individuos tanto terrestres como epífitos (Smith *et al.* 1986a), con una distribución geográfica que abarca América tropical (Richards 1996). El género *Tillandsia* es el más diverso de la familia, presentando únicamente especies epífitas, las cuales exhiben en su mayoría fotosíntesis tipo CAM (Smith *et al.* 1986a, Zotz y Ziegler 1997). Un carácter de la familia que le ha permitido su éxito en la colonización del dosel es la presencia de tricomas peltados o escamas que se han especializado en las epífitas para llevar a cabo la absorción de agua y nutrientes (Pittendrigh 1948, Benzing 1976, Benzing y Renfrow 1980, Adams III y Martín 1986b, Nyman *et al.* 1987, Brighna 1997, Calasans y Malm 1997). Por medio de estos tricomas las bromeliáceas epífitas pueden tomar los nutrientes y el agua de las lixiviaciones que suelen contener aminoácidos, fósforo y otros compuestos nutritivos de las hojas del dosel o del ambiente (Benzing y Renfrow 1980).

Pittendrigh (1948) clasifica a las bromeliáceas según su morfología y su estrategia para captar recursos, dividiéndolas en cuatro categorías:

Tipo I Raíz-Suelo: comprende a especies terrestres que dependen del sistema común de raíz-suelo para la toma de agua y nutrientes.

Tipo II Tanque-Suelo: las especies de este tipo presentan tanques someros donde acumulan un poco de agua y materia orgánica. Presentan raíces bien desarrolladas que se encuentran invadiendo la base del tanque.

Tipo III Tanque-Tricomas absorbentes: comprende especies con un tanque bien desarrollado donde almacenan agua y materia orgánica. Las raíces no presentan una función de absorción, sino que este proceso se lleva a cabo por medio de los tricomas.

Tipo IV Atmosféricas-Tricomas absorbentes: estas especies presentan tanques poco desarrollados o ausencia de éstos. Presentan tricomas especializados en toda la hoja y éstos realizan la absorción. Las raíces son fibrosas y funcionan solamente para asegurar el anclaje.

En estas categorías se observa un gradiente mediante el cual las especies terrestres del tipo I se van desligando de su relación nutritiva con el suelo y las raíces van perdiendo

su función de absorción para dejar ésta a los tricomas absorbentes que llevan a cabo toda la nutrición en el tipo IV (Pittendrigh 1948).

Existen variantes de las bromeliáceas atmosféricas o tipo IV que basan su nutrición no sólo en la toma de nutrientes del agua o polvo que cae del dosel, sino que presentan asociaciones estrechas con hormigas (mirmecofilia) que habitan en un compartimento que se forma en las bases globosas de las hojas y que le confieren elementos nutritivos a las plantas, los cuales son incorporados por los tricomas (Dejean *et al.* 1995, Dejean y Olmsted 1997).

Los extremos adaptativos presentes en epífitas de la familia Bromeliaceae son representados por los tipos tanque y atmosférico (tipo III y IV) que se encuentran en la subfamilia Tillandsioide. Ambas formas representan estrategias distintas para la adquisición y retención de nutrientes y agua. Las atmosféricas se caracterizan por presentar tricomas en toda la superficie foliar mientras que las tanque presentan mayor densidad de tricomas en la base (Adams III y Martin 1986a). Para las especies con hábito atmosférico es de gran importancia la traslocación de nutrientes de un vástago a otro para poder explotar diversos microambientes, así como la capacidad de eficientizar la construcción de tejidos con pocos minerales (Benzing 1976).

1.2 El Ambiente Lumínico

La energía de la luz afecta procesos vegetales de manera directa, como en el caso de la fotosíntesis y la temperatura foliar, y de manera indirecta como en el crecimiento y el desarrollo vegetal (Hart 1988, Beaudet y Messier 1998). La radiación fotosintéticamente activa (RFA; 400-700 nm) que llega a la Tierra, a nivel del mar, adquiere valores máximos de $1800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; recibiendo los sitios tropicales aproximadamente el 70% de esta radiación (Larcher 1995). La RFA llega a las plantas en dos formas, como luz directa y luz difusa. La luz directa se refiere a los rayos directos que interceptan las plantas; la luz difusa se refiere a la radiación de onda corta que se dispersa al chocar con partículas como son el polvo, las partículas atmosféricas, las gotas de agua y las superficies reflejantes como troncos y hojas (Baldocchi y Collineau 1994). La luz directa es aprovechada continuamente por las plantas más expuestas y en pulsos en plantas de sombra que la reciben dependiendo

de la cercanía de sitios abiertos del dosel, el movimiento de las hojas y el movimiento del sol. La luz difusa es de gran importancia para la fotosíntesis en plantas que habitan bajo el dosel y que se encuentran adaptadas a la sombra (Chazdon 1986, Chazdon *et al.* 1996, Ackerly y Bazzaz 1995), encontrándose plantas cuyos ángulos foliares se disponen para el aprovechamiento de este tipo de luz (Ackerly y Bazzaz 1995, Oberbauer y Noudali 1998). El albedo, medida que expresa la proporción de la radiación que se refleja en un sitio, muestra valores altos (hasta del 30%) en una selva baja, siendo los valores mayores en sequía que en lluvias (Barradas 1991). Los rayitos de sol que atraviesan el dosel ("sunflecks"), pueden contribuir del 10 al 78% de la luz que recibe una planta de sotobosque, llegando a ser responsables del 10 al 60% de la asimilación de carbono al día (Chazdon 1986).

El ambiente lumínico en el cual se encuentra una planta generalmente presenta una gran variabilidad espacial y temporal, haciendo difícil estimar la radiación particular que recibe un individuo (Larcher 1995). Dentro de las causas de esta heterogeneidad encontramos: (1) los movimientos circadianos y estacionales del sol, (2) los cambios estacionales en la fenología vegetal, (3) los espacios abiertos por perturbaciones, (4) la agregación de las hojas, (5) la topografía local, (6) las nubes, (7) la variación espacial de los ángulos foliares, (8) el movimiento de las hojas por el viento (Baldochi y Collineau 1994).

Las plantas responden al ambiente lumínico cambiante por ajustes en su capacidad fotosintética. Esta aclimatación puede ser anatómica y/o celular. La aclimatación anatómica involucra cambios en la estructura de la planta, mientras que la aclimatación celular se refiere a cambios fisiológicos y bioquímicos en células y cloroplastos. La capacidad de llevar a cabo estos cambios define la plasticidad de una especie ante el ambiente lumínico (Chazdon y Kaufmann 1993).

Para la caracterización de la radiación que recibe un sitio, un método común es la fotografía hemisférica. La técnica se basa en utilizar la geometría de los espacios abiertos en el dosel para estimar como sería la penetración de la luz (Rich 1989). Dentro de las variables que se utilizan comúnmente para describir un ambiente lumínico, y que son proporcionados por la fotografía hemisférica tenemos, la RFA directa y difusa, la cobertura (expresada en porcentaje) de los árboles del dosel con respecto al sitio fotografiado; y el índice de área foliar (LAI, por sus siglas en inglés), que es una medida del área total de las hojas sobre el área de suelo que cubren.

1.3 Los Procesos Fotosintéticos

Las Reacciones Fotosintéticas

La fotosíntesis es un proceso mediante el cual la energía lumínica es absorbida y convertida a energía química almacenada en enlaces. Las reacciones que se llevan a cabo en la fotosíntesis comprenden procesos *fotoquímicos* dependientes de la luz, procesos *enzimáticos* que no requieren de radiación y procesos de *difusión* en los cuales se intercambia CO_2 y O_2 entre los cloroplastos y el ambiente (Larcher 1995).

Las reacciones fotoquímicas tienen lugar en las membranas internas de los cloroplastos donde se encuentran embebidas dos unidades funcionales llamadas *fotosistemas I y II (PS)*. Los fotosistemas procesan energía e información proveniente de la luz. Hay tres funciones básicas de un PS: la *recepción* de luz, la *transducción* de la energía y la *respuesta* metabólica (Fig. 1.1, Hart 1988).

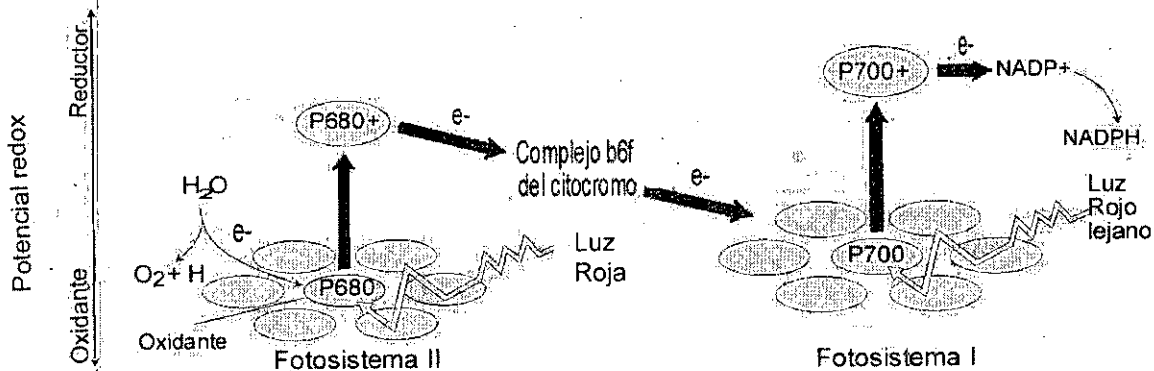
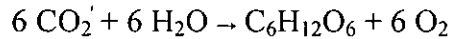


Fig. 1.1 Esquema de funcionamiento de los fotosistemas I y II (PS), ambos PS absorben diferentes longitudes de onda de la luz. Al captar la luz roja, se produce la fotólisis del agua en el PS II, mientras que en el PS I se produce un reductor que transforma al NADP en NADPH (Tomado de Taiz y Zeiger 1998).

El proceso fotosintético comienza cuando un fotón es atrapado por un complejo antena que posee varios pigmentos. La energía del fotón es transferida por resonancia de una molécula a otra y finalmente a un centro de reacción que contiene una molécula de clorofila *a*. Un sistema de reacción diferente funciona para cada uno de los fotosistemas. El PS I reduce NADP a NADPH tomando el hidrógeno del agua. El PS II sintetiza ATP liberando oxígeno molecular en el proceso. Los dos fotosistemas están conectados por una serie de moléculas que actúan como acarreadores de electrones. Las reacciones que llevan a cabo en

conjunto son: la fotólisis del agua, el flujo de electrones y el almacenamiento de energía mediante el acoplamiento de la síntesis de ATP y NADPH. La energía obtenida se utiliza principalmente para transformar el CO₂ en un fotosintato (Benzing 1990).

El balance químico de la fotosíntesis está dado por la reacción de Hill:



El Ciclo de Calvin, acoplado a la producción de ATP y NADPH, es el responsable de la reducción del CO₂. El ciclo incluye los siguientes procesos: la *carboxilación* de la enzima aceptora de CO₂, la ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa-oxigenasa (RUBISCO), formando dos moléculas de 3-fosfoglicerato; la *reducción* del 3-fosfoglicerato, formando aldehído 3-fosfato, un carbohidrato; la *regeneración* de la RUBISCO a partir de gliceraldehído 3-fosfato (Taiz y Zeiger 1998).

Los Pigmentos Fotosintéticos

La absorción de la luz visible depende principalmente de los pigmentos fotosintéticos. Estos pigmentos comprenden principalmente a diversos tipos de clorofilas y carotenoides cuyos picos de absorción son variables dentro del espectro de radiación fotosintéticamente activa y cuya acción conjunta permite abarcar una gama mayor de longitudes de onda (Hart 1988, Frank y Cogdell 1993, Lee *et al.* 2000). Los pigmentos se encuentran asociados en los complejos antena de cada fotosistema. El PS II generalmente es rico en varios tipos de clorofilas y en xantofilas, el PS I es rico en clorofila *a* y carotenos (Young 1993a).

La cantidad y variedad de pigmentos puede ser muy diverso en las plantas dependiendo de factores genéticos y ambientales. El aparato fotosintético responde a los cambios en la cantidad y calidad de luz con cambios en los complejos antena de ambos fotosistemas y en la cantidad de acarreadores de electrones (Anderson *et al.* 1988).

Cuando la RFA es limitante, ésta debe ser capturada y utilizada con una eficiencia máxima (Björkman y Demming-Adams 1995). Las plantas que se encuentran creciendo en condiciones sombreadas suelen poseer mayor concentración de clorofila por unidad de área o de peso, lo cual permite mayor eficiencia en la captación de luz (Nobel y Hartsock, 1983, Adams *et al.* 1987, Young 1993b, Benzing 1990, Brooks *et al.* 1994). La razón de clorofila *a/b* suele ser menor en plantas de sombra debido al aumento en clorofila *b*, un pigmento útil

para la captación de luz en la penumbra (Benzing 1990, Brooks *et al.* 1994, Taiz y Zeiger 1998, Lee *et al.* 2000). Las variaciones en los pigmentos posiblemente se encuentran asociadas a modulaciones en la estequiometría del PS I, PS II y el número de moléculas de pigmentos asociados con cada centro de reacción (Anderson 1988, Niyogi 1999). En la sombra se observa un aumento en el complejo asociado al PS II y una disminución del PS I (Niyogi 1999).

Por otro lado, cuando se presenta un exceso de RFA, se puede presentar una sobreexcitación de los centros de reacción fotosintéticos, lo cual puede derivar en la fotoinhibición. El grado de fotoinhibición depende de la luz en la que se haya desarrollado la planta, el tiempo de exposición, la capacidad de reparación y la presencia de otros factores limitantes como es el agua (Osmond y Chow 1988). Dentro de los mecanismos que previenen la fotoinhibición se encuentran los cambios en la intercepción de luz, cambios en la capacidad fotosintética y la disipación del exceso de energía (Björkman y Demming-Adams 1995). Los carotenos protegen a la planta del exceso de luz disipándola en forma de calor y eliminando agentes oxidantes que se forman al no ser aprovechado el oxígeno. Por esta función protectora, los carotenos suelen encontrarse en mayor concentración en plantas expuestas a altos niveles de radiación (Young 1993b).

El Metabolismo Ácido de las Crasuláceas

El metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) se encuentra ampliamente representado en plantas superiores distribuidas en zonas semiáridas, subtropicales y tropicales; en hábitats marcados por déficits hídricos recurrentes (Medina *et al.* 1989). Dentro de las selvas tropicales, el ambiente epífita es uno de los más secos. Un estudio en la isla de Barro Colorado, Panamá demostró que el 25% de las epífitas presentaban metabolismo CAM (Zotz y Ziegler 1997). Las epífitas con fotosíntesis CAM pertenecen principalmente a las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Cactaceae. El 69% de los individuos estudiados de la familia Bromeliaceae presentan esta vía metabólica (Martin 1994).

El metabolismo CAM es una propiedad de las células de tejidos fotosintéticos que se refiere a la habilidad de las células del clorénquima para acoplar la asimilación del CO₂ en la oscuridad con las reacciones fotosintéticas (Fig.1.2, Osmond 1978). Este proceso es

homólogo al metabolismo C_4 en el hecho de que el CO_2 es fijado en compuestos de cuatro carbonos; la diferencia radica en que las plantas CAM separan temporalmente el proceso de asimilación de CO_2 de las reacciones fotosintéticas, mientras que en las plantas C_4 la separación es espacial. Estas vías alternas evolucionaron como respuesta a la escasez de agua y CO_2 (Osmond 1978, Cockburn 1985, Medina 1989, Cushman y Bohnert 1999), así como una estrategia para disminuir la fotorrespiración causada por la doble actividad catalítica de la enzima ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa-oxigenasa (RUBISCO; Leegood 1993).

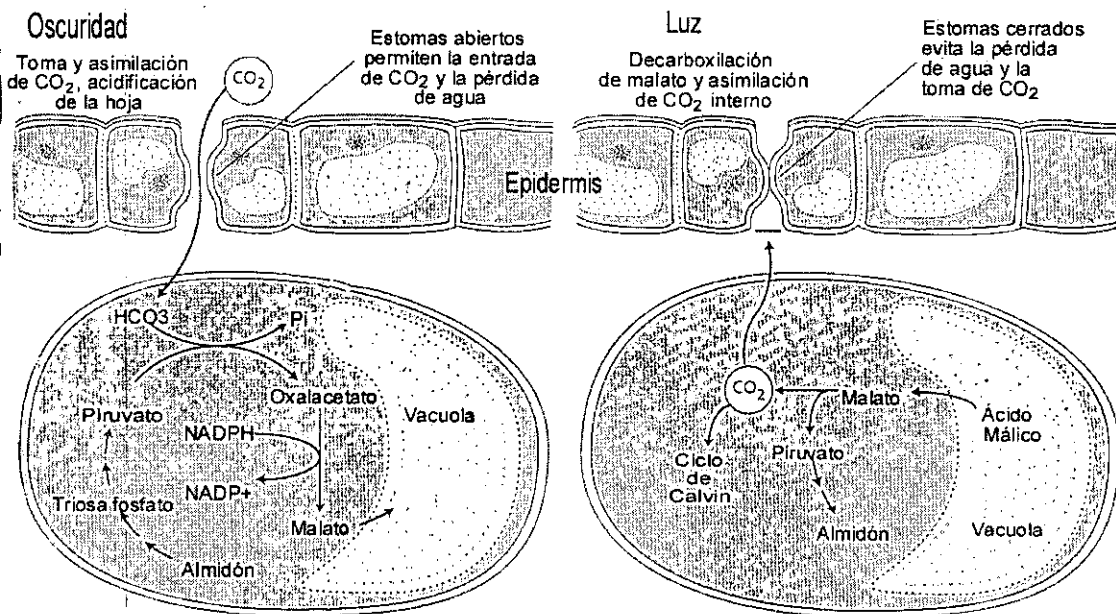


Fig. 1.2. Representación de procesos fisiológicos diurnos y nocturnos en células con un metabolismo ácido de las crasuláceas (Tomado de Taiz y Zeiger 1998).

La vía CAM consiste en la fijación nocturna de CO_2 del aire por órganos fotosintéticos en una reacción catalizada por la enzima fosfo-enol-piruvato carboxilasa (PEPC). El CO_2 fijado es acumulado en forma de ácido málico en la vacuola de la célula. Durante el día el ácido málico es transportado de nuevo al citoplasma donde es descarboxilado enzimáticamente y el CO_2 es liberado e incorporado a carbohidratos a través del ciclo de Calvin en el interior de los cloroplastos (Medina 1989).

Se han distinguido cuatro fases de la fotosíntesis CAM que se llevan a cabo en ciclos circadianos (Fig.1.3). La fase I se lleva a cabo durante la noche y consiste en la asimilación del CO₂ atmosférico o respiratorio en oxalacetato (OAA) por medio de la PEPC. El OAA se reduce a malato por medio de la nicotinamida adenina dinucleótido fosfato-malato deshidrogenasa y es almacenado en la vacuola. En la fase II, al amanecer, la PEPC y la RUBISCO se encuentran activas, en este momento se observa un pico de absorción de CO₂, antes del cierre de los estomas. Durante la mayor parte del día, en la fase III, los estomas se

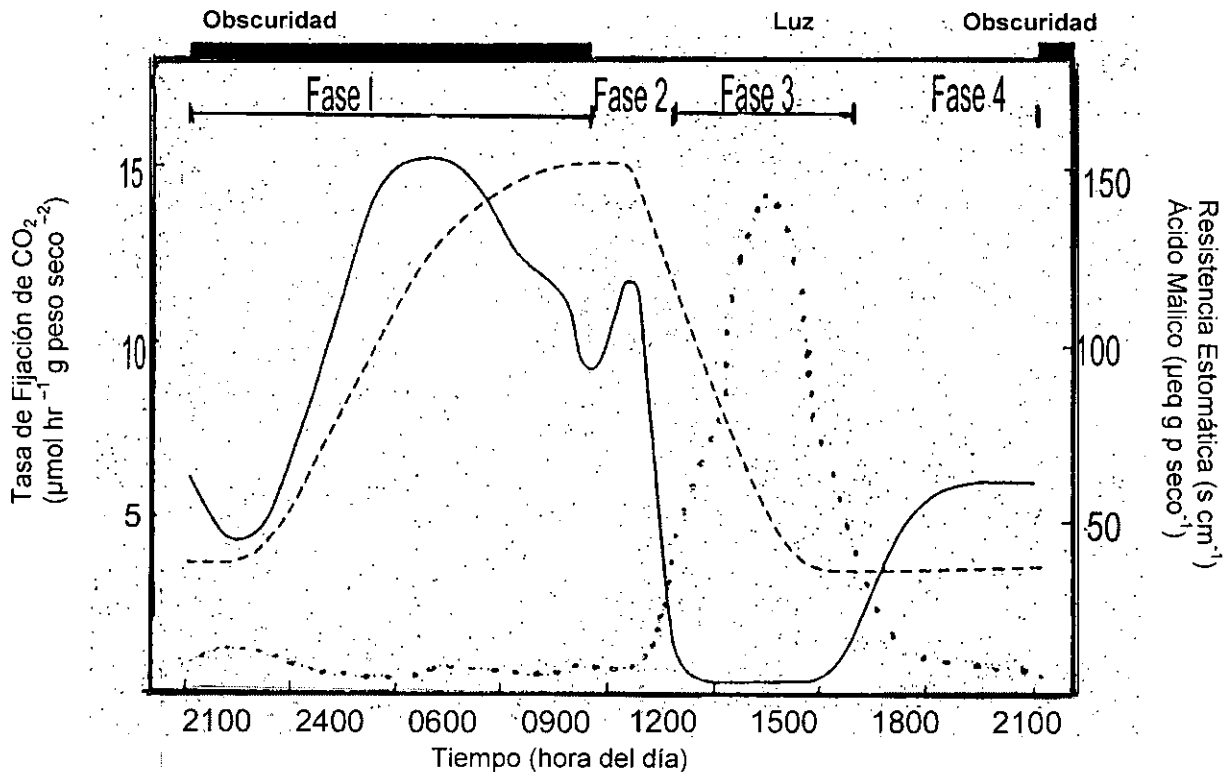


Fig. 1.3. Relación entre la tasa de fijación del CO₂, contenido de ácido málico y resistencia estomática en una planta CAM, sin déficit hídrico a lo largo de 24 horas, mostrando las cuatro fases descritas por Osmond (1978). --- contenido de ácido málico, ... resistencia estomática, ___ tasa de fijación de CO₂ (Tomado de Osmond 1978).

encuentran cerrados, la descarboxilación del malato comienza y el CO₂ liberado se fija por medio de la RUBISCO. El ciclo fotosintético de reducción del carbono incorpora los compuestos de tres carbonos liberados a los carbohidratos de reserva via glucogénesis. En la fase IV, durante la tarde, las reservas de malato se terminan, causando una baja disponibilidad de CO₂ en el interior de la célula. Lo anterior da como resultado que se abran

los estomas y se asimile el CO₂ atmosférico por medio de la RUBISCO durante las horas o minutos de luz restantes. En esta fase, la RUBISCO funciona como la carboxilasa principal, aunque la PEPC puede activarse antes del final del período de luz (Griffiths *et al.* 1990, Borland y Griffiths 1997, Cushman y Bohnert 1999).

1.4 Anatomía Foliar Externa y el Ambiente

La epidermis es la capa que separa a la planta del medio, constituyendo el vínculo entre éstos. La epidermis está encargada de la protección de la planta contra agentes externos y de la regulación de la entrada y salida de materia y energía en las hojas y otros órganos. Entre sus tipos celulares se encuentran los estomas y los tricomas. La densidad estomática y la forma y cobertura de los espacios entre las células del mesófilo, afectan la resistencia durante el intercambio de gases y pueden limitar la asimilación fotosintética; encontrándose que las plantas de sitios áridos tienden a disminuir la densidad o el tamaño de los estomas para disminuir sus tasas de transpiración (Adams III y Martin 1986a, Martin 1994, Willmer y Ficker 1996, Nomak y Martin 1997, Rôcas *et al.* 1997, Lee *et al.* 2000). La densidad y estructura de los tricomas se han relacionado con diferencias en tasas de transpiración y de fotosíntesis en miembros adultos y juveniles de una misma especie del género *Tillandsia* (Adams y Martin 1986a,b). Por estas razones el estudio de la anatomía foliar nos da elementos para comprender las diversas respuestas fotosintéticas de los organismos vegetales.

En particular, las hojas de las bromeliáceas epífitas poseen caracteres xeromórficos para mantener el agua absorbida durante los eventos de precipitación, como son: una cutícula gruesa, un mesófilo con hipodermis y clorénquima bien definidos, una densa capa de tricomas y estomas hundidos, en baja densidad, de apertura pequeña y limitados al envés (Nomak y Martin 1997, Benzing 1990).

Tricomas

Los tricomas cumplen funciones diversas en las plantas, existiendo algunos que funcionan en la excreción de desechos o de compuestos aromáticos, como defensa contra herbívoros y los que reflejan el exceso de luz (Larcher 1995, Willmer y Ficker 1996, Lüttge

1986, Nomak y Martin 1997, Pérez-Estrada *et al.* 2000). Se piensa que además de todas estas funciones, los tricomas pueden disminuir la pérdida de agua al aumentar la resistencia de la capa límite de la hoja (Willmer y Fricker 1996).

Se ha visto que en plantas CAM, las altas temperaturas aumentan la tasa de fotorrespiración y reducen el transporte de electrones, causando una disminución en la tasa de asimilación (Farquhar y Sharkey 1982). Al no poder utilizar la transpiración diurna para regular la temperatura, las plantas CAM tienen que recurrir a otros medios entre los cuales probablemente se encuentra la protección por medio de tricomas.

En las bromeliáceas epífitas los tricomas foliares tienen un papel importante en la nutrición y la protección contra el ambiente. Estudios realizados por Lüttge *et al.* (1986) han comprobado que los tricomas de algunas bromeliáceas son una barrera que refleja hasta un 46% de la luz que llega a las hojas evitando la fotoinhibición a la que podrían ser muy susceptibles cuando el agua y la toma de CO₂ es escasa. Los tricomas o escamas generalmente cubren a los estomas posiblemente para crear un microambiente favorable para éstos.

La gran cantidad de tricomas que presentan algunas bromeliáceas que se enfrentan a radiaciones altas, disminuyen su capacidad de intercambio gaseoso cuando la superficie foliar se encuentra mojada (Lüttge *et al.* 1986, Martin 1994). Esta característica podría incluso limitar su distribución (Martin 1994).

Además del papel que cumplen en el intercambio gaseoso, los tricomas de los miembros de la subfamilia Tillandsioide son importantes debido a su capacidad de absorción de nutrientes y agua (Pittendrigh 1948, Benzing 1976, Benzing y Renfrow 1980, Adams y Martin 1986b, Nyman *et al.* 1987, Brighna 1997, Calasans y Malm 1997).

En cuanto a su estructura, la escama de las bromeliáceas (Fig. 1.4) es de una sola célula de grosor, las células del disco central, del anillo y del ala se encuentran vacías. Generalmente se presentan de 3 a 5 células del domo, las cuales se encuentran vivas; éstas contienen un protoplasma denso, un núcleo grande y abundantes mitocondrias. Las células de la base o pie presentan cutina en sus paredes longitudinales, mas no en las transversales, permitiendo el libre flujo de sustancias verticalmente. Las paredes de las células del anillo poseen una alternancia de sitios delgados y gruesos, los cuales funcionan como pivotes cuando el tricoma cambia de posición para la retención de agua (Benzing 1976, Benzing 1990).

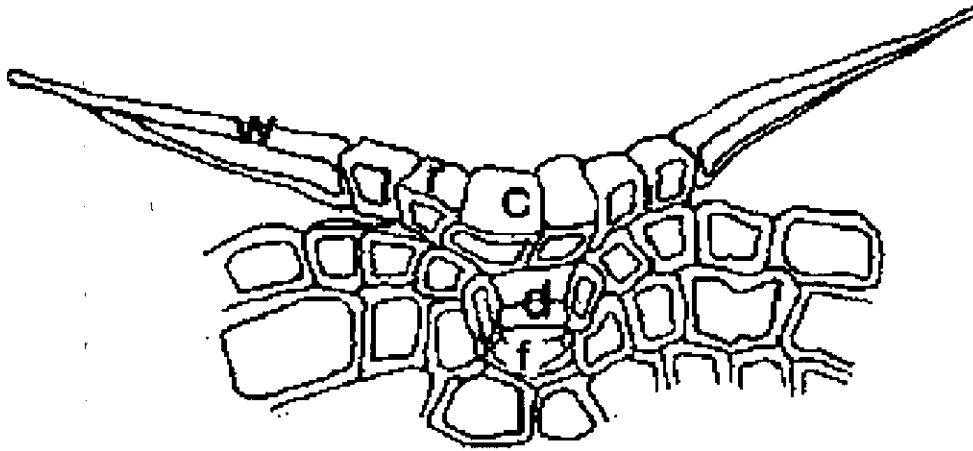


Fig. 1.4. Esquema de tricomas peltados presentes en el género *Tillandsia*. W, células aladas; r, células del anillo; c, células del disco central; d, células del domo; f, células del pie (Tomada de Nyman *et al.* 1987).

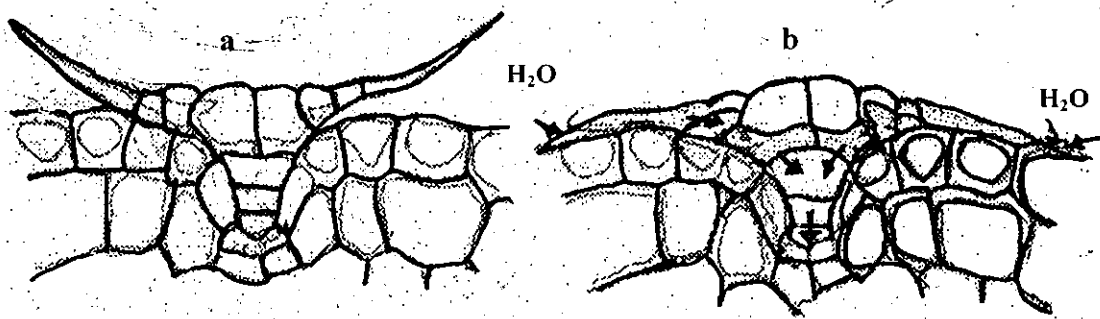


Fig. 1.5 Esquema de absorción del agua por medio de los tricomas peltados del género *Tillandsia*. (a) posición del tricoma cuando la superficie de la hoja se encuentra seca; (b) posición del tricoma cuando la superficie de la hoja se encuentra mojada, las flechas señalan que el agua penetra desde las células aladas siguiendo por las células del anillo y las del disco central hasta ingresar por las células del domo y las del pie, las cuales están vivas (tomada de Benzing 1976).

La absorción de agua por medio de las células del domo, se da como resultado de cambios en la forma del tricoma. Cuando la hoja se encuentra seca los tricomas exhiben una forma de copa, con las células muertas de las capas exteriores alargadas (Fig. 1.5a). Al mojarse la superficie de las hojas las células vacías de los tricomas rápidamente absorben el agua por capilaridad, las células externas se aplastan sobre la superficie de las células epidérmicas adyacentes (Fig. 1.5b). Toda la entrada de agua a la planta sigue la ruta de las células aladas, células del anillo y células del disco central hacia las células del domo y las células basales, ambas vivas (Nyman *et al.* 1987). Se reconoce que la incorporación de

nutrientes a la planta se da por medio de las células del domo y del pie (Nyman *et al.* 1987) pero los mecanismos metabólicos y de transporte no han sido estudiados.

Estomas

Los estomas cumplen la función de regular la pérdida agua y llevar a cabo el intercambio gaseoso de la planta (Jones 1999). Sus movimientos proveen a la planta la oportunidad de cambiar la presión parcial de CO₂ en el interior de la hoja y de regular la transpiración, la cual contribuye a cambios de temperatura y potencial hídrico al interior de la planta (Farquhar y Sharkey 1982).

Las células estomáticas se encuentran relativamente aisladas de sus vecinas en la epidermis ya que sólo las sostienen las paredes dorsales y no hay plasmodesmos que las comuniquen; gracias a esto son muy sensibles a los cambios ambientales. Dentro de la gama de estímulos a los que responden se encuentra la luz, la concentración de CO₂, la temperatura y probablemente los gradientes de humedad atmosféricos (Willmer y Fricker 1996). Al captar y procesar estos estímulos del exterior e interior de la planta, los estomas sufren cambios de turgencia que producen el cierre o la apertura del poro: La respuesta diferencial a los mismos estímulos está determinada por estrategias de eficiencia de uso de agua de las plantas, algunas de las cuales toleran pérdidas mayores de agua y mantienen alta su disponibilidad interna de CO₂, mientras que otras tienden a evitar la pérdida de agua, aún sacrificando momentáneamente la disponibilidad de CO₂ (Assman 1988).

En las plantas CAM la actividad de los estomas es más limitada, ya que la apertura de los estomas se da casi exclusivamente en la noche, cuando el gradiente de presión de vapor entre el ambiente y el interior de la hoja es menor y, por lo tanto, las pérdidas de agua por evapotranspiración disminuyen (Lösch y Schulze 1995). Se ha señalado que el principal factor que regula la apertura de los estomas es la concentración interna de CO₂, la cual sufre oscilaciones grandes al ser liberado el CO₂ de los compuestos de cuatro carbonos en la mañana, o al ser consumido casi en su totalidad al atardecer (Farquhar y Sharkey 1982, Assman 1988, Griffiths *et al.* 1990). La conductividad estomática también es variable en el transcurso de la noche y ha sido correlacionada con la humedad y la temperatura ambiental en bromeliáceas tipo CAM (Griffiths *et al.* 1986).

1.5 Ángulos de Inclinación Foliar y Orientación de las Plantas

La arquitectura de la vegetación afecta el intercambio de materia y energía entre la planta y el ambiente y nos revela la estrategia por medio de la cual el organismo se adapta o adecua a factores físicos, químicos y bióticos (Norman y Campbell 1989). Dentro del estudio de la arquitectura vegetal se incluyen mediciones de la forma, el tamaño, la geometría y la estructura externa de la planta. El estudio cuantitativo de la estructura vegetal es llamado *fitometría* (Ross 1981). La fitometría tiene como objetivo analizar las características vegetales que influyen en la captación de energía lumínica y en su eficiencia en el uso del agua, así como comprender las limitaciones en la forma dadas por características genéticas y del desarrollo vegetal (Ross *op. cit.*).

La cuantificación de la inclinación y la orientación de los órganos fotosintéticos nos permiten elucidar modelos de captación de luz. Se han realizado diversos estudios, la mayoría en plantas de interés comercial, en los cuales se observa que las hojas que poseen ángulos de inclinación menores (que tienden a la horizontalidad) presentan una mayor captación de luz, mayores temperaturas foliares y menor eficiencia en uso de agua (Yu y Berg 1994, Ryel y Beyschlag 1995, Valladares y Pearcy 1997, Myers *et al.* 1997). La orientación y la posición en el dosel también afecta la captación de luz, así como las temperaturas foliares (Gamon y Pearcy 1989, Cano-Santana *et al.* 1992).

Existen diversos estudios que evalúan el efecto de la inclinación y orientación preferencial en las cactáceas desérticas. Diferentes modelos o mediciones han servido para demostrar que la orientación de un cladodio o del tallo de una columnar la lleva a tener una recepción de luz diferencial a lo largo del año, observándose patrones locales recurrentes que permiten generalmente una mayor captación de luz durante los meses de crecimiento (Nobel 1978, 1981, Cano-Santana *et al.* 1992, Zavala-Hurtado *et al.* 1998). A su vez, las plantas expuestas a altas radiaciones presentan mayor recurrencia de cladodios verticales que permiten la evasión de los rayos solares a medio día cuando la incidencia lumínica y la temperatura es mayor (Nobel *op. cit.*, Cano-Santana *et al. op. cit.*).

3. OBJETIVO GENERAL

Cuantificar las respuestas fotosintéticas y anatómicas ante cambios estacionales en la disponibilidad de agua y de luz en seis especies epífitas del género *Tillandsia* que habitan en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.

OBJETIVOS PARTICULARES

Caracterizar el ambiente lumínico en diferentes alturas de la selva baja y cuantificar en este ambiente la variación estacional de la actividad fotosintética (evaluada como acumulación de ácido málico), la concentración de clorofila *a*, clorofila *b* y carotenos.

Cuantificar el porcentaje de cobertura, densidad y el tamaño de tricomas, y la densidad y tamaño de estomas en dos sitios contrastantes de luz dentro de la comunidad estudiada.

Cuantificar la cantidad de luz que es potencialmente interceptada en cada una de las especies debido a la orientación de la planta y sus ángulos foliares.

4. HIPÓTESIS

La actividad fotosintética aumentará durante la estación de lluvias debido al aumento en la disponibilidad de agua y nutrientes, aún cuando la luz sea menor.

Durante la estación de lluvias aumentará la concentración de clorofila en respuesta a la mayor disponibilidad de nutrientes y agua, así como la menor disponibilidad de luz.

La concentración de carotenos será mayor durante la sequía ya que la incidencia de luz sobre las plantas es mayor.

La razón de clorofila *a/b* disminuirá durante la estación de lluvias en respuesta a la baja incidencia de luz.

Las especies con una estrategia atmosférica presentarán mayor densidad de tricomas para absorber agua y nutrientes.

Las plantas con mayor incidencia de luz presentarán una mayor densidad de tricomas y una menor densidad de estomas ya que son más propensas a la desecación.

Los ángulos foliares se relacionarán con las preferencias lumínicas de las plantas, siendo que las especies que suelen estar más expuestas, por el estrato en el que se localizan, presentarán ángulos menores y las que prefieren sitios sombreados presentarán ángulos mayores.

La orientación preferencial evadirá la máxima captación de luz durante los meses más secos para evitar el aumento de la temperatura de la planta y la fotoinhibición.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Sitio de estudio

Como sitio de estudio se seleccionó la selva baja caducifolia (Rzedowski 1987) de la Estación Biológica de Chamela localizada en la costa del Pacífico de México a 19°30' N, 105°03' W. El sitio cuenta con 1,120 especies vasculares pertenecientes a 544 géneros y 124 familias (Lott 1993). La familia Bromeliaceae está representada por 27 especies, 16 de ellas pertenecientes al género *Tillandsia* y de hábito epífita (Lott 1993).

La estacionalidad del sitio lo hace interesante para el estudio de la respuesta de la actividad fotosintética de las epífitas en ambientes contrastantes de luz y disponibilidad de agua. La localidad presenta una marcada estación de lluvias que comprende los meses de julio a octubre y durante la cual cae aproximadamente el 80% de la precipitación anual (Bullock, 1986). El promedio de precipitación del año en el cual se realizó la colecta fue de 1162 mm (Fig. 5.1) valor por encima del promedio de 748 mm, calculado por Bullock (1986) utilizando los datos de ocho años consecutivos (1977-1984).

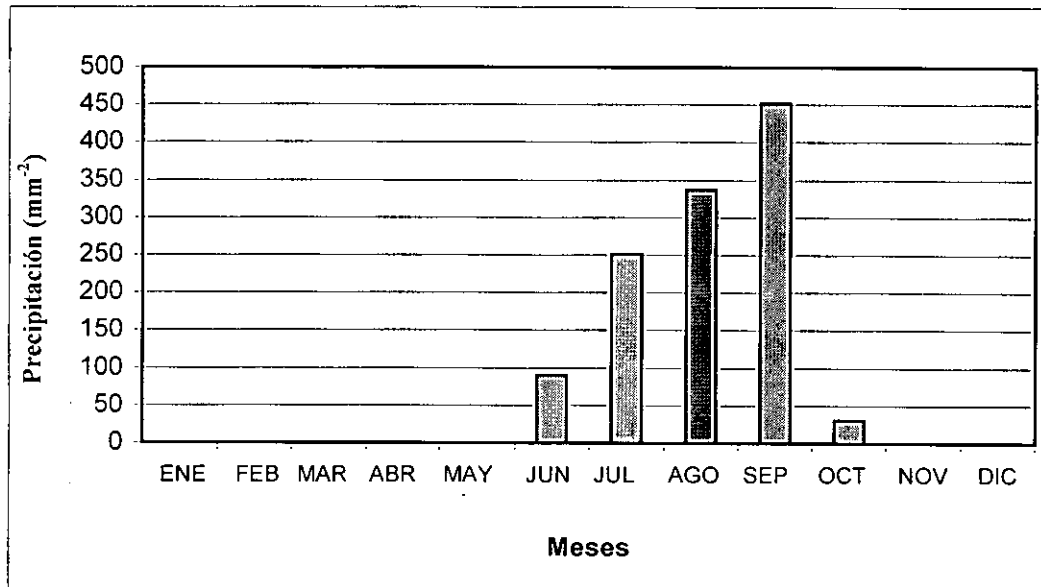


Fig.5.1 Precipitación mensual en 1999 para la Estación Biológica de Chamela (datos generados en la estación climática de la Estación Biológica de Chamela, Jal.)

Durante la estación de sequía los árboles pierden sus hojas cambiando drásticamente el ambiente lumínico de las bromeliáceas, las cuales presentan hábitos perennes. Barradas (1991) calculó valores de transmitancia de radiación fotosintéticamente activa en ambas estaciones y encontró que en la época de lluvias los valores eran del 92% a 10 m de altura, 26% a 5 m y 19% a 0.2 m; mientras que en sequía la transmitancia fue de 75% y 46% a 5 m y 0.2 m respectivamente.

La temperatura promedio anual es de 24.9°C, con temperaturas mínimas en febrero (14.8°C) y máximas de junio a septiembre (31.7-32.0°C).

El rocío parece ser un factor importante para la adquisición del agua en plantas que presentan hojas durante sequía. El 25% de los días del año presentan rocío distribuyéndose en meses fríos y poco nublados como los de principios de sequía. El sitio utilizado en la colecta presentó altos valores de rocío comparado con otros sitios alrededor de la Estación Biológica de Chamela, debido a que éste sitio está frecuentemente expuesto a vientos húmedos (Barradas y Glez-Medellín 1999).

5.2 Especies Estudiadas

Tillandsia bartramii Elliott. Epífita 18-35 cm de altura. Flores rosadas o moradas, período de floración en el mes de mayo (Lott, 1993).

Tillandsia drepanoclada Baker. Epífita 1m de altura cuando en floración. Flores moradas o blancas, período de floración, todo el año (Ramírez com. per.).

Tillandsia fasciculata Sw. var. *venosispica* Mez. Epífita de 40 a 60 cm de altura. Flores verdes, época de floración de agosto a diciembre (Lott, 1993).

Tillandsia ionantha Planch. Epífita de 4 a 10 cm de altura en floración. Flores moradas, época de floración de mayo a julio (Lott, 1993).

Tillandsia pseudobaileyi C.S. Gardner. Epífita. Flores moradas, período de floración en mayo (Lott, 1993).

Tillandsia schiedeana Steudel. Epífita de 9 a 20 cm de altura. Flores rosadas, floración los meses de marzo a julio (Lott, 1993).

El sitio de estudio en la selva baja caducifolia fue elegido por presentar una gran abundancia de epífitas. Dentro de las especies estudiadas *Tillandsia bartramii*, *T. ionantha*, *T. pseudobaileyi* y *T. schiedeana* (Fig.5.2) son epífitas que presentan claramente un hábito atmosférico, *T. drepanoclada* (Fig.5.2), es una epífita de tipo tanque, y *T. fasciculata* (Fig.5.2), presenta un tanque somero y es clasificada por Pittendrigh (1948) como intermedia tanque-atmosférica; sin embargo, existe gran diferencia entre la morfología de los tanques de las subespecies, observándose en los individuos de Chamela (var. *venosispica*), una frecuente acumulación de agua en el tanque, e incluso la invasión de raíces al interior del tanque. Las especies se encuentran ocupando diversos estratos, encontrando a *T. bartramii*, *T. fasciculata* y *T. drepanoclada* en sitios más expuestos. La altura promedio de los árboles del sitio es de aproximadamente 9 m.



Tillandsia bartramii



Tillandsia drepanoclada

Fig. 5.2 Fotografías de las especies, *T. bartramii*, *T. drepanoclada*, *T. fasciculata*, *T. ionantha*, *T. pseudobaleyi* y *T. schiedeana*. Fotografías proporcionadas por Sachman, exceptuando la fotografía de *T. ionantha* por Manhart.



Tillandsia fasciculata



Tillandsia ionantha

Continuación fig. 5.2...



Tillandsia pseudobaileyi



Tillandsia schiedeana

Continuación fig. 5.2...

5.3 Desarrollo Experimental

5.3.1 Caracterización del Ambiente Lumínico

Con el fin de caracterizar los ambientes lumínicos dentro del sitio de estudio, se tomaron fotos hemisféricas utilizando una cámara digital NIKON COOLPIX 950 con un lente gran angular ojo de pescado FC-E8. Se seleccionaron diferentes alturas correspondientes a algunos individuos utilizados en las colectas tratando de representar ambientes cuyas características fisonómicas eran diferentes entre sí, como son, lugares donde abundaban árboles de troncos estrechos y con poca altura y lugares con árboles de troncos anchos que alcanzaban mayores alturas. Los sitios caracterizados se presentan en la tabla 5.1. Cada uno de estos sitios se fotografió durante cada una de las estaciones, el 17 de septiembre, para ejemplificar el período de lluvias y el 18 de febrero, cuando los árboles habían perdido sus hojas, para ejemplificar el período de sequía.

Tabla 5.1. Descripción de los sitios caracterizados por medio de la fotografía hemisférica y las alturas utilizadas.

Sitio	Foto	Altura (m)	Características
1	1	1.15	árboles con altura alrededor de los 5 m, troncos delgados (≈ 15 cm), copas dispersas y con poca cobertura, gran diversidad de árboles; abundancia de <i>T. pseudobaileyi</i> , <i>T. ionantha</i> , <i>T. fasciculata</i> , <i>T. schiedeana</i> y <i>T. bartramii</i> .
	2	1.57	
	3	1.94	
	4	3.5	
	5	3.6	
2	6	3.6	Sitio que recibe la influencia principalmente de un árbol de altura aproximada de 10 m, tronco ancho (≈ 70 cm), copa extendida, hojas compuestas; abundancia de <i>T. drepanoclada</i> y <i>T. ionantha</i> , <i>T. bartramii</i> y <i>T. fasciculata</i> .
	7	4.8	
	8	4.8	
Dosel	9	≈ 9	Fotografía tomada por encima del dosel para realizar cálculos de la luz que llega al sitio cuando no hay obstrucciones.

Las fotos se tomaron al amanecer o al atardecer para evitar que el sol estuviera visible en el horizonte y creara reflejos que impidieran el contraste entre el follaje y el cielo

abierto en la fotografía. Para los lugares más altos se utilizó un monopie para levantar la cámara y un sistema de balanceo para asegurar su posición horizontal. Las fotos se tomaron asegurándose que la cámara estuviera correctamente orientada con una brújula para que al observar la imagen en la computadora el norte estuviera siempre en la parte superior de la pantalla, permitiendo la clasificación de la orientación de la imagen.

Las imágenes se cargaron en una computadora y se procesaron con la ayuda del programa Hemiview 2.1 Canopy Analysis Software (Delta T Devices, Cambridge, U.K.). Dentro del programa se clasificó qué parte de la imagen correspondía a cielo abierto y cuál a hojas y ramas. Con esta clasificación y datos de la ubicación geográfica, fecha de la fotografía y la inclinación de la superficie que recibe la luz (utilizándose una superficie horizontal para los cálculos efectuados), el programa calculó la radiación fotosintéticamente activa (RFA; 400-700 nm) que recibe cada punto fotografiado durante el día y el año. Los cálculos se basan en la ubicación del Sol, el ángulo de las hojas y la ubicación de las obstrucciones (ramas y hojas).

Dentro de los valores obtenidos, en este estudio se utilizaron: cálculos de luz directa y de luz difusa ($\text{mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), cálculos de la radiación promedio correspondiente a cada mes ($\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) e índice de área foliar (LAI; el cual toma en cuenta no sólo el área de las hojas, sino también de troncos y ramas). Para efectuar un seguimiento de la radiación directa anual se calculó la radiación recibida en cada mes utilizando las fotografías tomadas en septiembre para calcular la luz con hojas durante junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre (durante los cuales se conservan la mayoría de las hojas en el dosel), y las fotografías tomadas en febrero para el cálculo de los meses restantes.

Los programas de análisis de fotografías hemisféricas fueron diseñados para llevar a cabo estudios de ambientes lumínicos a gran escala, permitiendo una correlación de la fisiología vegetal con condiciones lumínicas que pueden calcularse para días, semanas o meses (Becker *et al.* 1989). Este método facilita la caracterización de ambientes lumínicos, siendo más fácil, rápida y menos costosa la obtención de fotografías que permiten una extrapolación a condiciones lumínicas posteriores, que la medición de estas condiciones por medio de sensores de radiación fotosintéticamente activa (RFA; Rich *et al.* 1993). Esta técnica también presenta la ventaja de poder relacionar las condiciones lumínicas cambiantes directamente con la geometría del dosel y el recorrido anual del sol (Chazdon y Field 1987, Rich *et al. op. cit.*). Sin embargo, el método presenta limitaciones, realizándose

los cálculos de radiación con supuestos que simplifican los cálculos pero que pueden subestimar o sobreestimar los valores de radiación; como son la utilización de modelos que no toman en cuenta la presencia de nubes con mayor abundancia en ciertas épocas del año, sobreestimando la radiación en días nublados (Chazdon y Field *op. cit.*, Ackerly y Bazzaz 1995). El programa de análisis tampoco toma en cuenta la transmisión de luz que puede haber a través de las hojas o la luz que puede reflejarse de superficies como troncos o del mismo suelo (Becker *et al. op. cit.*, Rich 1989). Aún con estas limitaciones, estudios comparativos han demostrado que existe una buena correlación entre los valores de luz obtenidos en un sitio utilizando sensores de RFA y fotografías hemisféricas; los datos obtenidos de las fotografías hemisféricas son aún más confiables cuando el estudio pretende comparar diversos sitios dentro de una localidad, siendo similares los errores de los cálculos para todos sitios (Chazdon y Field *op. cit.*, Becker *et al. op. cit.*, Rich *et al. op. cit.*, Oberbauer y Noudali 1998). A su vez, el método permite comparar la radiación lumínica que llega a hojas que presentan diferentes orientaciones e inclinaciones, con sólo incluir el ángulo de inclinación y orientación deseado en el programa, conservándose las mismas proporciones de luz disponible para cada inclinación, que cuando éstas mediciones se realizan con sensores de RFA (Oberbauer y Noudali *op. cit.*). La fotografía hemisférica es hoy en día una herramienta común en muchos estudios ecofisiológicos, existiendo generalmente una calibración de los datos obtenidos (utilizando sensores de RFA) cuando los trabajos pretenden evaluar aspectos finos del aprovechamiento de carbono a partir de RFA (Chazdon 1986, Chazdon *et al.* 1996), y los datos sin calibración alguna cuando se pretende describir ambientes lumínicos a manera de referencia (Clark *et al.* 1996, Zotz y Andrade 1997).

En el caso de Chamela, Jal., la nubosidad es abundante durante los meses de la estación húmeda (Bullock 1986), causando un decremento de la radiación que llega a la localidad (Barradas 1991). La presencia de líquenes en los troncos, les dan una apariencia blanca-grisácea, reflejando gran cantidad de luz durante la sequía, la cual puede contribuir a la subestimación de la luz presente en la localidad. La gran abundancia de leguminosas, cuyas hojas presentan movimientos heliotrópicos, puede a su vez introducir errores en los cálculos derivados de una fotografía estática que representa la estructura del dosel a una hora del día y en una época particular.

5.3.2 Extracción y Cuantificación de Pigmentos Fotosintéticos

La extracción de pigmentos fotosintéticos se llevó a cabo tomando secciones del primer tercio proximal de hojas saludables de cada especie (Fig.5.3). Se tomaron tres hojas en las primeras dos colectas, junio y julio, y seis en las dos subsecuentes, septiembre y febrero. Las colectas se programaron para cuantificar la concentración de pigmentos durante el final de sequía (junio), principio de lluvias (julio), pico o finales de lluvias (septiembre) y principios de sequía (febrero).

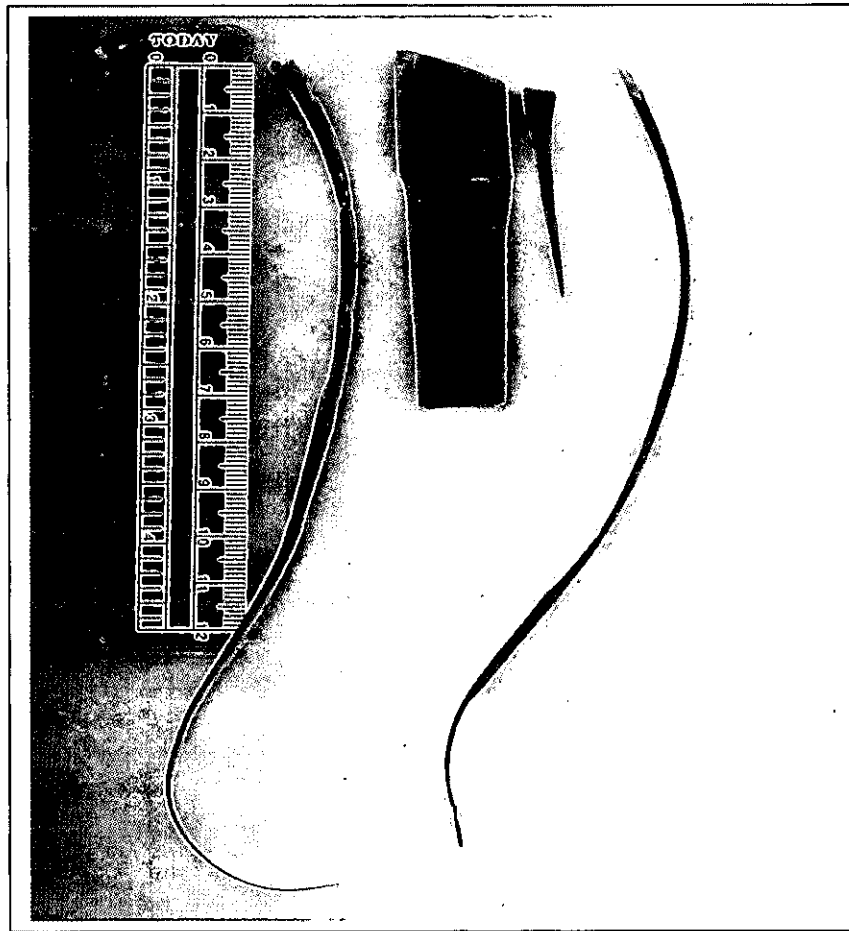


Fig. 5.3. Secciones de hojas ejemplificando las utilizadas para los análisis fisiológicos y anatómicos, de izquierda a derecha *T. schiedeana*, *T. drepanoclada*, *T. ionantha* y *T. bartramii*.

Las muestras se tomaron siempre en la misma hora de la tarde (17:00), y se transportaron al laboratorio de campo en bolsas negras dentro de hieleras, con el fin de evitar la destrucción de los pigmentos por luz o calor. En el laboratorio de campo las

muestras se almacenaron en nitrógeno líquido para su posterior procesamiento al arribar al Laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento, en el Instituto de Ecología de Ciudad Universitaria.

Para la extracción de clorofilas y carotenos se utilizó una modificación del método de Hendry y Grime (1993). Se tomó una sección del primer tercio de las hojas con ayuda de un sacabocados y se midió el área foliar con un medidor de área (Delta T, Cambridge, U.K.). Se le agregó a la muestra 10 ml de acetona amoniaca. Se cortó la muestra en secciones pequeñas y se molió con un mortero y un homogenizador hasta conseguir la destrucción del tejido, utilizando una cama de hielo para evitar el aumento en la temperatura. El extracto obtenido se centrifugó a 3000 r.p.m. durante tres minutos. Posteriormente se decantó, se midió el volumen final y se colocó en oscuridad y a baja temperatura. Se realizaron mediciones de absorbancia a 663, 645 y 480 nm en un espectrofotómetro (Perkin-Elmer Lambda 37 UV/VIS) con la finalidad de cuantificar la concentración de clorofila *a*, clorofila *b* y carotenos, y a 710 nm para realizar una corrección de las lecturas.

Los cálculos para obtener la concentración de clorofilas y carotenoides fueron los siguientes (Hendry y Grime 1993, modificado según Sortibrán 1999):

$$\text{Clorofila } a \text{ mg} = 12.7 \times A_{663} - 2.69 \times A_{645} \times V$$

$$\text{Clorofila } b \text{ mg} = 22.9 \times A_{645} - 4.68 \times A_{663} \times V$$

$$\text{Total} = 8.02 \times A_{663} + 20.2 \times A_{645} \times V$$

$$\text{Carotenoides } \mu\text{mol por unidad de área} = \frac{(A_{480} + 0.114 \times A_{663} - 0.638 \times A_{645}) \times V \times 10^3}{112.5 \times \text{unidad de área}}$$

Donde: V es el volumen del extracto

A480, A663 y A645 son los valores de la absorbancia tomadas en el espectrofotómetro a 480, 663 y 645 nm de longitud de onda respectivamente.

Para determinar si los cambios en la concentración de clorofila total, clorofila *a*, clorofila *b*, cociente de clorofila *a*, *b* y carotenos en las diferentes colectas y especies son significativos se realizó un análisis de varianza de dos vías (manova), teniendo como factores la especie y la época de colecta utilizando el programa STATISTICA 2000

(Statsoft, Incorporated, Tulsa, Oklahoma). Debido a que las varianzas fueron heterogéneas en las colectas, los datos de clorofila *a*, *b* y total fueron convertidos para cumplir los supuestos de la prueba. Los datos de clorofila *a* se convirtieron obteniendo la raíz cuadrada y los datos de clorofila *b* y total obteniendo el logaritmo. Las diferencias entre los promedios de cada colecta y especie se obtuvieron por medio de la prueba de Tukey. En el caso de la razón *a/b* y la concentración de carotenos, no se cumplieron los supuestos de las anovas después de diferentes transformaciones, por lo que se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon. Se realizó un análisis de regresión simple para determinar si existía una relación entre la concentración de pigmentos y las condiciones de luz determinadas por la fotografía hemisférica. Se tomó una $p \leq 0.05$ como significativa.

5.3.2 Medición de Actividad Fotosintética

Se realizaron pruebas preliminares para establecer la hora de colecta de hojas adecuada para obtener la acumulación máxima de ácido málico. La prueba consistió en el seguimiento de la acumulación y consumo de ácido málico en un individuo de las especies *T. fasciculata* y *T. pseudobaileyi*, de las 19:00 a las 10:00 h, durante el mes de junio (Fig. 5.4). En este ensayo se determinó que la colecta debía llevarse a cabo durante hora y media a partir del amanecer. La metodología utilizada para la realización de este ensayo es igual a la descrita a continuación para las colectas.

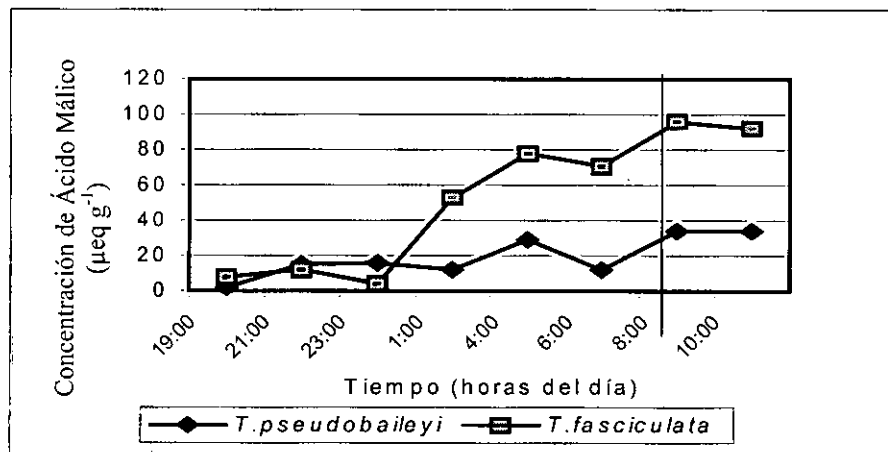


Fig. 5.4 Curva de concentración de ácido málico para las especies *T. pseudobaileyi* y *T. fasciculata*, la línea vertical marca el amanecer alrededor de las 07:15 h.

Las colectas se llevaron a cabo durante los mismos periodos muestreados para la cuantificación de pigmentos (junio, julio, septiembre y febrero). Las muestras se transportaron del sitio de estudio al laboratorio de campo en bolsas negras, dentro de hieleras; al arribar, las muestras se pesaron en un cuarto oscuro de fotografía utilizando luz de seguridad y se almacenaron en alcohol al 80 %, en frascos forrados con papel aluminio y dentro de un refrigerador. Se buscó homogeneizar el peso de las muestras, por lo que en las especies *T. fasciculata* y *T. drepanoclada*, las muestras comprendieron secciones tomadas con sacabocados del primer tercio proximal de la hoja (sección que se muestra en la fig. 5.3), mientras que en las otras especies incluyeron toda la hoja.

El procesamiento de las muestras se llevó a cabo en el laboratorio de Ciudad Universitaria, en un lapso de una semana. Las muestras se cortaron en pedazos pequeños y se pusieron a hervir casi a sequedad para eliminar el alcohol. Se añadieron 30 ml de agua destilada y esta solución se tituló utilizando NaOH al 0.01 molar hasta llegar a un pH de 7.00, utilizando un potenciómetro COLE PARMER (HI 1332) (Hartsock y Nobel, 1976).

Se determinaron los microequivalentes de ácido málico presentes en el tejido por medio de la siguiente fórmula (Ayres 1970):

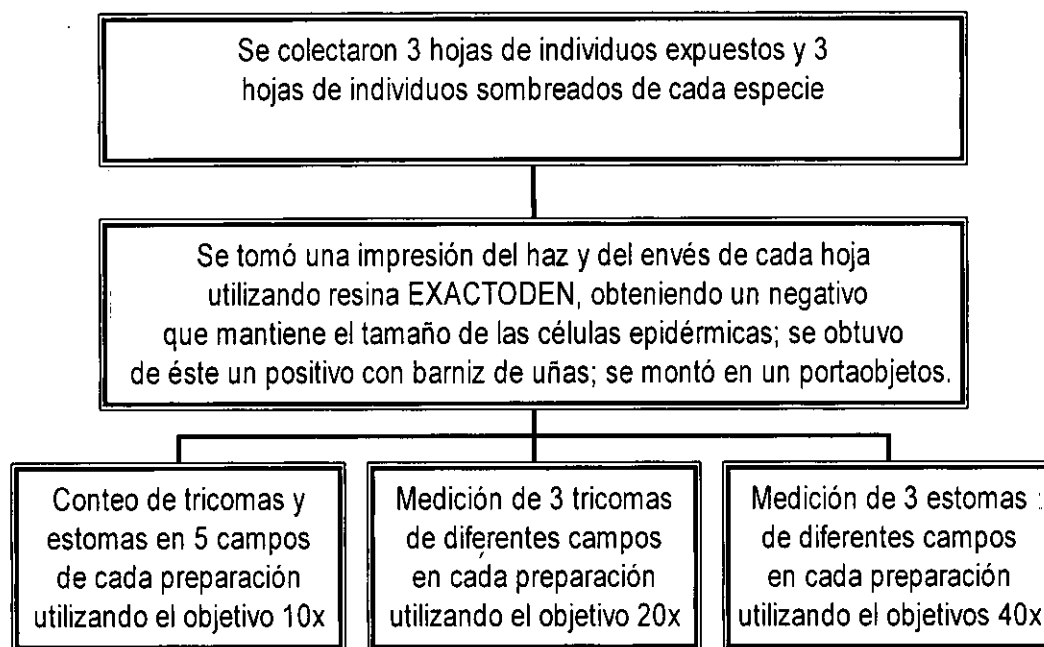
$$\mu\text{equivalentes por gramo} = \frac{\text{ml de titulante} \times \mu\text{eq del titulante}}{1000 \times \text{peso del tejido en g}} \times 10^6$$

Los datos obtenidos recibieron un tratamiento estadístico utilizando el programa STATISTICA 2000 (Statsoft, Incorporated, Tulsa, Oklahoma). Los datos obtenidos se convirtieron a su forma logarítmica para lograr la homogeneidad de varianzas, y se llevó a cabo un análisis de varianza de dos vías, para determinar si la concentración de ácido málico presentaba diferencias significativas ante los factores: especie y colecta. Las diferencias entre cada colecta y cada especie se determinaron utilizando una prueba de Tukey. Se tomó como significativa una $p \leq 0.05$.

5.3.4 Análisis Anatómico Foliar

Se midieron las siguientes características anatómicas en individuos sombreados e individuos expuestos a altas radiaciones de las seis especies: densidad de tricomas, densidad

de estomas, porcentaje de cobertura de tricomas y tamaño de estomas. El diseño experimental fue el siguiente:



Las muestras se observaron en un microscopio óptico OLIMPUS BH-2 (Japón, Tokio). Willmer y Fricker (1996) proponen la medición de índice estomático en lugar de densidad de estomas, este índice se obtiene al dividir el número de células estomáticas entre el número total de células epidérmicas; con su utilización se pretende eliminar la variación en la densidad de estomas que puede derivarse de una diferencia en el tamaño celular de las diferentes especies, y no de cambios verdaderos en la relación células epidérmicas no estomáticas y células estomáticas. En este estudio no se utilizó el índice estomático debido a que la presencia de tricomas imposibilita la observación y conteo de las células epidérmicas, y que su remoción solo puede ser parcial¹. La densidad estomática y la densidad de tricomas son las medidas utilizadas en todos los artículos de anatomía realizados con bromeliáceas (Martin 1994). En las especies *T. ionantha*, *T. drepanoclada* y *T. fasciculata* se pudo llevar a cabo una medición de células epidérmicas en pequeñas áreas rasuradas de las hojas, y se determinó que las células epidérmicas de las tres especies son de tamaños similares

¹ Para la remoción total de tricomas se llevaron a cabo métodos químicos y físicos como la aplicación de detergentes y el uso de navajas de rasurar, la remoción lograda sólo fue parcial, dejando gran cantidad o la totalidad de las células epidérmicas ocultas.

($F=50.37$, $p \leq 0.05$), validando la comparación de densidad de estomas y tricomas entre ellas. Siendo las tres especies en las cuales se llevó a cabo la medición, muy diferentes morfológicamente, puede suponerse que las especies restantes presentan también células epidérmicas de tamaño similar, aunque en éstas fue imposible medirlas. El porcentaje de cobertura de los tricomas se calculó multiplicando el promedio del área de los tricomas por su densidad. La medición del ancho y largo de estomas se realizó abarcando el largo de las células estomáticas y el ancho de éstas en la parte media del estoma.

El análisis estadístico se llevó a cabo utilizando el programa STATISTICA 2000 (Statsoft, Incorporated, Tulsa, Oklahoma). Se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon, debido a que, aún después de realizar diferentes transformaciones, los datos violaban el principio de homocedasticidad de las pruebas paramétricas. Las mediciones de densidad de tricomas, cobertura de tricomas y densidad de estomas se sometieron a diferentes pruebas de Wilcoxon contra los factores: especie, exposición a la luz (sombreada y expuesta) y posición en la hojas (haz y envés). Los factores ancho y largo del estoma se sometieron a un análisis de varianza de dos vías: especie y exposición a la luz.

5.3.5 Medición de Ángulos Foliare

Se llevaron a cabo mediciones de los ángulos foliares en individuos de las seis especies. El número de hojas medidas fue variable, debido a la accesibilidad y el tiempo disponible en el campo, siendo siete el menor número de repeticiones. Los ángulos se midieron con respecto a la horizontal utilizando un clinómetro. Los datos obtenidos fueron divididos en tres clases, de 0° - 30° , de 31° - 60° y de 61° - 90° . En las hojas que exhibían inclinaciones variables se tomó un dato perteneciente a cada una de las tres clases abarcadas (Fig. 5.5).

Los valores encontrados en cada una de las tres clases de ángulos se analizaron utilizando una prueba de χ^2 cuadrada con dos grados de libertad. Utilizando la fotografía hemisférica tomada por encima del dosel, se realizaron cálculos de la luz interceptada por una superficie inclinada a 15° , 45° y 75° , siendo éstos los valores promedio de cada una de las clases de ángulos medidos. Los cálculos se obtuvieron con la ayuda del programa Hemiview 2.1 Canopy Analysis Software (Delta T Devices, Cambridge, U.K.).

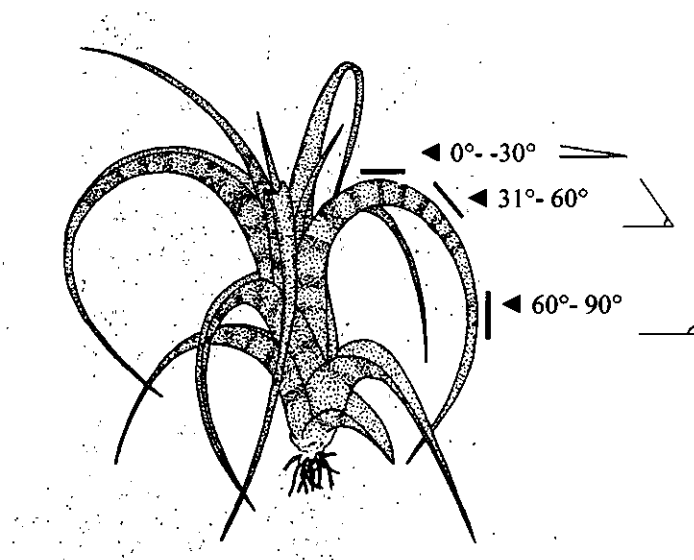
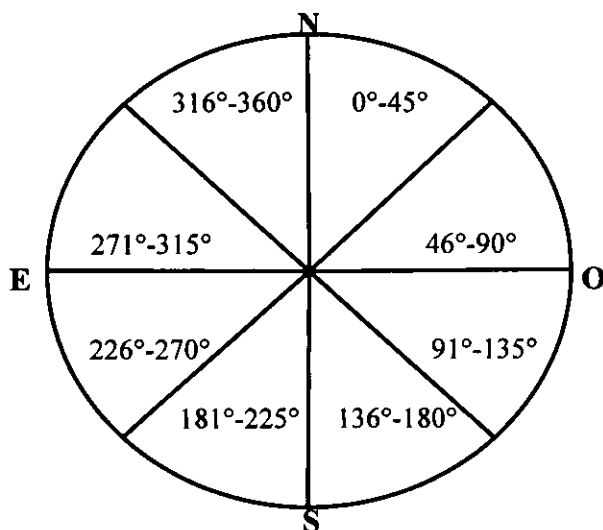


Fig. 5.5. Ángulos foliares medidos en una bromeliácea. Los ángulos medidos se tomaron con respecto a la horizontal. Cuando una misma hoja presentaba más de un ángulo se tomaba uno para cada una de las tres clases utilizadas, de 0°-30°, de 31°-60°, de 61°-90°.

5.3.6 Medición de la Orientación de la Planta

Se midió la orientación de los individuos, con respecto al azimuth, con la ayuda de una brújula. La orientación que se tomó en cuenta fue aquella hacia la cual se observaba que se orientaban las hojas, o el eje central de la planta, la cual algunas veces se relacionaba con su orientación en el tronco que la sustentaba. En los casos en que la planta abarcaba diversas orientaciones debido a la aglomeración de rametos; o cuando la planta no presentaba orientación, sino que se encontraba completamente vertical sobre una rama horizontal, se tomó el dato de sin orientación. Las orientaciones obtenidas se dividieron en las siguientes clases para su análisis:



Los valores encontrados en cada una de las seis clases de ángulos se analizaron utilizando una prueba de Xi cuadrada con dos grados de libertad para determinar si existían orientaciones preferentes en las plantas. Utilizando la fotografía hemisférica tomada por encima del dosel, se realizaron cálculos de la luz anual interceptada por una superficie orientada en los valores promedio de cada una de las seis clases. Se realizó también una predicción, utilizando esta misma fotografía, de la radiación recibida a través de los meses, para los valores promedio de cada orientación. Los cálculos se obtuvieron con la ayuda del programa Hemiview 2.1 Canopy Analysis Software (Delta T Devices, Cambridge, U.K.).

6. RESULTADOS

6.1 Caracterización del ambiente lumínico

La RFA total no se correlacionó con la altura en sequía cuando se tomaron indistintamente datos del sitio 1 y 2, pero si se encontró correlación en los datos del sitio 1 durante lluvias (Fig. 6.1, $p \leq 0.05$, Apéndice I). El intervalo de radiación total calculada para los puntos fotografiados en sequía fue de $4828 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a $8309 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a 1.6 m y 3.6 m de altura respectivamente. En la estación de lluvias, el intervalo de RFA total fue de $161 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a $4642 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para alturas de 1.2 m y 3.5 m, respectivamente. La RFA total que llega por encima del dosel calculada en un año es de $10172 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Podemos observar que ocurrieron más variaciones de radiación en la temporada de lluvias, cuando encontramos a los árboles cubiertos de hojas, que durante la sequía.

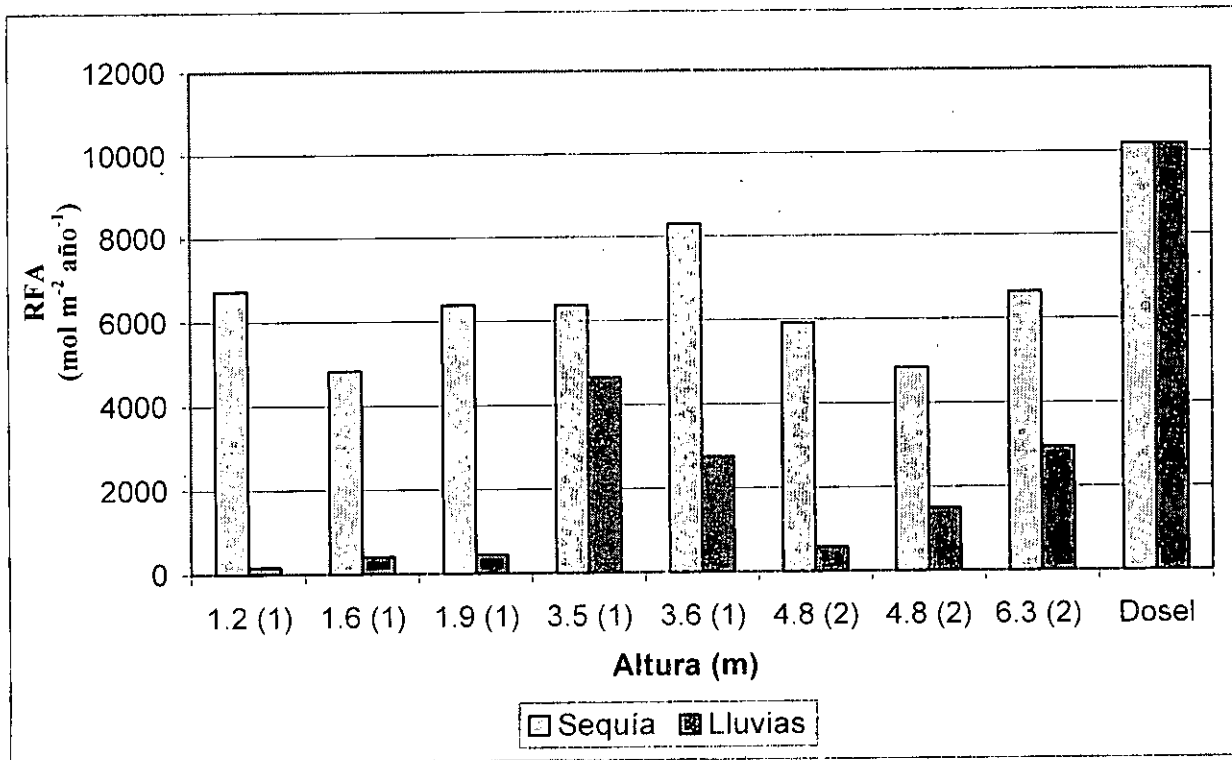


Fig. 6.1 Radiación total del sitio para cada foto tomada durante sequía y lluvias, las fotos se ordenaron con base en la altura a la cual se tomaron (en metros) y el sitio particular (asignados como sitio 1 y 2 e indicado por los números entre paréntesis, la denominación "Dosel" corresponde a la fotografía tomada por encima del dosel).

La RFA total se desglosa en radiación difusa y directa (Tabla 6.1). Al comparar los valores de luz difusa y directa por encima del dosel podemos observar que el 25% de la luz recibida por el sitio fue difusa y el resto fue directa (2523 mol m⁻² año⁻¹ y 7649 mol m⁻² año⁻¹, respectivamente). Esta relación se mantuvo tanto en la época seca (con porcentajes que van desde 21% hasta 27% en los diferentes puntos fotografiados), como en la lluviosa (con porcentajes entre 20% y 31%).

Sitio	Altura (m)	Radiación Directa (mol m ⁻² año ⁻¹)		Radiación Difusa (mol m ⁻² año ⁻¹)		SAI Sequía	LAI Lluvias
		Sequía	Lluvias	Sequía	Lluvias		
1	1.2	5065	122	1662	39	0.466	3.492
	1.6	3524	270	1303	124	0.689	2.522
	1.9	4826	339	1565	100	0.521	3.098
	3.5	4832	3595	1542	1048	0.574	1.600
	3.6	6197	2086	2112	668	0.189	1.209
2	4.8	4422	452	1493	133	0.587	2.344
	4.8	3566	1197	1276	306	0.758	2.241
	6.3	5229	2161	1409	780	0.697	1.315
Dosel	9	7649	7649	2523	2523	0.002	0.000

Tabla 6.1 Radiación directa y difusa, índice de área de troncos (SAI, por sus siglas en inglés) e índice de área foliar (LAI) para cada fotografía de la época seca y húmeda. Los valores correspondientes al sitio denominado "Dosel" se refieren a RFA que llega a la por encima del dosel.

La radiación directa que alcanzó cada punto fotografiado se calculó para cada mes tomando como referencia las fotografías de la época seca en los meses de enero a junio y utilizando las fotografías de la época de lluvias de julio a diciembre. Los valores de la fotografía tomada por encima del dosel (Fig. 6.2) denotan que por la ubicación latitudinal de la localidad, ésta recibe una intensidad lumínica mayor en los meses de junio y agosto (26.5 mol m⁻² d⁻¹ y 26 mol m⁻² d⁻¹ respectivamente), y una menor intensidad en los meses de diciembre y enero (14.7 mol m⁻² d⁻¹ y 14.3 mol m⁻² d⁻¹ respectivamente). Los sitios fotografiados presentaron sus máximos en mayo y junio, debido a que en los meses siguientes los árboles producen hojas y la radiación que se filtra por debajo del dosel es menor. Los valores máximos se encontraron en el intervalo de 14 a 22 mol m⁻² d⁻¹ no se correlacionaron con la altura sino que al parecer dependieron de factores particulares como

ramas grandes que las atraviesan, su orientación y otros. Los valores mínimos se presentaron en distintos meses, aunque en la mitad de los sitios estos valores se presentaron en diciembre. El intervalo varió desde $0.02 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ a 4.8 m de altura (sitio 2) hasta $4.77 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ a 3.6 m (sitio 1).

El índice de área foliar (LAI) para ambos sitios se correlacionó con la altura en la época de lluvias, con valores de 3.492 a 0.002 (Tabla 6.1, $p \leq 0.05$, Apéndice II). En sequía los valores se situaron entre 0.758 y 0.002, sin correlacionarse con la altura.

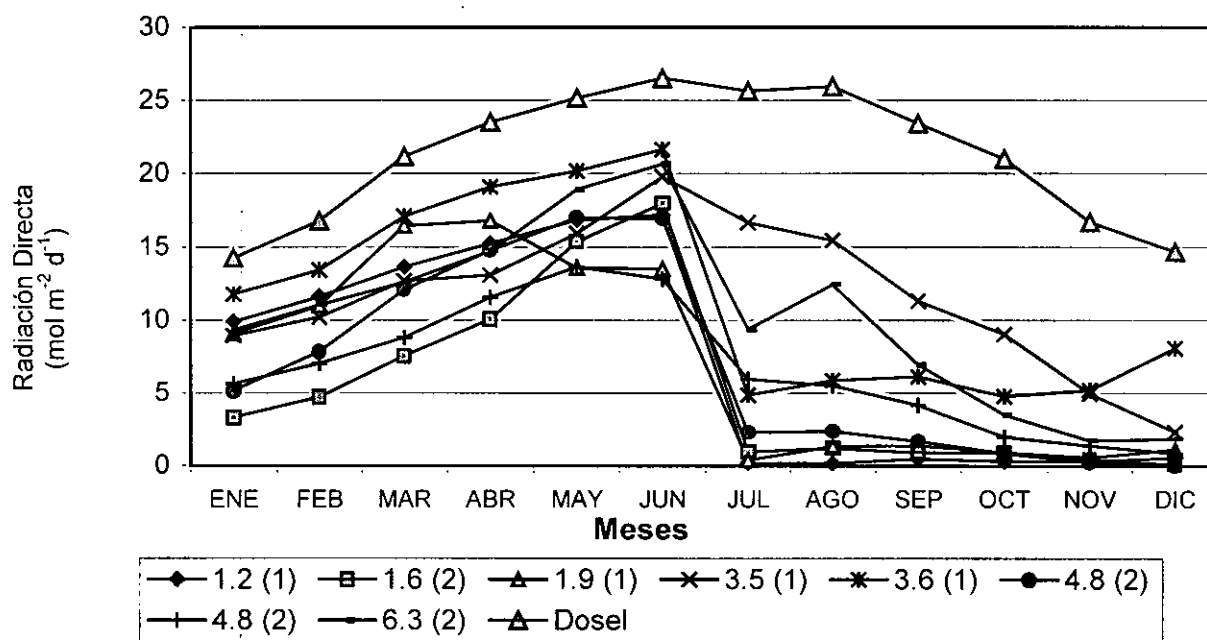


Fig. 6.2 Promedio de radiación directa al día en cada mes, en la leyenda se muestra la altura (en metros) a la cual se tomó la fotografía y el sitio particular (asignados como sitio 1 y 2 e indicado por los números en el paréntesis, la denominación Dosel corresponde a la fotografía tomada por encima del dosel).

6.2 Concentración de Pigmentos Fotosintéticos

La concentración de clorofila total presentó cambios significativos tanto entre las especies como entre las colectas ($p \leq 0.01$, Apéndice IV). La especie *T. fasciculata* tuvo la menor concentración anual, mientras que *T. pseudobaileyi*, *T. ionantha* y *T. schiedeana* presentaron los valores más altos, en orden descendente (Tabla 6.2). Los cambios en la concentración a lo largo de las colectas siguieron patrones diferentes en las especies, coincidiendo *T. ionantha*, *T. schiedeana*, *T. drepanoclada* y *T. fasciculata* en un aumento en

la clorofila total a finales de lluvias (Sep), con respecto al principio de esta estación (Jul) (Fig.6.3). Las especies *T. schiedeana*, *T. ionantha* y *T. pseudobaileyi* presentaron concentraciones altas de clorofila total a finales de sequía (Jun).

ESPECIE	CLOROFILA a (g m ⁻²)	CLOROFILA b (g m ⁻²)	CLOROFILA TOTAL (g m ⁻²)	COCIENTE CLOROFILA a/b	CAROTENOS (μmol cm ⁻¹)
<i>T. bartramii</i>	0.06ab	0.08a	0.1a	1.26a	91a
<i>T. schiedeana</i>	0.09ac	0.05ab	0.16ab	1.63a	75ab
<i>T. ionantha</i>	0.09ac	0.05ab	0.17b	1.41a	3c
<i>T. pseudobaileyi</i>	0.12c	0.05ab	0.24b	1.48a	44b
<i>T. drepanoclada</i>	0.09ac	0.04b	0.13a	2.66b	31b
<i>T. fasciculata</i>	0.05b	0.06a	0.07c	2.37b	23b

Tabla 6.2 Promedios de clorofila a, clorofila b, clorofila total y clorofila a/b para cada especie a lo largo del año. Las especies que comparten alguna letra (dentro de cada columna) son iguales estadísticamente (p≤0.05).

Los valores más bajos de clorofila a los presentaron *T. fasciculata* (0.05 g m⁻²) y *T. bartramii* (Tabla 6.2, p≤0.05, Apéndice V). La especie *T. pseudobaileyi* presentó el promedio más alto de este pigmento (0.12 g m⁻²).

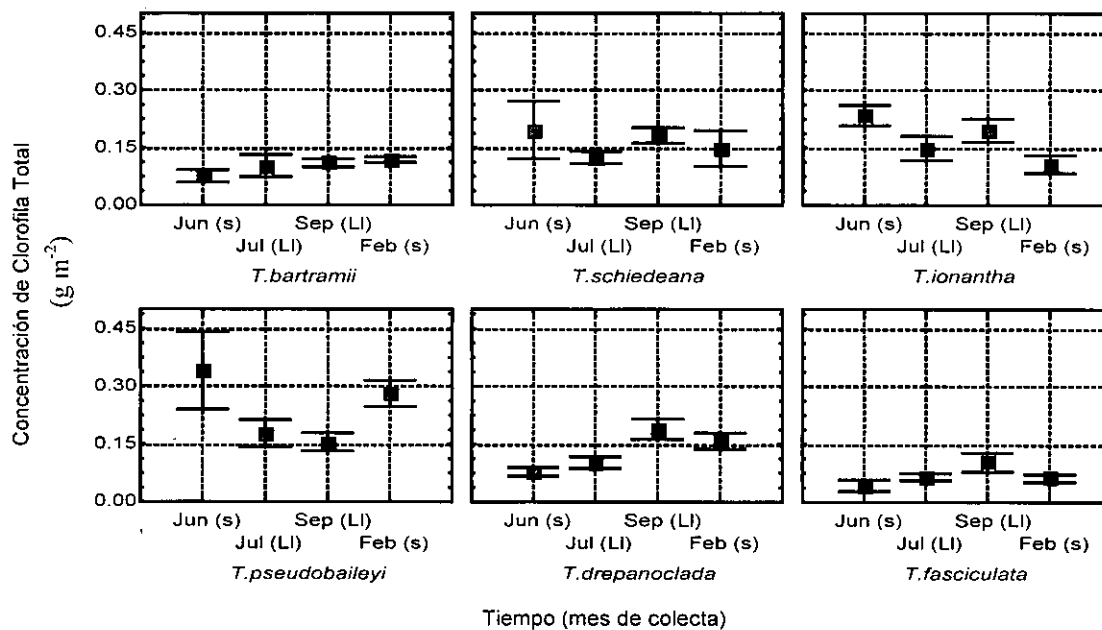


Fig.6.3 Concentración de clorofila total (g m⁻²) para las seis especies en las colectas: Jun (s) finales de sequía; Jul (LI) principio de lluvias; Sep (LI) finales de lluvias; Feb (s) principios de sequía. Las tres especies que se encuentran en la parte superior son de estrategia atmosférica y las de la parte inferior presentan hábitos de mirmecofilia, tanque profundo y tanque somero. Los símbolos señalan el promedio y las barras el error estándar.

La clorofila *b* se encontró en concentraciones similares en todas las especies, presentando los valores más bajos *T. schiedeana*, *T. ionantha*, *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada* (Tabla 6.2, $p \leq 0.05$, Apéndice VI). Las especies *T. drepanoclada* y *T. fasciculata* presentaron mayor proporción de clorofila *a* con respecto a clorofila *b* que el resto de las especies, como se ve por sus valores de la razón *a/b* (Tabla 6.2, $p \leq 0.05$ Apéndice VII).

En la fig. 6.4 podemos ver que tipo de pigmento constituye la mayor parte del valor de clorofila total. En todas las especies existieron cambios significativos en la concentración de clorofila *a* como efecto de la estacionalidad ($p \leq 0.01$; Apéndice V). *T. bartramii*, *T. schiedeana*, *T. drepanoclada* y *T. fasciculata* presentaron poca concentración de clorofila *a* a finales de la sequía (Jun), incrementando paulatinamente esta concentración durante lluvias, con valores máximos a finales de esta estación (Sep). *T. ionantha* presentó una curva similar, sólo que no presentó diferencias entre finales de sequía y principios de lluvias. La especie *T. pseudobaileyi* presentó un patrón opuesto al del resto de las especies, con su valor máximo a principios de sequía.

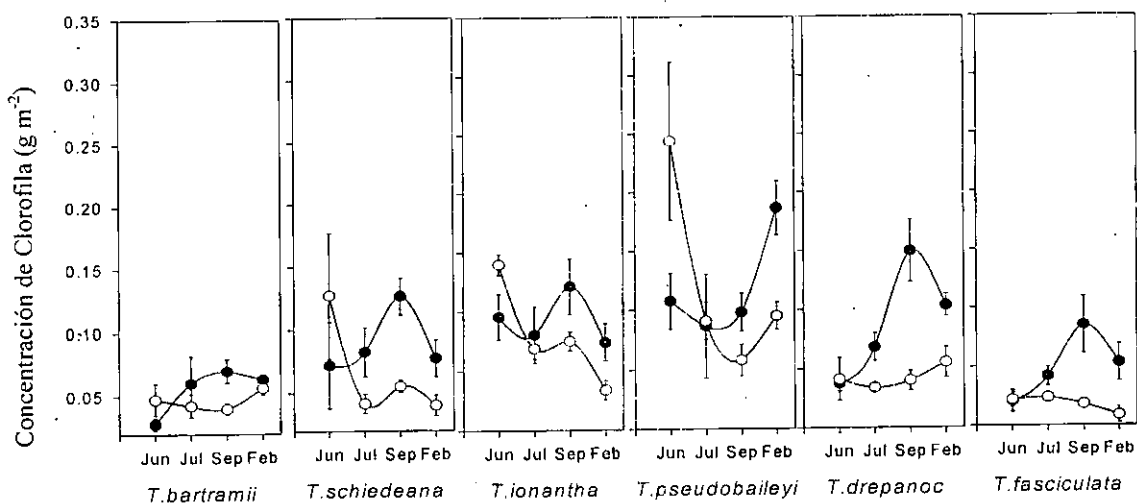


Fig. 6.4. Oscilaciones en la concentración de clorofila *a* (círculos cerrados) y clorofila *b* (círculos abiertos) a lo largo de las estaciones: Jun (s) finales de sequía; Jul (L) principio de lluvias; Sep (L) finales de lluvias; Feb (s) principios de sequía. Los símbolos representan el promedio y las barras el error estándar.

En las especies *T. schiedeana*, *T. ionantha* y *T. pseudobaileyi*, la concentración de clorofila *b* tuvo su máximo a finales de sequía (Fig. 6.4, $p \leq 0.01$, Apéndice VI). A principios de sequía la concentración de clorofila *b* disminuyó en las especies *T. schiedeana*, *T. ionantha* y *T. pseudobaileyi*, pero aumentó en las especies *T. bartramii*, *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada*.

Aunque las oscilaciones en clorofila *a*, clorofila *b* y clorofila total mostraron patrones diferentes en las especies, *T. bartramii*, *T. schiedeana*, *T. pseudobaileyi*, *T. fasciculata* y *T. drepanoclada* presentaron un comportamiento similar al estimar la razón de clorofila *a/b* (Fig. 6.5, $p \leq 0.01$, Apéndice VII). Los valores mínimos se encontraron a finales de sequía (promedios entre 0.24 para *T. schiedeana* y 1.35 para *T. drepanoclada*). Durante la época de lluvias comenzaron a elevarse los valores, llegando a su punto máximo a finales de esta estación (promedios entre 1.85 en *T. bartramii* y 5.23 en *T. fasciculata*). Estos valores se mantuvieron constantes durante principios de sequía, excepto en las especies *T. drepanoclada* y *T. fasciculata* donde hubo una disminución significativa en el cociente de *a* y *b*.

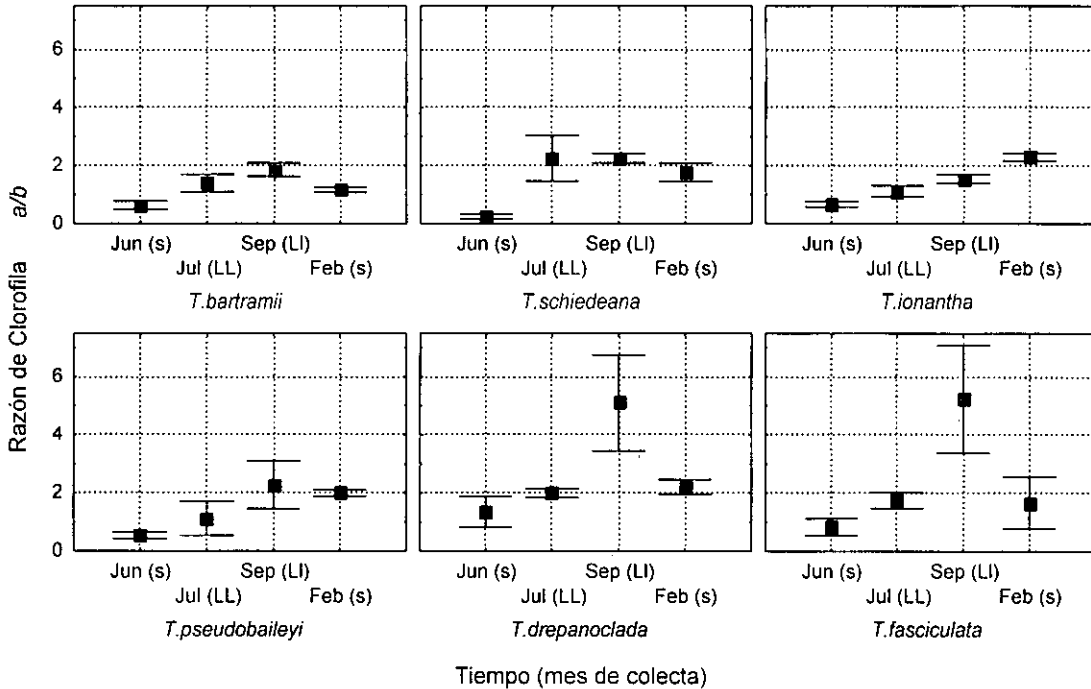


Fig. 6.5 La razón de clorofila *a/b* para las seis especies en las colectas: Jun (s) finales de sequía; Jul (LI) principio de lluvias; Sep (LI) finales de lluvias; Feb (s) principios de sequía. Las especies de la parte superior de la figura presentan una estrategia atmosférica y las de la parte inferior mirmecofilia, tanque profundo y somero. Los símbolos representan el promedio y las barras el error estándar.

Los resultados de la extracción de carotenos nos muestran que las especies *T. bartramii* y *T. schiedeana* presentaron la concentración promedio anual más alta de carotenos (91 y $74 \mu\text{mol cm}^{-1}$), mientras que la especie *T. ionantha* presentó valores mínimos de carotenos a lo largo de todas las estaciones ($3 \mu\text{mol cm}^{-1}$) (Tabla 6.2, Fig. 6.6, $p \leq 0.01$, Apéndice VIII). Las especies presentaron variaciones estacionales significativas en la concentración de carotenos (Fig. 6.6, $p \leq 0.01$, Apéndice VIII). En las especies *T. bartramii* y *T. pseudobaileyi* los valores más altos se presentaron durante la sequía, esto es, junio y febrero, respectivamente. La especie *T. drepanoclada* presentó valores bajos de carotenos a finales de sequía ($19 \mu\text{mol cm}^{-1}$), los cuales se incrementaron a finales de lluvias y se mantuvieron altos durante principios de sequía (39 y $42 \mu\text{mol cm}^{-1}$ respectivamente). Las especies restantes no presentaron cambios significativos a lo largo del año. La concentración de pigmentos no se correlacionó significativamente con los valores de luz o de LAI en sequía ni en lluvias ($p \geq 0.05$).

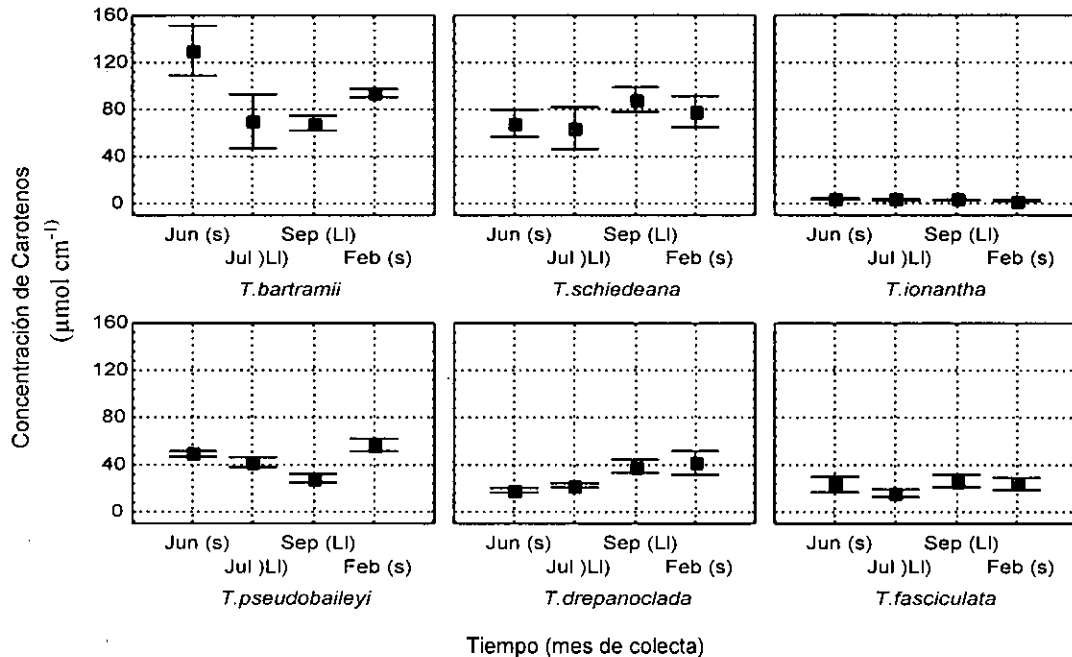


Fig. 6.6. Concentración de carotenos a lo largo de las estaciones: Jun (s) finales de sequía; Jul (LI) principio de lluvias; Sep (LI) finales de lluvias; Feb (s) principios de sequía. Las especies de la parte superior de la figura presentan una estrategia atmosférica y las de la parte inferior mirmecofilia, tanque profundo y somero. Los símbolos representan el promedio y las barras el error estándar.

6.3 Actividad Fotosintética

Se presentaron diferentes valores en el promedio anual de concentración de ácido málico de las especies (Tabla 6.3, $p \leq 0.01$, Apéndice IX). *T. bartramii* y *T. schiedeana* mostraron los valores anuales más altos de acidez, mientras que los más bajos correspondieron a *T. ionantha* y *T. pseudobaileyi*.

Tabla 6.3. Concentración promedio anual de ácido málico por especie. Las especies que no comparten letras presentan diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Especie	Ácido Málico ($\mu\text{eq g}^{-1}$) Peso Fresco
<i>T. bartramii</i>	93a
<i>T. schiedeana</i>	80ab
<i>T. ionantha</i>	49c
<i>T. pseudobaileyi</i>	52c
<i>T. drepanoclada</i>	61bc
<i>T. fasciculata</i>	66bc

La concentración de ácido málico presentó oscilaciones estacionales significativas en las seis especies (Fig. 6.7, $p \leq 0.01$, Apéndice IX). Todas las especies presentaron sus valores más bajos a finales de sequía (Jun), sin haber diferencias significativas entre ellas. En esta colecta los promedios de concentración de ácido málico se ubicaron entre 18 y 36 $\mu\text{eq g}^{-1}$.

En el caso de *T. drepanoclada* se observó un aumento significativo en la concentración de ácido málico a principios de lluvias. En septiembre hubo una disminución significativa de acidez ($p \leq 0.05$), valor que se mantuvo durante principios de sequía (promedios de 59.41 y 58.00 $\mu\text{eq g}^{-1}$ respectivamente). Resumiéndose las variaciones anuales de esta especie en un aumento en la concentración de ácido málico a principios de lluvias, una estabilización en un valor intermedio durante finales de lluvias y principios de sequía y un valor significativamente menor al final de la sequía. El mismo patrón puede observarse para la especie *T. fasciculata*, sin embargo sus oscilaciones no fueron tan grandes y no llegaron a ser estadísticamente significativas.

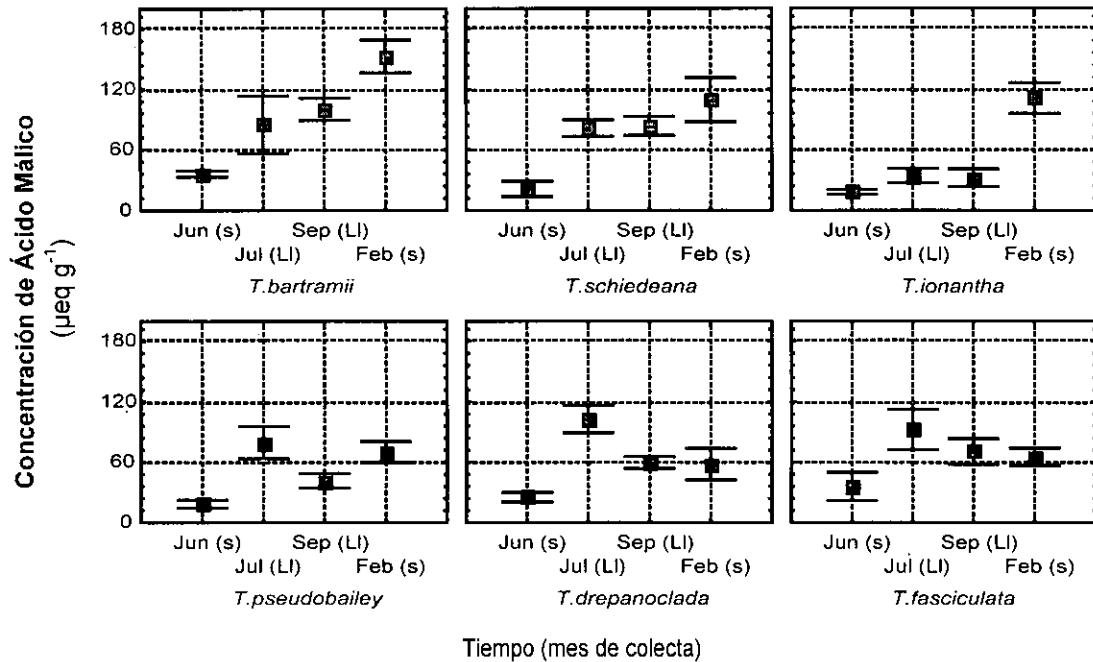


Fig.6.8 Concentración de ácido málico para las diferentes especies en las colectas, Jun (s) finales de sequía; Jul (LI) principio de lluvias; Sep (LI) finales de lluvias; Feb (s) principios de sequía. Las especies de la parte superior se caracterizan por tener una estrategia atmosférica y las de la parte inferior presentan hábitos mirmecofílicos, tanque profundo y tanque somero, respectivamente. Los símbolos representan el promedio y las barras el error estándar.

T. bartramii, *T. ionantha* y *T. schiedeana*, especies atmosféricas, presentaron un patrón similar de acidez nocturna a través de las estaciones. Sus valores a principios de sequía fueron bajos, con promedios entre 18.26 y 21.23 $\mu\text{eq g}^{-1}$. La concentración de ácido málico incrementó gradualmente durante la estación de lluvias, y continuó escalando a principios de la estación de sequía. En todos los casos el cambio fue significativo entre junio y febrero ($p \leq 0.05$), no siendo significativos los cambios en las colectas intermedias. Los valores promedio de la cuarta colecta fueron de 152.78, 109.38 y 110.83 $\mu\text{eq g}^{-1}$ para *T. bartramii*, *T. schiedeana* y *T. ionantha*, respectivamente. En la especie *T. pseudobaileyi* distinguimos un patrón estacional un poco diferente. Ésta exhibió valores similares a inicios de lluvia y sequía, intermedios a finales de lluvias y menores a finales de sequía. Al realizar una regresión entre la concentración de ácido málico y valores de RFA y de LAI, se encontró que no había una relación significativa con ninguna de las dos variables ($p \geq 0.05$).

6.4 Análisis Anatómico Foliar

Existieron cambios significativos en la densidad de tricomas en plantas expuestas vs. sombreadas y haz vs. envés. (Fig.6.8, $p \leq 0.01$, Apéndice X). Las especies *T. bartramii* y *T. ionantha* presentaron mayor densidad de tricomas en el haz con respecto al envés en ambos tipos de exposición. *T. fasciculata* presentó el mismo patrón en las plantas expuestas, siendo las densidades iguales en las sombreadas. *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada* presentaron una mayor densidad en el envés en relación con el haz en ambos tratamientos. La especie *T. schiedeana* presentó una densidad de tricomas mayor en el envés de los individuos sombreados, pero en los expuestos se invirtió este patrón, siendo esta densidad mayor en el haz. Las hojas de las diferentes especies tendieron a presentar mayores densidades de tricomas en los organismos expuestos que en los sombreados, tanto para el haz como para el envés, con excepción de *T. schiedeana* y de los valores en el haz de *T. bartramii*, donde se observó lo opuesto.

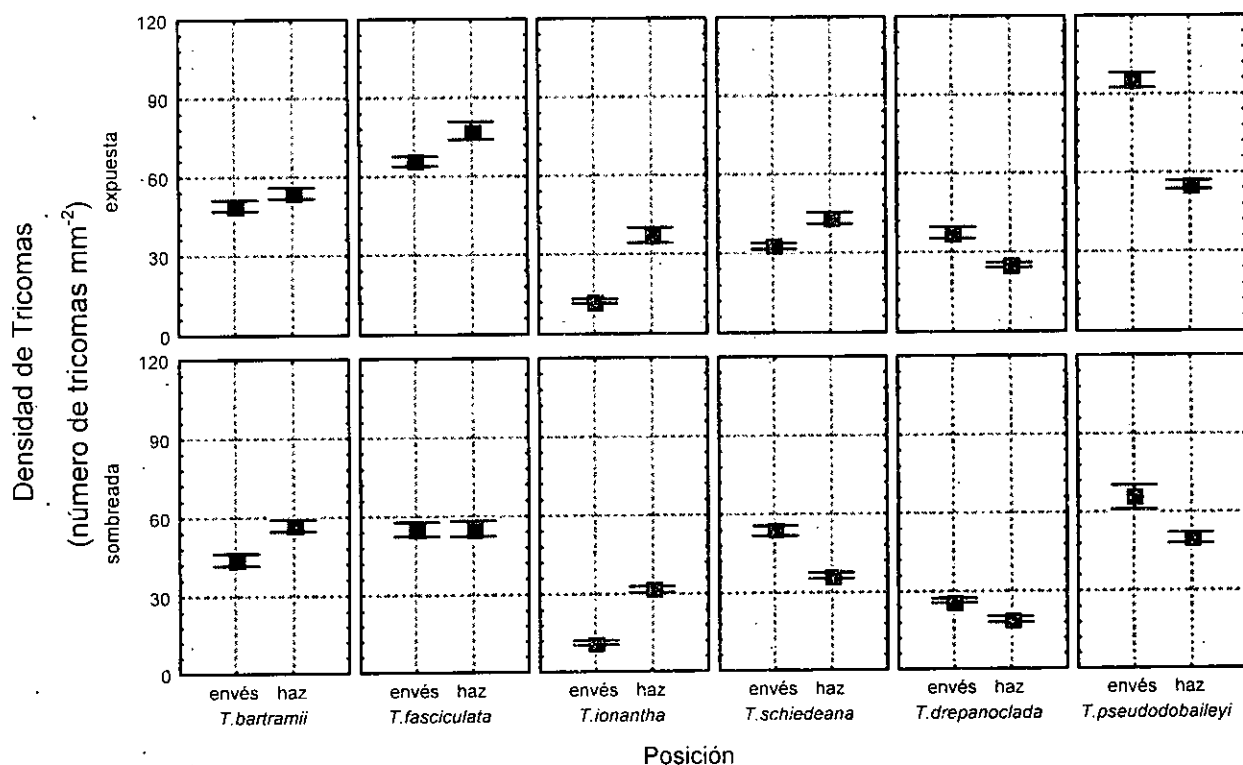


Fig. 6.8. Densidad de tricomas en individuos expuestos al sol y sombreados. Los símbolos representan el promedio y las barras el error estándar.

También se encontraron diferencias significativas en el área de los tricomas (Fig 6.9, $p \leq 0.01$, Apéndice XI). En plantas expuestas los tricomas del envés fueron más grandes que los del haz, exceptuando el caso de *T. fasciculata*, en la cual no hubo cambio. En las plantas sombreadas sólo hubo diferencias en las especies *T. ionantha* y *T. drepanoclada*, presentándose tricomas más grandes en el haz de la primera y en el envés de la segunda.

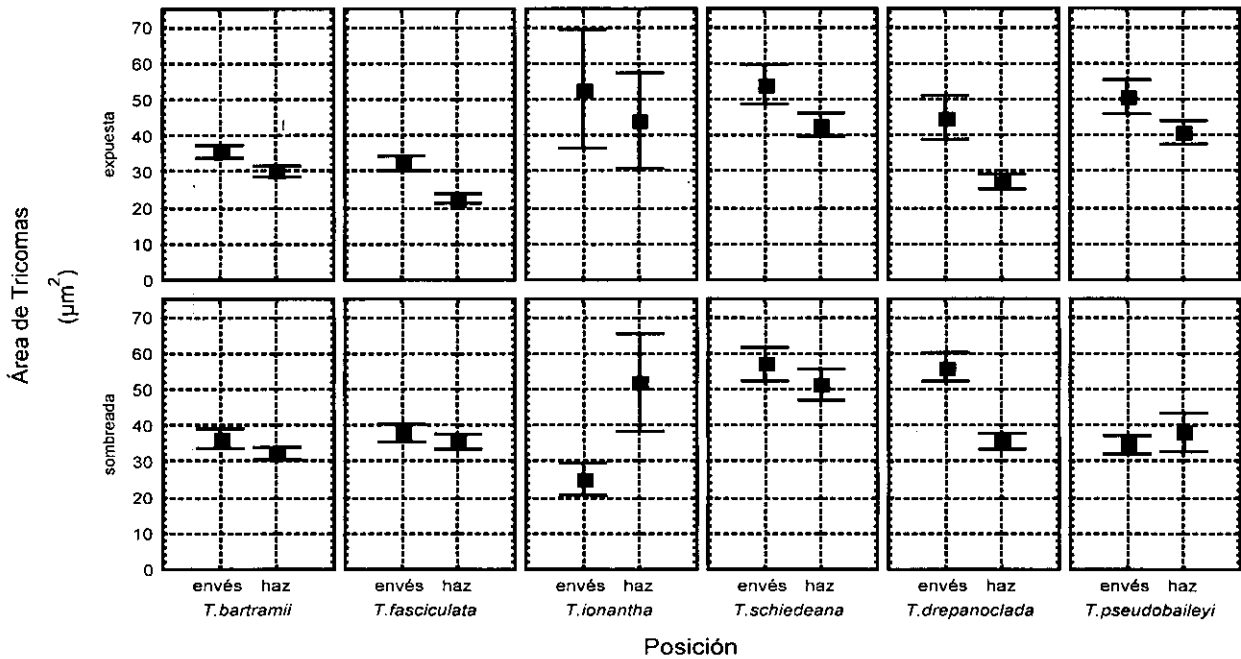


Fig. 6.9 Área de los tricomas del haz y el envés de individuos expuestos y sombreados. Los símbolos representan el promedio y las barras el error estándar.

Los tricomas presentaron áreas mayores en el haz de los individuos sombreados con respecto al haz de los expuestos, exceptuando el caso de *T. pseudobaileyi*, que no presentó cambios. Las diferencias entre plantas sombreadas y expuestas en el envés no presentaron una tendencia, siendo los tricomas de las plantas sombreadas más grandes en las especies *T. fasciculata* y *T. drepanoclada*, y más pequeños en las especies *T. ionantha* y *T. pseudobaileyi*.

Los datos de porcentaje de cobertura mostraron que las especies *T. ionantha* y *T. drepanoclada* presentaron menor protección de tricomas en el envés, siendo las únicas que tuvieron valores por debajo del 100%, los cuales fueron significativamente diferentes al resto de las especies, con excepción de *T. bartramii* (Tabla 6.4, Fig. 6.10, $p \leq 0.01$, Apéndice

XII). La especie *T. pseudobaileyi* presentó la máxima cobertura de tricomas (482%) en el envés de las plantas expuestas. Existieron diferencias significativas en la cobertura de tricomas entre los tratamientos (expuestas vs. sombreadas) y entre las caras de las hojas, pero estos cambios no presentan una tendencia clara (Tabla 6.4, Fig. 6.10, $p \leq 0.01$, Apéndice XII).

Tabla 6.4. Porcentual de cobertura de tricomas en el haz y envés de plantas expuestas y sombreadas. Se muestra promedio \pm error estándar.

	Expuesta Envés	Expuesta Haz	Sombreada Envés	Sombreada Haz
<i>T. bartramii</i>	115.3 \pm 3.7	161.7 \pm 8.4	159.8 \pm 7.2	183.5 \pm 7.2
<i>T. schiedeana</i>	176.4 \pm 6.1	185.6 \pm 9.5	305.4 \pm 11.2	186.9 \pm 5.8
<i>T. ionantha</i>	57.5 \pm 3.7	163.7 \pm 13	28.5 \pm 2.1	164.5 \pm 6
<i>T. pseudobaileyi</i>	482.6 \pm 14.7	221.8 \pm 7.3	226.5 \pm 16.1	192.8 \pm 7.6
<i>T. drepanoclada</i>	71.5 \pm 4.9	149.1 \pm 4.9	172.7 \pm 9.8	68.6 \pm 4.2
<i>T. fasciculata</i>	212.4 \pm 6.2	174.7 \pm 7.7	208.8 \pm 10.5	196.4 \pm 10.5

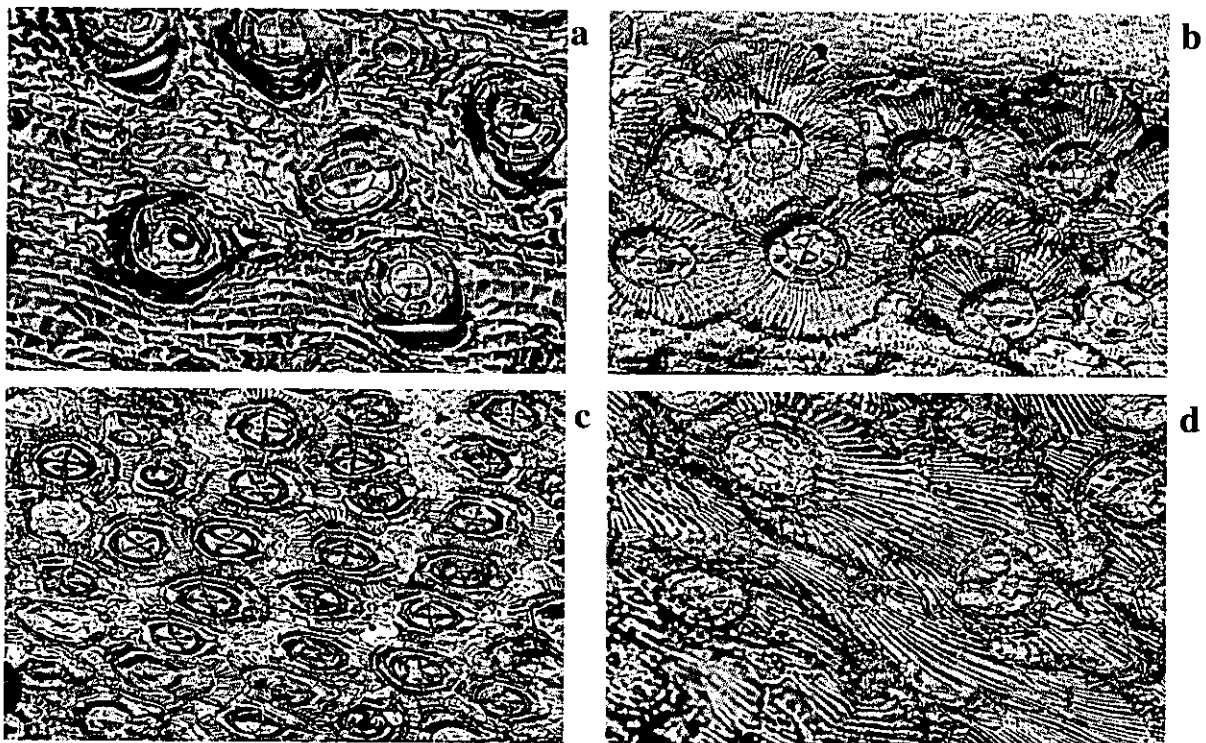


Fig. 6.10. Ejemplos de especies con diferentes coberturas; a, envés de *T. ionantha* sombreada (cobertura 28.5 \pm 2.1); b, envés de *T. drepanoclada* sombreada (cobertura 172.7 \pm 9.8); c, envés de *T. bartramii* sombreada (cobertura 159.8 \pm 7.2); d, envés de *T. pseudobaileyi* expuesta (cobertura 482.6 \pm 14.7). El valor de cobertura máximo es por encima de 100% ya que los tricomas encimados crean microambientes diferentes en la superficie de la hoja.

El ancho de los estomas de las diferentes especies se situaron entre 23 y 34 μm , y el largo entre 23 y 34 μm , con diferencias significativas entre ellos (Tabla 6.5, $p \leq 0.01$, Apéndice XIII). Se puede apreciar que los estomas de *T. drepanoclada*, *T. pseudobaileyi* y *T. fasciculata* fueron más pequeños. Los estomas de mayor tamaño se observan en *T. ionantha* y *T. schiedeana*.

El tamaño de los estomas varió en las especies *T. ionantha*, *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada*, presentando estomas de mayor tamaño en las plantas sombreadas (Tabla 6.5, $p \leq 0.05$, Apéndice XIII). Las demás especies no presentaron diferencias significativas.

Tabla 6.5 Ancho y largo de estomas en μm . Las especies que no comparten letras (en cada columna) presentan diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Especie	Ancho		Largo	
	Expuesta	Sombreada	Expuesta	Sombreada
<i>T. bartramii</i>	34a,b	31a	67a	68a, b
<i>T. schiedeana</i>	33 ^a	35ba	70a	70a
<i>T. ionantha</i>	32 ^a	38b	69a	73a
<i>T. pseudobaileyi</i>	29b	33a	59b	66c
<i>T. drepanoclada</i>	23c	26c	53b	57d
<i>T. fasciculata</i>	33 ^a	30a	67a	65c

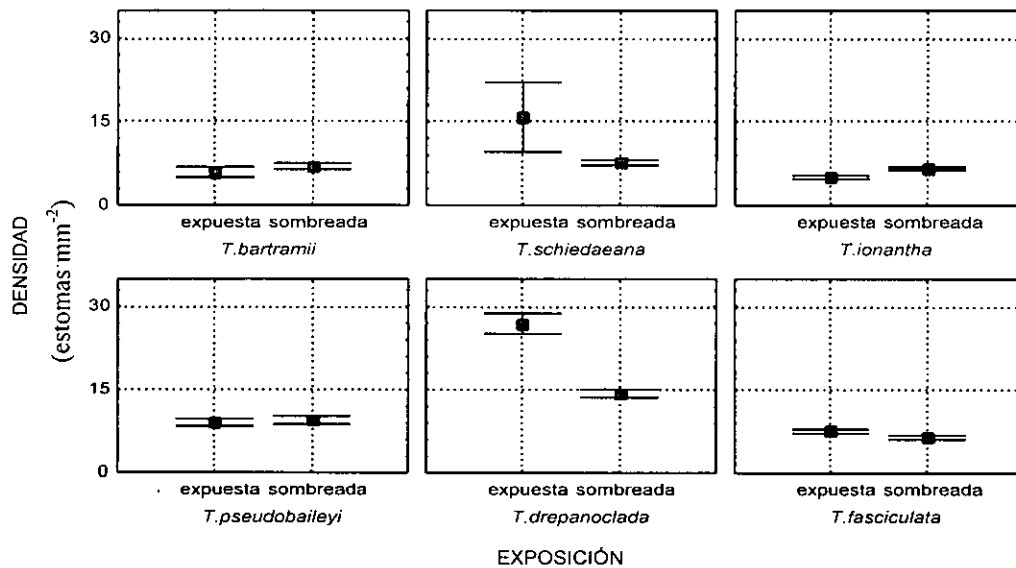


Fig. 6.11 Densidad estomática promedio en individuos expuestos a la radiación solar e individuos sombreados. Los símbolos representan el promedio de 15 repeticiones y las barras representan el error estándar.

La densidad estomática solamente presentó variaciones entre plantas expuestas y sombreadas en las especies *T. schiedeana* y *T. drepanoclada*, siendo mayor la densidad en los individuos expuestos (Fig.6.11, $p \leq 0.01$, Apéndice XIV).

6.5 Ángulos Foliare

Las especies estudiadas mostraron diferentes preferencias en cuanto a la inclinación de sus hojas (Tabla 6.6). *T. bartramii* presentó con mayor frecuencia ángulos que se situaron en el intervalo de los 0° a los 30° (Tabla 6.6, $p \leq 0.01$); inclinación que puede recibir en promedio $9851 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. *T. drepanoclada* presenta una inclinación foliar preferencial que se encontró en el intervalo de 31° a 60° , recibiendo $8768 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 6.6, $p \leq 0.05$). Los ángulos cercanos a 60° se presentaron en la base de las hojas, dando como resultado la formación del tanque. Hacia la parte distal de la hoja se presentaron ángulos menores, cercanos a los 30° .

En la especie *T. fasciculata* la inclinación de sus hojas se ubicó entre los 0° y 60° (Tabla 6.6, $p \leq 0.05$), presentándose generalmente en una misma hoja una gran variedad de ángulos dentro del ámbito mencionado. Las partes más jóvenes y anchas de la hoja solían tener los ángulos menores. Lo anterior indica que la planta tiene acceso a los valores totales máximos de radiación, como los indicados para *T. bartramii*, teniendo también partes menos activas de la hoja en ángulos mayores.

Tabla 6.6. Distribución de los ángulos foliars de las distintas especies estudiadas; los datos corresponden al número de individuos que presentaban un ángulo en la clase señalada, varios ángulos pueden corresponder a una misma hoja. * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$.

Especie	0° - 30°	31° - 60°	61° - 90°	N total	Xi cuadrada
<i>T. bartramii</i>	25	14	6	45	12.13 **
<i>T. schiedeana</i>	10	11	8	29	0.48
<i>T. ionantha</i>	13	6	6	25	3.92
<i>T. pseudobaileyi</i>	11	18	7	36	0.66
<i>T. drepanoclada</i>	4	12	3	19	7.68 *
<i>T. fasciculata</i>	19	19	4	42	10.14 *

6.6 Orientación de la Planta

Tres de las especies estudiadas presentaron una orientación preferencial. La especie *T. bartramii* se ubicó con mayor frecuencia sin orientación o entre los 0° y 45° (Tabla 6.7, Figs. 6.12 y 6.13, $p \leq 0.01$). Las plantas que presentaron esta orientación recibieron los valores máximos de radiación en los meses de mayo, junio, julio y agosto, que coinciden con el período de lluvias. Con esta orientación, la especie recibe menos radiación que en otras direcciones (Fig. 6.13), pero las diferencias se atenúan al presentar hojas tienden a la horizontalidad, como es el caso de *T. bartramii*, viéndose disminuida la captación de luz solo alrededor del 10%. Con igual frecuencia esta especie se encontró anclada en ramas horizontales, sin presentar una orientación particular.

T. pseudobaileyi presentó una orientación preferencial en el intervalo de 136° a 180°. En esta orientación, se alcanzan los valores máximos posibles de radiación para la zona ($8935 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, si consideramos el ángulo de orientación de sus hojas a 45°). La radiación recibida en febrero, marzo, octubre y noviembre es mayor a la del resto del año.

Tabla 6.7. Orientación preferencial en las seis especies; los datos corresponden al número de individuos que se encontraron en cada clase de orientación * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$.

Especie	0°- 45°	46°- 90°	91°- 135°	136°- 180°	181°- 225°	226°- 270°	271°- 315°	316°- 360°	Sin orientación	Xi Cuadrada
<i>T. bartramii</i>	5	1	2	0	0	1	3	0	6	20.00**
<i>T. schiedeana</i>	1	1	4	2	2	1	2	2	5	7.00
<i>T. ionantha</i>	2	3	5	5	7	2	2	3	5	6.76
<i>T. pseudobaileyi</i>	3	0	3	8	1	4	1	2	1	18.08**
<i>T. drepanoclada</i>	2	0	1	1	7	1	1	5	1	18.09**
<i>T. fasciculata</i>	1	7	2	5	2	1	1	1	2	14.82

Las orientaciones más frecuentes encontradas en la especie *T. drepanoclada* fueron de 181° a 225° y de 316° a 360° (Tabla 6.7, $p \leq 0.01$). Las orientaciones preferenciales fueron contrastantes, ya que la primera clase se encontró entre las que reciben mayor radiación anual ($5668 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, si consideramos el ángulo de orientación de sus hojas a 45°) y la segunda se ubicó entre las que reciben menor radiación ($2848 \text{ mol m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, considerado el ángulo de orientación de sus hojas a 45°). Los máximos de radiación para las

plantas orientadas entre los 181° y 225 ocurren en los meses de febrero, marzo, octubre y noviembre. Para las plantas orientadas entre 316° y 360° los máximos son entre abril, mayo, junio y julio.

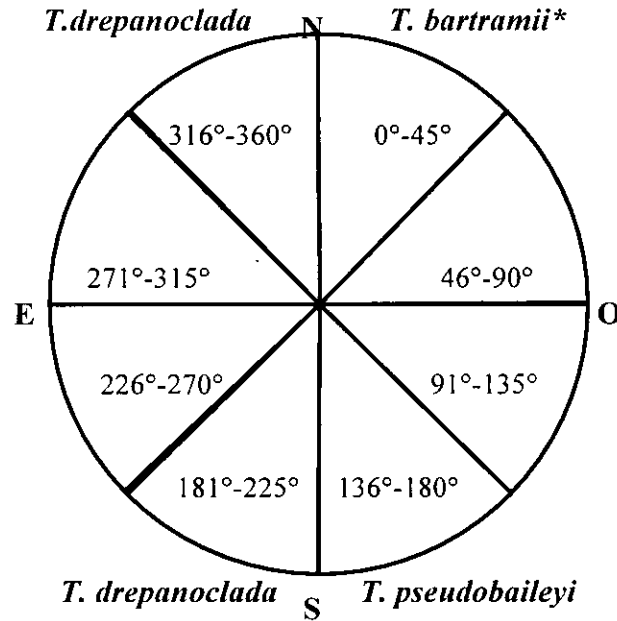


Fig. 6.12 Orientación preferencial de las plantas *T. bartramii*, *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada*, cuya orientación preferencial fue significativa estadísticamente ($p \leq 0.05$). * Esta especie presenta con igual abundancia plantas sin orientación.

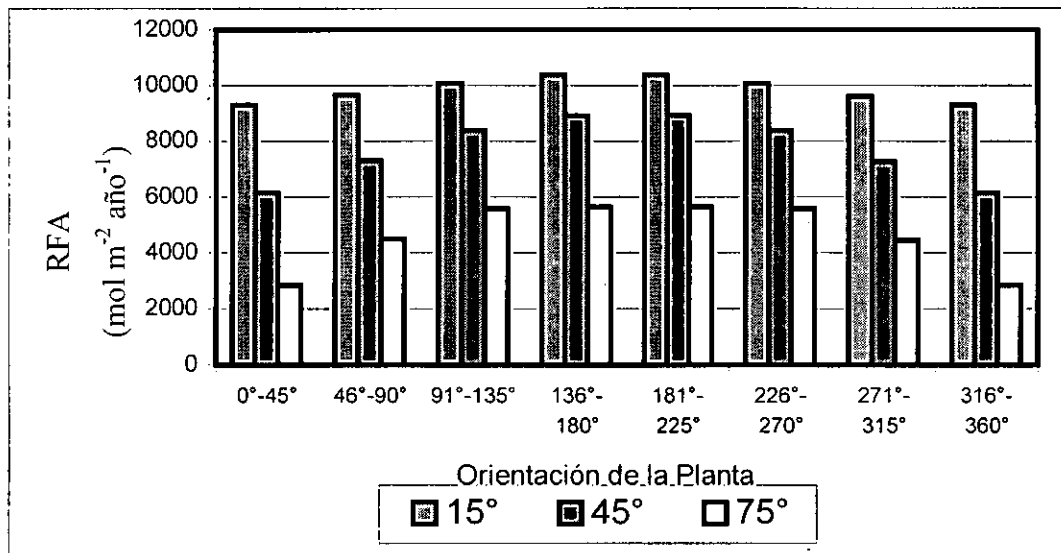


Fig. 6.13. Radiación fotosintéticamente activa anual recibida en seis categorías de orientación calculada para hojas con inclinaciones de 15°, 45° y 75° (cálculos estimados para una superficie que recibe la luz de un solo lado; los valores reales que inciden sobre las hojas, que presentan dos lados funcionales pueden ser mayores).

Las especies *T. schiedeana*, *T. ionantha* y *T. fasciculata* no presentaron una orientación ni inclinación preferencial. *T. schiedeana* y *T. fasciculata* suelen crecer sobre ramas horizontales y relativamente angostas, formando una esfera de hojas orientadas en todas direcciones alrededor de la rama. La especie *T. ionantha* puede encontrarse en diversos lugares y tanto la inclinación de sus hojas, como la orientación de la planta son muy variables.

7. DISCUSIÓN

7.1 El ambiente Lumínico y su Influencia sobre la Fotosíntesis

De acuerdo con lo esperado, el ambiente lumínico del sitio presentó una gran estacionalidad en la disponibilidad de luz, presentando una reducción del 27% al 97% (dependiendo del sitio) en la radiación total de la estación seca a la lluviosa. Esta estacionalidad, derivada de la caída y producción de las hojas en la mayoría de los árboles, influye sobre la fotosíntesis de las plantas perennes sometiendo a aquellas que se encuentran bajo el dosel a dos situaciones lumínicas contrastantes: baja radiación durante lluvias, con alta disposición de agua y alta humedad del aire, y alta radiación durante la sequía, con baja disponibilidad de agua y baja humedad del aire.

En un estudio anterior realizado en la zona utilizando sensores de RFA se encontró que a partir del mes de junio los valores de radiación por encima del dosel comenzaban a descender debido a la nubosidad (Barradas 1991), presentándose los máximos de radiación en el mes de mayo; contrario a lo encontrado en el presente estudio, cuyos máximos fueron en junio y agosto. El resto de los meses se observaron las mismas tendencias en ambos estudios. Los valores de Barradas (*op. cit.*) son siempre mayores posiblemente debido, entre otros factores, a que las fotografías hemisféricas no toman en cuenta la RFA proveniente de reflejos, siendo el índice de albedo muy alto en la zona (Barradas *op. cit.*).

Al comparar el ambiente lumínico de la selva estacional de Chamela con ambientes de selva alta perennifolia, donde se han llevado a cabo la mayoría de los estudios ecofisiológicos en bromeliáceas epífitas, se encontró que la luz que llega a los estratos bajos (1.2- 1.9 m) durante lluvias puede ser similar en ambos ambientes, con una incidencia del 0.73 -2.11% de la luz total en Chamela y una incidencia del 2-2.5% en Los Tuxtlas; sin embargo, la radiación aumenta considerablemente a los pocos metros en la selva baja, con una filtración del 48-74% de la luz total que llega por encima del dosel alrededor de los 3 m de altura, contrastando con lugares perturbados de los Tuxtlas, que presentan un dosel de altura similar al de la selva baja (10 m), donde la infiltración de luz es de tan solo 7% a los 3 m (Clark *et al.* 1996). Lo mismo se observa al comparar datos de la selva alta de Costa Rica (Estación La Selva), donde la luz de 0 a 1.4 m alcanza valores de 0 a 0.4 mol m⁻² d⁻¹, similares a los encontrados en este estudio a esa misma altura durante lluvias; sin embargo,

a alturas de 3.5- 4 m, se reportan valores de 0.2 a 1.8 mol m⁻² d⁻¹ (Chazdon 1986), mientras que en Chamela se encontraron valores de 4.8 a 16.6 mol m⁻² d⁻¹. Estudios anteriores realizados en Chamela muestran la heterogeneidad lumínica de la localidad, ya que en éstos se encuentran diferencias menores entre las mediciones realizadas a 0.2 m y aquellas realizadas a 5 m, ≈ 3 mol m⁻² d⁻¹ y ≈ 9 mol m⁻² d⁻¹, respectivamente, elevándose los valores hasta ≈ 30 mol m⁻² d⁻¹ a 10 m (Barradas 1991). Las diferencias lumínicas entre los sitios caracterizados pueden deberse a que presentan diferentes coeficientes de atenuación, término que se refiere a la disminución de luz debido a la absorción y extinción por el dosel. Éste coeficiente puede modificarse por el área foliar local, el tamaño, ángulo y grosor de la hoja (Larcher 1995).

Debido a que en la selva de Chamela existe una gran diversidad de especies de árboles (Lott 1993, Medina 1995), el coeficiente de atenuación puede ser variable. Entre los árboles que conforman el dosel de los sitios seleccionados se encuentran *Amphypterigium adstringens*, *Ipomea wolcottiana*, *Caesalpineia eriostachys*, *Caesalpineia platyloba*, *Heliocarpus pallidus*, *Rupechtia fusca*, *Spondias purpurea*, *Ceiba pentandra*, *Opuntia excelsa*, entre otros. Éstos pertenecen a numerosas familias y sus tipos foliares son diversos, existiendo hojas simples y compuestas abarcando una gran gama de tamaños y formas. Las hojas de los árboles de la zona presentan variabilidad en cuanto a su área foliar específica, con valores entre los 138 y 473 cm² g⁻¹, lo cual nos indica que presentan grandes diferencias en grosor (Huante *et al.* 1995). Las diferencias físicas de las hojas del dosel nos dan una idea de la heterogeneidad en la filtración de luz que pueden provocar. La importancia del dosel en la atenuación de la luz y la generación de heterogeneidad lumínica se observa claramente en el sitio de estudio mediante la correlación significativa entre LAI y la altura durante la época de lluvias y no durante la sequía, época en la que las variaciones lumínicas se debieron principalmente a la presencia de ramas y epífitas perennes. Estas diferencias menores en luz durante sequía coinciden con lo reportado por Barradas (1991).

Otra característica que puede modificar el coeficiente de atenuación, sin afectar valores de LAI, es la presencia de ángulos variables en las hojas y el movimiento del follaje del dosel, que permiten la filtración diferencial de luz a los estratos bajos del dosel, generando condiciones lumínicas particulares en micrositios. La importancia del micrositio ya ha sido señalada como importante para el desempeño del individuo o de la hoja en bromeliáceas (Smith *et al.* 1985, Smith *et al.* 1986a, Smith *et al.* 1986b). Barradas *et al.*

(1998) encontraron que dos sensores de luz localizados sobre una misma hoja, a solo 2 cm de distancia, registraban diferentes rayitos de sol (término que de aquí en adelante se referirá como “sunfleck”). Las hojas de las epífitas, además de que podrían recibir sunflecks distintos a lo largo del día, podrían encontrarse en dos extremos diferentes de un tronco, lo cual causaría mayor incidencia de luz a diferentes horas del día o meses del año; la distancia a la cual están localizadas con respecto al tronco podría a su vez determinar la cantidad de agua que reciban por escurrimiento. Varios autores han señalado la importancia del desarrollo de rametos en las monocotiledóneas, y en particular en las bromeliáceas epífitas, para la explotación de recursos en un ambiente heterogéneo, donde los recursos se reciben en pulsos; teniendo estos rametos intercambio de fotosintatos (Benzing y Renfrow 1980, Welker *et al.* 1985, Benzing 1989, Dejean y Olmsted 1997). La gran variación metabólica que presentan las diferentes hojas de una bromeliácea epífita podría ser un reflejo de un máximo aprovechamiento de las condiciones microclimáticas en las que se encuentra cada hoja. Al extrapolar este comportamiento a los diversos rametos podemos encontrar que en algunos casos las plantas pueden beneficiarse del ambiente lumínico que se encuentra alrededor de todo el árbol que las sustenta. Siguiendo este esquema, podemos pensar en algunos rametos u hojas adaptadas a la luz y otras a la sombra formando parte de la misma planta, aunque sus concentraciones de pigmentos o actividad CAM sean muy diferentes, para de esta forma maximizar la ganancia como individuo.

7.2 Aspectos Fisiológicos de la Fotosíntesis

Pigmentos Fotosintéticos

La concentración de clorofila total que presentaron las especies estudiadas (0.09-0.18 g m⁻²) fue baja al compararla con los resultados de Benzing y Friedman (1981), cuyo estudio incluyó varios géneros de epífitas pertenecientes a la familia Bromeliaceae (0.9 -0.2 g m⁻²). Los valores de las epífitas de Chamela se ubican en el intervalo de los encontrados para la bromeliácea terrestre de matorral xerofito *Bromelia humilis* (0.05-0.23 g m⁻²; Medina *et al.* 1986). Las altas concentraciones exhibidas en las epífitas del estudio de Benzing y Friedman (*op. cit.*) pueden deberse a que las plantas se encontraban en condiciones óptimas para el crecimiento (en un invernadero) y a que estas plantas eran originarias de localidades húmedas, las cuales suelen estar sombreadas la mayor parte del año. En el caso del matorral

xerófito y de la selva baja caducifolia encontramos condiciones de sequía durante la mayoría del año (7 meses), lo cual puede estar influyendo sobre los intervalos de concentración de pigmentos fotosintéticos, pudiendo ser un factor la fotodestrucción de éstos, a la cual son más susceptibles las plantas en estrés hídrico (Osmond y Chow 1988).

El estudio de Benzing y Friedman (1981) encontró una relación entre la tasa de fotosíntesis y la concentración de clorofila. En el presente estudio sólo se encontró relación entre la acumulación de ácido málico y concentración de clorofila en el caso de *T. bartramii*, cuya concentración de clorofila aumenta a principios de sequía, cuando presenta su máxima actividad fotosintética. El aumento de clorofila total a finales de sequía en el caso de *T. bartramii* contrasta con estudios previos donde la concentración de clorofila se relaciona inversamente con la luz (Martin *et al.* 1985, Martin *et al.* 1986, Benzing 1990, Brooks *et al.* 1994, Lee *et al.* 2000); sin embargo, este fenómeno puede relacionarse con la posible adaptación de *T. bartramii* a ambientes secos y a sus altos requerimientos de luz.

Diversos autores han señalado que las epífitas tanque presentan mayor concentración de clorofila total que las atmosféricas (Benzing y Renfrow 1971, Adams III y Martin 1986a), sin embargo, en este estudio no se encontró esta relación. Las epífitas tanque presentaron un cociente *a/b* más alto (2.66 y 2.37, $p \leq 0.05$), lo cual puede deberse a que estas plantas solían encontrarse en sitios expuestos, donde el fotosistema I (PS I) (rico en clorofila *a*) suele encontrarse más activo, ya que es menos susceptible a la fotoinhibición (Niyogi 1999), disminuyendo la actividad del PS II y por tanto la concentración de clorofila *b*, uno de sus principales pigmentos antena.

Se ha propuesto que la clorofila *b* se encuentra en mayor proporción en plantas sombreadas que buscan efficientizar la captación de luz difusa (Benzing 1990, Brooks *et al.* 1994, Taiz y Zeiger 1998, Lee *et al.* 2000). No obstante, existen datos reportados por Martin *et al.* (1986) en los que encuentra que la especie *Tillandsia usneoides* presenta un cociente menor de clorofila *a/b* a altas radiaciones. En las especies de este estudio, las concentraciones de clorofila *b* fueron mayores a finales de la sequía, cuando hay mayor radiación. Un análisis posterior de este fenómeno sería importante, dado que la mayoría de los datos actuales de la variación estacional de pigmentos fotosintéticos en bromeliáceas epífitas miden sólo clorofila total.

La presencia de carotenos en las bromeliáceas epífitas ha sido poco estudiada, sin encontrarse datos publicados al respecto; en este estudio, se encontró que pueden ser

importantes, existiendo una correlación positiva entre la fotosíntesis anual y la concentración de estos pigmentos. La relación podría deberse a que las especies adaptadas a altos niveles de RFA suelen presentar mayores tasas fotosintéticas y una mayor concentración de pigmentos protectores como lo son los carotenos, con respecto a las plantas de sombra (Lambers *et al.* 1998, Taiz y Zeiger 1998). Un estudio realizado por Loesch *et al.* (1993), encontró que en condiciones de alta disponibilidad de agua y RFA alta (500- 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dependiendo de la hora) *T. ionantha* supera en acidez nocturna a la especie *T. schiedeana*; en este estudio la acumulación de ácido málico en *T. ionantha* fue la más baja de las seis especies, por lo cual podemos ver que existe la capacidad en *T. ionantha* de presentar una eficiencia fotosintética mayor a la exhibida en Chamela. La concentración de ácido málico de *T. ionantha* en Chamela podría deberse a la baja concentración de carotenos mostrada por esta especie, ya que los carotenos contribuyen de manera importante a la fotoprotección de la planta, siendo que las plantas que no los presentan en altas cantidades, muestran menores tasas de fotosíntesis, aún cuando existen otros medios de protección contra las altas radiaciones, como son los tricomas reflejantes y la inclinación foliar. La protección contra la fotoinhibición que el pigmento provee es de particular utilidad, ya que puede disipar el exceso de luz sin impedir el aprovechamiento de RFA cuando ésta no es excesiva (Demming-Adams y Adams III 1993, Niyogi 1999). La protección contra la fotoinhibición por medio de otros pigmentos como son las antocianinas (Gould *et al.* 1995), deberían ser estudiadas en el futuro, ya que las tonalidades rosamoradoas que exhiben algunas plantas como *T. ionantha* y *T. fasciculata* sugieren la presencia en estos pigmentos.

La Fotosíntesis CAM

Las diferencias en actividad fotosintética de las epífitas atmosféricas y tanque señaladas por Benzing y Renfrow (1971) y Adams III y Martin (1986b) se hicieron evidentes en este estudio. Las diferencias se observaron en los patrones estacionales de fotosíntesis, y no en las tasas fotosintéticas. Las especies atmosféricas *T. bartramii*, *T. schiedeana*, *T. ionantha* presentaron mayor actividad fotosintética a principios de sequía, las especies tanque *T. drepanoclada* y *T. fasciculata* presentaron una rápida respuesta fotosintética a la disponibilidad de agua, elevando su acumulación de ácido málico a principios de lluvias, mientras que la especie atmosférica *T. pseudobaileyi* presentó dos

picos de máxima actividad fotosintética, que coinciden con los picos de ambas estrategias, atmosférica y tanque.

El hecho de que las especies atmosféricas hayan presentado una actividad fotosintética mayor en febrero refleja que pueden mantener el funcionamiento del aparato fotosintético en condiciones óptimas durante sequías prolongadas (≈ 90 días), a diferencia de las epífitas tanque, las cuales suelen presentar menor resistencia a la desecación (Martin 1994). Entre las diferencias fisiológicas que permiten una mayor resistencia a la desecación en epífitas atmosféricas puede encontrarse el presentar menores tasas de transpiración que las plantas tipo tanque (Adams III y Martin 1986a). En estudios llevados a cabo con *T. ionantha* y *T. schiedeana* se observó que sus tasas de transpiración no se reducían significativamente durante los primeros 20 días de sequía (Martin y Adams III 1987, Nowak y Martin 1997), mientras que otro estudio señala que *T. fasciculata* llegó a su mínimo valor de transpiración a solo cuatro días de sequía, después del cual, la fotosíntesis continuó gracias al cierre de los estomas y a la reutilización de CO_2 interno proveniente de la respiración (Zotz y Andrade 1997).

Estudios de laboratorio han mostrado que la fotosíntesis en bromeliáceas atmosféricas se mantiene constante durante los primeros 30-40 días en que se detiene el riego (Martin y Adams III 1987, Stiles y Martin 1996, Nowak y Martin 1997); sin embargo, no se observa un aumento en la fotosíntesis, como en el presente estudio, teniendo las plantas cerca de 90 días sin precipitación. Esto puede deberse a que, a diferencia de las plantas en el laboratorio, los individuos de Chamela experimentan un cambio gradual hacia condiciones óptimas de luz al comienzo de la sequía, mientras que su estado hídrico es aún lo suficientemente bueno para incrementar su actividad fotosintética, logrando en esta etapa del año obtener simultáneamente la cantidad suficiente de los recursos luz y agua necesarios para lograr un máximo en su actividad fotosintética:

El patrón estacional de acumulación de ácido málico de las especies de hábito tanque coincidió con lo observado en un estudio realizado con la especie *T. fasciculata* en una selva tropical de Panamá, cuyos individuos presentaron los valores máximos de acumulación de ácido málico a principios de lluvias y los mínimos a finales de sequía (Zotz y Andrade 1997). La actividad fotosintética en las plantas tanque se reanuda después de tener agua disponible en sus tanques por algunas horas (Adams III y Martin 1986a); es posible que esta súbita disponibilidad y uso de agua cause un pico de actividad fotosintética. El agua de

las primeras lluvias posee también gran cantidad de nutrientes lixiviados, cantidad que se hace menor al ir avanzando la estación (Benzing y Renfrow 1980), lo cual podría contribuir al descenso moderado en la fotosíntesis antes del comienzo de la sequía.

Al comparar los valores de fotosíntesis en plantas de la especie tanque *T. fasciculata* en Chamela y Panamá, se observa que la acumulación de ácido málico fue mucho menor en el caso de los individuos de Chamela (promedio máximo de 93 $\mu\text{eq g}^{-1}$ y mínimo de 65 $\mu\text{eq g}^{-1}$) en comparación con los de Barro Colorado, Panamá (promedio máximo de $\approx 200 \mu\text{eq g}^{-1}$ y mínimo de $\approx 50 \mu\text{eq g}^{-1}$). La reducción en concentración de ácido málico en sequía (con respecto al máximo) es menor en las especies de la selva baja caducifolia (reducción del $\approx 30\%$ del máximo en las especies de Chamela y del $\approx 75\%$ en Panamá), pese a que se enfrentan a aproximadamente cuatro meses más de sequía que las de Barro Colorado, y a condiciones de luz más extremas, dándose un aumento del 27-97% de radiación durante sequía en Chamela, y un aumento $\approx 15-50\%$ en Barro Colorado. Esto nos muestra que las especies de Chamela pueden presentar una menor eficiencia fotosintética en condiciones ambientales favorables (alta disponibilidad de agua), pero una mayor resistencia al encontrarse en situaciones limitantes o estresantes, lo cual coincide con observaciones realizadas por Smith y Nobel (1986) para plantas perennes del desierto. Es posible también que la mayor eficiencia fotosintética de los individuos de Panamá durante lluvias sea el resultado de que el sitio presente mayor intensidad de luz, debido a su ubicación latitudinal. No existen estudios previos de la actividad fotosintética en la especie tanque *T. drepanoclada*. Ambas especies tipo tanque se encuentran casi exclusivamente en lugares expuestos, por lo cual es posible que la luz sea menos limitante para su actividad fotosintética en lluvias, que en el caso de las atmosféricas, las cuales generalmente se encontraron en sitios parcialmente expuestos.

El comportamiento fotosintético de *T. pseudobaileyi* es diferente del exhibido en el resto de las especies, siendo ésta una planta atmosférica mirmecofítica (Dejean *et al.* 1995); el pico de actividad fotosintética que exhibe durante la colecta de julio, podría estar relacionado con la presencia de hormigas anidadas entre sus hojas. Se ha observado en otras plantas mirmecofílicas que el 93% del nitrógeno de la planta proviene de los desechos de las hormigas (Sagers *et al.* 2000). Las hormigas que colonizan a *T. pseudobaileyi* solamente se observaron durante esta colecta, posiblemente confiriéndole una ventaja nutricional que le permite incrementar su actividad metabólica y tener un segundo pico de máxima actividad

fotosintética en julio, además del pico característico de las especies atmosféricas estudiadas, presente en febrero.

Un factor ambiental que puede estar influyendo sobre la actividad fotosintética de las bromeliáceas epífitas de Chamela es la presencia de altos niveles de rocío a principios de la estación de sequía, ya que el sitio utilizado para el presente estudio exhibe los mayores niveles de rocío de seis sitios muestreados alrededor de la Estación de Biología de Chamela, además de recibir con frecuencia corrientes de aire húmedo provenientes del mar (Barradas y Glez-Medellín 1999). Este hecho podría estar relacionado con la agregación de bromeliáceas observadas en el sitio de estudio. Durante principios de sequía, las condiciones ambientales no son tan hostiles como a finales de la estación, ya que en estas fechas hay una alta condensación de rocío, y los niveles de luz que llegan a la zona son menores. Se ha observado que la toma de CO₂ aumenta cuando la humedad relativa del ambiente es alta, por lo cual la presencia de niveles altos de rocío podría influir positivamente la actividad fotosintética de las bromeliáceas (Martin y Siedow 1981, Griffiths *et al.* 1986, Griffiths *et al.* 1988). Por otra parte, se ha documentado que los altos niveles de rocío en Chamela pueden contribuir a mantener hidratadas a las plantas C₃ que presentan hojas durante la sequía, disminuyendo de manera considerable la pérdida de agua por transpiración (Barradas y Glez-Medellín 1999). En el caso de las plantas CAM, la hora de alta condensación de rocío coincide con el pico de máxima acumulación de ácido málico por lo que algunos autores postulan que puede influir positivamente sobre el balance hídrico disminuyendo el potencial osmótico (Smith y Luttge 1985, Luttge 1986, 1987). Lo anterior puede contribuir a que la actividad fotosintética de las atmosféricas se mantenga alta, y a que la disminución en la actividad fotosintética de las bromeliáceas tanque no sea mayor. El hecho de que las bromeliáceas epífitas sean capaces de tomar la humedad directamente del aire por medio de los tricomas sigue en debate (Benzing 1994), pudiendo existir mecanismos que favorecen la condensación de agua sobre la superficie de las hojas; los movimientos higroscópicos de los tricomas podrían atrapar el aire húmedo cerca de la superficie de la hoja ejerciendo presión sobre éste y favoreciendo la condensación, por otra parte podrían existir otros mecanismos como la presencia de sales que contribuyen a la condensación de agua. La capacidad de tomar agua del aire contribuiría a la explicación de las altas tasas fotosintéticas de las bromeliáceas atmosféricas durante la sequía prolongada.

En este estudio no se midió la proporción de ácido málico que corresponde a CO₂ proveniente de la respiración, pero se ha visto que en *T. ionantha* y *T. schiedeana* el mecanismo de reciclaje de CO₂ puede contribuir hasta en un 90% del ácido málico formado durante la sequía (Martin y Adams III 1987, Nowak y Martin 1997). Es probable que esta estrategia sea importante para el ahorro de agua durante la prolongada sequía de Chamela.

7.3 Aspectos Anatómicos y Morfológicos de la Fotosíntesis

Características Anatómicas en el Contexto de la Familia

Estudios anteriores han encontrado respuestas contradictorias en cuanto a la plasticidad de caracteres anatómicos en bromeliáceas. La plasticidad en la producción de tricomas se ha observado en cuatro epífitas del género *Tillandsia* nativas de un manglar, al compararse con individuos crecidos en invernadero, cuya incidencia de luz era menor, y que no estaban sometidas al contacto constante con agua salada (Gómez y Winkler 1991). Por otro lado, la densidad de tricomas no presentó cambios significativos en la especie *Tillandsia usneoides*, bajo diferentes condiciones de luz (Martin *et al.* 1985). En este estudio todas las plantas presentaron un aumento en la densidad de tricomas en individuos expuestos, posiblemente debido a la necesidad de incrementar su protección, al estar expuestas todo el año a altas radiaciones. La producción de un número diferencial de tricomas en el haz con respecto al envés ha sido poco estudiado. En un estudio realizado por Benzing y Renfrow (1971) en 21 especies de bromeliáceas epífitas se observó con mayor frecuencia la presencia de un mayor número de tricomas en el haz con respecto al envés. Esta diferencia puede deberse, en el caso de las especies de Chamela, a diferentes inclinaciones de las hojas.

La plasticidad en el tamaño de los tricomas ya había sido observada en *Tillandsia usneoides*, presentando tricomas más grandes en las plantas sombreadas. En el presente estudio, se encontraron cambios en el tamaño de los tricomas; las diferentes especies presentaron comportamientos particulares, siendo algunas veces más grandes en plantas sombreadas, y otras veces en expuestas. El hecho de que en el haz hayan sido más pequeños los tricomas de plantas expuestas contrasta con los resultados de Martin *et al.* (1985), y no concuerda con su idea de que el cambio de tamaño se deba a que las plantas más expuestas buscan incrementar la reflexión de luz y en general la cobertura. Adams III y Martin (1996a)

encontraron que los juveniles de *Tillandsia deppeana* cuyo hábito es atmosférico presentaban tricomas de mayor tamaño que los adultos tanque. En este estudio no se observaron diferencias en tamaño relacionadas con el hábito tanque o atmosférico.

La cobertura de los tricomas en las plantas de Chamela fue alta comparada con las de las especies estudiadas por Benzing y Renfrow (1971), exhibiendo 8 de sus 14 especies coberturas por debajo de 100%, condición observada en el presente estudio en *T. ionantha* y *T. drepanoclada*. Benzing y Renfrow (1971) utilizan como valor máximo de cobertura el 100%; en el presente estudio se toma en cuenta el traslape de los tricomas para evidenciar que tanto pueden llegar a sombrear al clorénquima, pudiendo obtener valores mayores a 100%, lo cual no permite la comparación de los datos.

Los estomas exhibieron tamaños mayores a los observados en estudios previos (Martin *et al.* 1985, Martin 1994). Martin (1994) presenta valores para *T. fasciculata* y *T. schiedeana* cuyo largo es en promedio de 37 y 43 μm respectivamente, mientras que en este estudio los valores promedio son mayores (66 y 70 μm respectivamente). Los ejemplares utilizados en el estudio de Martin (1994) crecieron en invernadero en condiciones óptimas por lo que la diferencia de tamaños no puede explicarse como una respuesta a la sequía. La especie *T. fasciculata* presentó una densidad estomática menor a la descrita en el estudio de Martin (*op. cit.*), lo cual podría contribuir a contrarrestar el tener estomas más grandes. La densidad de estomas presentes en las plantas del sitio fue similar a las descritas para otras especies del género *Tillandsia* (Martin *et al.* 1985, Adams III y Martin 1986a, Gomez y Winkler 1991, Martin 1994). Los valores de densidad estomática de este género son mucho menores a los de las bromeliáceas terrestres (Martin 1994), o de otras monocotiledóneas como las gramíneas (Willmer y Fricker 1996), permitiéndoles menores tasas de transpiración (Adams III y Martin 1986b).

Anatomía, Morfología y Ambiente

En las especies estudiadas se presenta una variedad de formas y de caracteres anatómicos que les permiten una máxima captación de RFA, y al mismo tiempo una protección contra el exceso de luz. En plantas expuestas que presentan ángulos foliares que tienden a la horizontalidad, se encontró una mayor densidad de tricomas en el haz con respecto al envés, siendo el caso de *T. bartramii* y *T. fasciculata*. Ambas especies suelen encontrarse en sitios muy expuestos. La captación de luz puede eficientizarse aún más

durante lluvias, cuando las plantas suelen ser más resistentes a la fotoinhibición (Osmond y Chow 1988), debido a que se ha visto que las escamas de *T. fasciculata* (cuyas propiedades probablemente son iguales a las escamas del resto de las especies estudiadas) dejan pasar alrededor de un 20% más de luz cuando la superficie de la hoja se encuentra mojada, que cuando ésta está seca (Benzing y Renfrow 1971). La orientación preferencial de *T. bartramii* le permite una máxima captación de luz en los meses correspondientes a la estación de lluvias, evadiendo altas radiaciones durante toda la sequía. La disminución de luz puede llegar a ser hasta de un 45%, pudiendo, junto con la abundancia de tricomas y de carotenos, evitar la fotoinhibición, permitiéndole presentar los valores más altos de acumulación de ácido málico de las seis especies. En plantas sombreadas, la especie *T. bartramii* presenta el mismo patrón de densidad de tricomas, pero la especie *T. fasciculata* cambia su patrón, y no presenta diferencias de densidad de tricomas en las plantas sombreadas; esta plasticidad, le permite realizar una menor inversión en tricomas, los cuales no son tan necesarios para la protección de la luz en las plantas sombreadas e incluso pueden interferir con la captación de luz necesaria para la fotosíntesis, siendo ésta una especie que prefiere los estratos altos del dosel y que presenta su mayor actividad fotosintética durante lluvias.

Por otra parte, *T. drepanoclada* presenta ángulos foliares que tienden más a la verticalidad, protegiéndola de la radiación a las horas más calientes del medio día (Nobel 1981, Zenón-Cano *et al.* 1992, Zavala-Hurtado y Ezcurra 1998); su densidad y cobertura de tricomas es menor que los de las especies con ángulos foliares menores. El envés en esta especie se encuentra muy expuesto, debido al ángulo de las hojas, presentando una mayor cobertura de tricomas en esta cara de la hoja. Los estomas suelen tener tamaños pequeños, probablemente para reducir las tasas de transpiración (Adams III y Martin 1996b), aunque la densidad de éstos es mayor en plantas expuestas, lo cual puede reflejar la necesidad de compensar el área de intercambio gaseoso cuando se encuentra en condiciones de alta intensidad de RFA, ya que esta planta suele encontrarse en sitios expuestos y se encuentra activa principalmente a inicios de lluvias, teniendo su máxima actividad fotosintética en ese período y posiblemente cerrando completamente sus estomas durante la sequía y manteniendo bajas tasas de fotosíntesis con el uso de CO₂ proveniente de la respiración, como ha sido señalado para la especie tanque *T. fasciculata* (Zotz y Andrade 1997). La orientación preferencial de esta especie hacia el suroeste le permite captar altas cantidades de radiación que no son accesibles en todas las orientaciones, así como recibir los vientos

húmedos que viajan hacia el norte. Sus valores máximos de luz se presentan en meses de principios y mediados de sequía, evadiendo los meses más secos.

La falta de una inclinación preferencial en las especies *T. ionantha*, *T. schiedeana* y *T. pseudobaileyi*, lejos de reflejar una falta de especialización hacia la captación de la luz, evidencian su capacidad de abarcar una gran gama de ángulos ya sea en una misma o en diversas hojas, resultando en una captación tanto de luz difusa como de luz directa. Estrategias similares se observan en la arquitectura de un árbol, cuyas hojas se disponen en ángulos diferentes para evitar sombrearse entre sí y captar luz en los diferentes ángulos (Herbert 1995). Estas plantas suelen encontrarse en sitios sombreados durante lluvias, por lo que presentan una estrategia para captar la luz de todas las direcciones. La presencia de agregaciones de rametos les permiten abarcar sitios alrededor del tronco que las sostiene, presentando diferentes inclinaciones del eje central de la planta, del cual salen hojas cuyas orientaciones son variables, creándose en el caso de *T. ionantha* y *T. schiedeana*, verdaderas esferas que captan la luz proveniente de muchas direcciones. La especie *T. pseudobaileyi* también se beneficia de la captación de luz por un conjunto rametos, sin embargo, la cantidad de hojas que produce es menor, por lo que no se logra una cobertura de tal diversidad de ángulos como en las especies antes mencionadas. Como estrategia alterna, cada una de las hojas de *T. pseudobaileyi* suelen presentar ángulos que abarcan las tres categorías formuladas para el análisis en este estudio, sustituyendo la ventaja de presentar un gran número de hojas. Esta especie suele encontrarse en sitios sombreados, y es posible que sus ángulos le permitan una mayor captación de luz difusa, que constituye un 25% de la luz total. La especie *T. pseudobaileyi* presenta una orientación preferencial hacia el sureste, la cual le confiere las mismas ventajas descritas para *T. drepanoclada*. Estas tres especies exhiben gran plasticidad en la producción de tricomas, siendo la menos protegida por estas estructuras la especie *T. ionantha*, lo cual, además de su baja concentración de carotenos, puede ser un factor que influya sobre su actividad fotosintética reflejándose en su baja acumulación de ácido málico en comparación con las demás especies.

8. CONCLUSIONES

Las seis epífitas respondieron a la estacionalidad de luz y agua presentando características fisiológicas y anatómicas que les permiten una captación máxima de luz cuando ésta puede ser limitante, así como una protección cuando la luz es excesiva; al estar la disponibilidad de agua relacionada inversamente con la disponibilidad de luz, cada planta presenta una actividad fotosintética diferente según su capacidad para adquirir los recursos limitantes (luz y agua) en cantidades favorables.

Las concentraciones de clorofila total, *a* y *b*, no presentaron patrones estacionales similares en las especies, posiblemente su respuesta se dio ante condiciones microambientales que no pudieron medirse en este estudio. No se encontró una relación entre la concentración de clorofila y la concentración de ácido málico. Las epífitas tanque presentaron un cociente mayor de clorofila *a/b*, reflejando su preferencia por sitios abiertos. Se encontró una relación directa entre la concentración anual de carotenos y la actividad fotosintética anual, lo que probablemente se deba a que la fotoinhibición es un factor importante en la selva baja caducifolia, y los carotenos son un medio de protección que no impide la captación de la luz cuando ésta es limitante, a diferencia de la protección por medio de tricomas. La mayoría de las especies presentaron concentraciones altas de carotenos a principios de sequía, aunque no todas tuvieron variaciones estacionales.

La acumulación de ácido málico tuvo picos máximos en diferentes épocas del año según el hábito atmosférico o tanque de la planta, debido posiblemente a que sus características fisiológicas como la tolerancia a la sequía, su ubicación en el dosel y sus estrategias de explotación de nutrientes y obtención de agua, le permitían a la planta conjuntar niveles óptimos de agua, luz y nutrientes en diferentes meses del año. Las plantas atmosféricas presentaron su pico de actividad fotosintética a principios de sequía, siendo la luz probablemente limitante durante lluvias debido a su ubicación en el dosel y a la gran cantidad de tricomas; su alta resistencia a la sequía les permitió que aún después de dos meses sin lluvia, su aparato fotosintético funcionara al máximo. La especie atmosférica *T. pseudobaileyi* presentó un segundo pico de actividad máxima a principios de lluvias, posiblemente debido a que presenta una asociación mutualista con hormigas, las cuales se encontraban activas en esta etapa del año confiriéndole una ventaja nutricional. Las especies tanque presentaron su pico de actividad fotosintética a principios de lluvias, lo cual refleja

que la luz no fue un factor limitante para éstas en lluvias, debido a su ubicación en las partes expuestas del dosel; a principios de lluvias también su nivel nutricional es bueno, debido a que en las primeras lluvias se lixivian más nutrientes que las subsecuentes. La actividad fotosintética de las plantas tanque fue poca durante la sequía, pero superó a la actividad presente en plantas de la misma especie que habitan en selvas altas húmedas.

La densidad y cobertura de tricomas se relacionó con la ubicación de la planta en el dosel y con los ángulos foliares de las especies; siendo generalmente mayores en las plantas expuestas que en las sombreadas y presentando comúnmente mayor densidad en el haz de plantas que presentan ángulos que tienden a la horizontalidad, y en el envés de plantas que presentan ángulos que tienden a la verticalidad. Solo se encontró plasticidad en la densidad de estomas en las especies *T. schiedeana* y *T. drepanoclada*, siendo mayor la densidad en plantas expuestas que sombreadas, tal vez debido a los altos requerimientos de carbono. Los estomas fueron de menor tamaño en las especies *T. drepanoclada* y *T. pseudobaileyi*, cuyo envés está frecuentemente más expuesto a la radiación que el haz.

La orientación preferencial de *T. bartramii*, *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada* les permitió evadir los máximos niveles de radiación durante los meses más secos, teniendo la máxima incidencia durante la estación de lluvias para la primera especie y a principios y mediados de sequía en el caso de *T. pseudobaileyi* y *T. drepanoclada*. La orientación de éstas últimas les permitió tener acceso a los máximos niveles de radiación y recibir los vientos húmedos que llegan de la costa.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, E., I. Badilla y P.S. Nobel (1983) Water relations, diurnal acidity changes and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 72:775-780
- Ackerly D.D. y F.A. Bazzaz (1995) Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76: 1134-1146.
- Adams W.W. III y C.E. Martin (1986a) Physiological consequences of changes in life form of the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Oecologia* 70:298-304.
- Adams W.W. III y C.E. Martin (1986b) Morphological changes accompanying the transition from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 73:1205-1212.
- Adams W.W. III, S.D. Smith y C.B. Osmond (1987) Photoinhibition of the CAM succulent *Opuntia basilaris* growing in Death Valley: evidence from 77K fluorescence and quantum yield. *Oecologia* 71:221-228.
- Anderson J.M., W.S. Chow y D.J. Goodchild (1988) Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation. *En* Evans J.R., S. von Caemmerer y W.W. Adams III. (Eds.) Ecology of photosynthesis in sun and shade. CSIRO Editorial Services Unit Melbourne. Australia. Pp 11-26.
- Andrade, J.I. y P.S. Nobel (1996) Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:291-306.
- Assmann S.M. (1988) Stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation: an evaluation of the path dependent method. *Plant Cell and Environment* 11: 577-582.
- Ayres, G. (1970) *Análisis químico cuantitativo*. Harper & Row Publishers INC. España. 450pp.
- Baldocchi D. y S. Collineau (1994) *The physical nature of solar radiation in heterogenous canopies: spatial heterogeneity by plants*. Academic Press. San Diego, California. Pp. 21-71.
- Barradas V.L. (1991) Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44:57-64.
- Barradas, V.L. y M.G. Glez-Medellín (1999) Dew and its effect on two heliophile understorey species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *International Journal of Biometeorology* 43:1-7.
- Barradas, V.L., H.G. Jones y J.A. Clark (1998) Sunfleck dynamics and canopy structure in a *Phaseolus vulgaris* L. canopy. *International Journal of Biometeorology* 42: 34-43.
- Beaudet M. y C. Messier (1998) Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1007-1015.

- Becker, P., D.W. Erhart y A.P. Smith (1989) Analysis of forest light environments. Part I. Computerized estimation of solar radiation from hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* 44: 217-232.
- Benzing, D.H. (1976) Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1:330-348.
- Benzing, D.H. (1989) The mineral nutrition of epiphytes. Cap.2 *En* Lüttge (Ed.) *Vascular plants as epiphytes. Evolution and Ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin. pp167-199.
- Benzing, D.H. (1990) *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press. Estados Unidos. 354p
- Benzing, D.H. (1994) How much is known about the Bromeliaceae in 1994? *Selbyana* 15:1-7.
- Benzing D.H. y W.E. Friedman. 1981. Patterns of foliar pigmentation in the Bromeliaceae and their adaptive significance. *Selbyana* 5:224-240.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow (1971) The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsoid bromeliads. *Botanical Gazette* 132: 19-30.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow (1980) The nutritional dynamics of *Tillandsia circinnata* in Southern Florida and the origin of the "air plant" strategy. *Botanical Gazette* 14:165-172.
- Björkman, O. y B. Demming-Adams. (1995) Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. *En* Schulze, E.D. y M.M. Caldwell (Eds.) *Ecophysiology of Photosynthesis*. Editorial Springer. Alemania. pp.17-47
- Borland A.M y H. Griffiths (1997) A comparative study on the regulation of C₃ and C₄ carboxylation processes in the constitutive crassulacean acid metabolism (CAM) plant *Kalanchoë daigremontiana* and the C₃-CAM intermediate *Clusia minor*. *Planta* 201:368-378.
- Brighigna, L., M. Ravanelli, A. Minelli, L. Ercoli. (1997) The use of an epiphyte (*Tillandsia caput-medusae morren*) as a bioindicator of air-pollution in Costa Rica. *The Science of the Total Environment* 98: 175-180
- Brooks, J. R., T.M. Hinckley y D.G. Sprugel (1994) Acclimatation responses of mature *Abies amabilis* sun foliage to shading. *Oecologia* 100:316-324.
- Bullock S.H.(1986) Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archiv fur meteorologie, geophysik und bioklimatologie* 36:297-316.
- Calasans, C.F. y O. Malm (1997) Elemental mercury contamination survey in a chlor-alkali plant by the use of transplanted Spanish moss, *Tillandsia usneoides* (L.). *The Science of the Total Environment* 208 :165-177.
- Cano-Santana, Z., C. Cordero y E. Ezcurra. (1992) Termorregulación y eficiencia de intercepción de luz en *Opuntia opilifera* Weber (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana* 19: 63-72.

- Clark D.B., D.A. Clark, P.M. Rich, S. Weiss y S. Oberbauer (1996) Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26:747-757.
- Cockburn, W. (1985) Variation in photosynthetic acid metabolism in vascular plants: CAM and related phenomena. *New Phytologist* 101:3-24.
- Cushman J. C. y H.J. Bonhert (1999) Crassulacean acid metabolism: Molecular genetics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:305-332.
- Chazdon, R.L. (1986) Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology* 74:995-1012.
- Chazdon R.L. y C.B. Field (1987) Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73: 525-532.
- Chazdon, R.L. y S. Kaufmann (1993) Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.
- Chazdon, R.L. , R. Pearcy, D. Lee, N. Fetcher (1996) Photosynthetic responses of tropical forests plants to contrasting light environments. *En* Mulkey S.S., R.L. Chazdon, A.P. Smith. (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecology*. Chapman & Hall. Pp 27-45.
- Dejean, A., I. Olmsted y R.R. Snelling (1995) Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27: 57-70.
- Dejean A. y I. Olmsted (1997) Ecological studies on *Achmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History* 31:1313-1334.
- Demming-Adams B. y W.W. Adams III (1993) The xanthophyll cycle. *En* Young A. y G. Britton (Eds.) *Carotenoids in Photosynthesis*. Chapman & Hall. R.U. Pp. 206-251.
- Farquhar, G.D. y T. D. Sharkey (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-345.
- Farnsworth, E. J. y A.M. Ellison. 1996. Sun-shade adaptability of the red mangrove, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): changes through ontogeny at several levels of biological organization. *American Journal of Botany* 83:1131-1143.
- Frank, H.A. y R.J. Cogdell (1993) The photochemistry and function of carotenoids in photosynthesis. Pp 252-326 en Young A. y G. Britton (Eds.) *Carotenoids in Photosynthesis*. Chapman & Hall. R.U.
- Gamon J.A. y R.W. Pearcy (1989) Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia* 79:475-480.
- Gómez, M.A. y S. Winkler (1991) Bromeliáceas en manglares del Pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* 39: 207-214.

- Gould K.S., D.N. Kuhn, D.W. Lee y S.F. Oberbauer (1995) Why leaves are sometimes red. *Nature* 378: 241-242.
- Griffiths, H. (1988) Carbon balance during CAM: an assessment of respiratory CO₂ recycling in the epiphytic bromeliads *Achmea nudicalis* and *Achmea fendleri*. *Plant Cell and Environment* 11:603-611.
- Griffiths, H., U. Lüttge, K.H. Stimmel, C.E. Crook, N.M. Griffiths y J.A.C. Smith (1986) Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. III. Environmental influences on CO₂ assimilation and transpiration. *Plant, Cell and Environment* 9:385-393.
- Griffiths, H., M.S.J. Broadmeadow, A.M. Borland y C.S. Hetherington (1990) Short-term changes in carbon-isotope discrimination identify transitions between C₃ and C₄ carboxylation during Crassulacean acid metabolism. *Planta* 181:604-610.
- Hart J.W. (1988) *Light and plant growth. Topics in plant physiology: 1*. Editorial Unwin Hyman. Londres, R.U. 204p.
- Hartsock, T.L. y P.S. Nobel (1976) Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. *Nature* 262: 574-576.
- Hendry, G.A.F. y J.P. Grime (1993) *Methods in Comparative Plant Ecology*. Chapman & Hall. London. Pp.148-152
- Herbert, T. (1995) On the relationship of plant geometry to photosynthetic response. *En* Mulkey S.S., R.L. Chazdon, A.P. Smith. (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecology*. Chapman & Hall. Pp. 139-161.
- Hietz, P. (1997) Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology* 85: 767-775.
- Huante, P., E. Rincón e I. Acosta (1995) Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9: 849-858.
- Hunter, J.C. 1997. Correspondence of environmental tolerances with leaf and branch attributes for six co-occurring species of broadleaf evergreen trees in northern California. *Trees* 11:169-175
- Jones, H.G. (1992) *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. N.Y. 428p.
- Kitajima K., S.S. Mulkey y S.J. Wright (1997) Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. *Oecologia* 109:490-498.
- Lambers, H., F. S. Chapin III, T.L. Pons (1998) *Plant physiological ecology*. Springer. 540p
- Larcher, W. (1995) *Physiological Plant Ecology*. Springer. U.S.A. NY. 506p
- Lee, D.W., S.F. Oberbauer, P. Johnson, B. Krishnapilay y S.K. Yap. (2000) Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87(4): 447-455.

- Leegood, R.C. (1993) The calvin cycle and photorespiration-Cap.2 *en* P.J. Lea y R.c. Leegood (eds.) *Plant Biochemistry and Molecular Biology*, John Wiley & sons.
- Lösch, R. y E.-D. Schulze (1995) Internal coordination of plant responses to drought and evaporation demand. *En* E.-D. Schulze y M.M. Caldwell (Eds.) *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer. N.Y., E.U.A. Pp 185-204
- Lott,E.J.(1993) Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, México. *Occasional Papers of the California Academy Of Sciences* 148: 1-60.
- Lüttge, U., b. Klauke, H. Griffiths, J.A.C. Smith y K. H. Stimmel. (1986) Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of C₃ bromeliad *Pitcarnia integrifolia*. *Plant, Cell and Enviroment* 9: 411-419.
- Martin, C.E. (1994) Physiological Ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review* 60:1-82.
- Martin, C.E. y W. W. III Adams (1987) Crassulacean acid metabolism, CO₂-recycling, and tissue desiccation in the Mexican epiphyte *Tillandsia schiedeana* Steud (Bromeliaceae). *Photosynthesis Research* 11:237-244.
- Martin C.E., C. Eades y R.A. Pitner (1986). Effects of irradiance on crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Plant Physiology* 80: 23-26.
- Martin C.E., K.W. McLeod, C.A. Eades y A. F. Pitzer. (1985) Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae). *Botanical Gazette* 146: 489-494.
- Martin E. C. y J.N Siedow. (1981) Crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Spanish Moss). *Plant Physiology* 68: 335-339.
- Medina E. (1995) Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. *En* Bullock S.H., H.A. Mooney y E. Medina. (Eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Pp 221-242.
- Medina E., E. Olivares y M. Diaz (1986) Water stress and light intensity effects on growth and nocturnal acid acumulation in a terrestrial CAM bromeliad (*Bromelia humilis* Jacq.) under natural conditions. *Oecología* 70:441-446.
- Medina E., E. Olivares, M. Diaz y N. van der Merwe (1989) Metabolismo ácido de las crassuláceas en bosques húmedos tropicales. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 27:56-67.
- Myers D.A., D.N. Jordan y T.C. Vogelmann (1997) Inclination of sun and shade leaves influences chloroplast light harvesting utilization. *Physilogia Plantarum* 99.395-404.
- Nadkarni, N.M. (1981) Canopy Roots: Convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science* 214: 1023-1024.

- Nadkarni, N.M (1984) Epiphyte biomass and nutrient capital of Neotropical Elfin Forest. *Biotropica* 16 : 249-256.
- Niyogi, K.K. (1999) Photoprotection revised: Genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 333-359.
- Nobel P.S. (1978) Surface temperatures of cacti – influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-996.
- Nobel P.S. (1981) Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 61:1-17.
- Nobel P.S. (1988) *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. 270p.
- Nobel P.S y T.L. Hartsock (1983) Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant- *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71:71-75.
- Nobel P.S y Hartsock T.L. (1990) Diel patterns of CO₂ exchange for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiologia Plantarum* 78:628-634.
- Nomak E.J. y C.E. Martin (1997) Physiological and anatomical responses to water deficits in the CAM epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences* 158:818-826.
- Norman J.M. y Campbell G. S. (1989) Canopy structure. *En* Pearcy, R.W., Ehleringer J., Mooney H.A. y Rundel P.W. (Eds.) *Plant Physiological Ecology* Chapman & Hall. R.U. Pp.301-326
- Nyman, L.P., J.P. Davis, S.J. O'Dell, J. Arditti, G.C. Stephens y D.H. Benzing. (1987) Active uptake of amino acids by leaves of an epiphytic vascular plant, *Tillandsia paucifolia* (Bromeliaceae). *Plant Physiology* 83: 681-684.
- Oberbauer S. F. y M. Noudali (1998) Potential carbon gain of shingle leaves in juveniles of the vine *Monstera tenuis* (Araceae) in Costa Rica. *American Journal of Botany*. 85: 850-854.
- Osmond, C.B. (1978) Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology* 29:379-414.
- Osmond, C.B. y W.S. Chow (1988) Ecology of photosynthesis in the sun and shade: summary and pronostications. *En* Evans J.R., S. von Caemmerer y W.W. Adams III. (Eds.) *Ecology of photosynthesis in sun and shade*. CSIRO Editorial Services, Unit Melbourne. Australia. Pp. 1-10.
- Pérez-Estrada L.B., Z. Cano-Santana y K. Oyama (2000) Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequences. *Tree physiology* 20:629-632.
- Pittendrigh C.S. (1948) The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I- The bromeliad flora. *Evolution* 2:58-89.

- Rich, P.M. (1989) *A manual for analysis of hemispherical canopy photography*. Los Alamos National Laboratory Report LA-11733-M.
- Rich, P.M., D. B. Clark, D.A. Clark, S.F. Oberbauer (1993) Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65: 107-127.
- Richards, P.W. (1996) *The tropical rain forest*. Cambridge University Press. U.S.A. 575p.
- Rôcas, G., C. Franca y F. Rubio (1997). Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* 11; 469-473.
- Ross, J. (1981) *The radiation regime and architecture of plant stands*. Dr. W. Junk Publishers. Hol. 391p.
- Ryel R.J. y W. Beyschlag (1995) Benefits associated with sep foliage orientation in two tussock grasses of the American Intermountain West. A look at water-use-efficiency and photoinhibition. *Flora* 190: 251-260.
- Rzedowsky, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México. Pp.
- Skillman, J.B. y Winter K. (1997) High photosynthetic capacity in a shade tolerant crassulacean acid metabolism plant. *Plant Physiology* 113:441-450.
- Smith, J.A.C., H. Griffiths, M. Bassett y N.M. Griffiths (1985) Day-night changes in the leaf water relations of epiphytic bromeliads in the rain forest of Trinidad. *Oecologia* 67: 475-485.
- Smith, J.A.C., H. Griffiths, U. Lüttge (1986a) Comparative ecophysiology of CAM bromeliads. I. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad. *Plant Cell and Environment* 9: 359-376.
- Smith, J.A.C., H. Griffiths, U. Lüttge, C.E. Crook, N.M. Griffiths y K.H. Stimmel (1986b) Comparative ecophysiology of CAM bromeliads. IV. Plant water relations. *Plant Cell and Environment* 9: 395-410.
- Smith S.D. y P.S. Nobel (1986) *En* Baker N.R. y S.P. Long (Eds.) *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier. Amsterdam. 423p
- Sortibrán Martínez R.L. (1999) Efecto de la inclinación de los cladodios en la intercepción de luz y fijación de carbono en *Opuntia puberula* Pfeiffer. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Taiz, L. y E. Zeiger (1998) *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers. E.U.A. 792 p.
- Valladares F. y R.W. Pearcy (1997) Interactions between water stress, sun-shade acclimatation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell and Environment* 20:25-36.

- Von Willert , D.J., E. Brinckmann, B.M. Eller y B. Scheitler (1983) CO₂ exchange of CAM exhibiting succulents in the southern Namib desert in relation to microclimate and water stress. *Photosynthesis Research* 4: 289-298.
- Vu J.C.V., L.H. Allen y G. Bowes (1987) Drought Stress and elevated CO₂ effects on soybean ribulose biphosphate carboxylase activity and canopy photosynthetic rates. *Plant Physiology* 83: 573-578.
- Welker j.M., E.J. Rykiel, D.D. Briske y J.D. Goeschl (1985) Carbon import among vegetative tillers within two bunchgrasses: assessment with carbon-11 labelling. *Oecologia*. 67:209-212.
- Willmer C. y M. Fricker (1996) *Stomata*. Chapman & Hall. Londres, R.U. 375p.
- Young A. (1993a) Carotenoids in pigment-protein complexes. *En* Young A. y G. Britton (*Eds.*) *Carotenoids in Photosynthesis*. Chapman & Hall. R.U. pp.71-95.
- Young A. (1993b) Factors that affect the carotenoid composition of higher plants and algae. *En* Young A. y G. Britton (*Eds.*) *Carotenoids in Photosynthesis*. Chapman & Hall. R.U. Pp. 161-205.
- Yu F. y V.S. Berg (1994) Control of paraheliotropism in two *Phaseolus* species. *Plant Physiology* 106: 1567-1573.
- Zavala-Hurtado, J.A, F. Vite, E. Ezcurra (1998) Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae) a functional interpretation. *Ecology* 79:340-348.
- Zotz G. y J.L. Andrade (1997) Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads. *Journal of Plant Physiology* 152:545-554.
- Zotz G. Y Ziegler H. (1997) The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. *New Phytologist* 137: 223-229.

Apéndice I

Regresión Múltiple para la variable dependiente: altura del sitio 1; variable independiente: radiación total, época de lluvias. $R = 0.915$ $R^2 = 0.838$ R^2 ajustada = 0.784

$F(1,3) = 15.545$ $p < 0.029$ Error estándar del estimado: .517

	BETA	Error estándar de BETA	B	Error estándar de B	t(3)	p
Intercepción			1.487	0.320	4.646	0.018
Radiación Lluvias	0.915	0.232	0.000	0.000	3.942	0.029

Apéndice II

Regresión Múltiple para la variable dependiente: alturas de fotos sitios 1 y 2; variable independiente: índice de área foliar, época de lluvias. $R = 0.710$ $R^2 = 0.504$

R^2 ajustada = 0.422 $F(1,6) = 6.112$ $p < 0.048$ Error de estimación: 0.624

	BETA	Error estándar de BETA	B	Error estándar de B	t(3)	p
Intercepción			3.343	0.502	6.655	0.001
LAI Lluvias	-0.710	0.287	-0.323	0.131	-2.472	0.048

Apéndice III

Regresión Múltiple para la variable dependiente: altura del sitio 1; variable independiente: radiación instantánea promedio, época de lluvias. $R = 0.878$ $R^2 = 0.771$ R^2 ajustada = 0.695

$F(1,3) = 10.154$ $p < 0.049$ Error estándar del estimado: 0.614

	BETA	Error estándar de BETA	B	Error estándar de B	t(3)	p
Intercepción			1.560	0.372	4.194	0.024
Radiación Lluvias	0.878	0.275	0.011	0.003	3.186	0.049

Apéndice IV

Análisis Múltiple de Varianza para la factor concentración de clorofila total contra las factores: 1. especie, 2. colectas

Factores	Efecto df	Efecto MS	Error df	Error MS	F	p
1	5	6385.522	139	1098.250	5.814	0.000
2	3	26141.65	139	1098.250	23.802	0.000
12	15	3251.268	139	1098.250	2.960	0.000

Apéndice V

Análisis Múltiple de Varianza para la factor concentración de clorofila *a* contra las factores: 1. especie, 2. colectas

Factores	Efecto df	Efecto MS	Error df	Error MS	F	p
1	5	3.015	85	0.489	6.161	0.000
2	3	4.321	85	0.489	8.832	0.000
12	15	1.226	85	0.489	2.507	0.004

Apéndice VI

Análisis Múltiple de Varianza para la factor concentración de clorofila *b* contra las factores: 1. especie, 2. colectas

Factores	Efecto df	Efecto MS	Error df	Error MS	F	p
1	5	0.640	84	0.275	2.326	0.049
2	3	1.531	84	0.275	5.560	0.001
12	15	1.267	84	0.275	4.604	0.000

Apéndice VII

Prueba de Wilcoxon para la razón *a/b* contra especie y colecta

	N válida	T	Z	P
Especie y Cociente a/b	109	0	9.062	0.000
Colecta y Cociente a/b	109	734	6.843	0.000

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Apéndice VIII

Prueba de Wilcoxon para la factor carotenos contra las factores especie y colecta

	N válida	T	Z	P
Especie y Carotenos	109	143	8.630	0.000
Colecta y Carotenos	109	75	8.835	0.000

Apéndice IX

Análisis Múltiple de Varianza para el factor concentración de ácido málico contra las factores: 1. especie, 2. colectas

Factores	Efecto df	Efecto MS	Error df	Error MS	F	p
1	5	24.55	139	3.893	6.307	0.000
2	3	120.2	139	3.893	30.88	0.000
12	15	11.87	139	3.893	3.048	0.000

Apéndice X

Prueba de Wilcoxon para densidad de tricomas

Factores	N válida	T	Z	p
Exposición y Densidad	359	51	16.394	0
Posición y Densidad	359	49	16.395	0
Especie y Densidad	359	18	16.411	0

Apéndice XI

Prueba de Wilcoxon para área de tricomas

Factores	N válida	T	Z	p
Especie y Área	216	71	12.665	0
Exposición y Área	216	102	12.632	0
Posición y Área	216	98	12.636	0

Apéndice XII

Prueba de Wilcoxon para cobertura de tricomas

Factores	N válida	T	Z	p
Especie y Cobertura	359	24	16.408	0
Exposición y Cobertura	359	50	16.394	0
Posición y Cobertura	359	48.5	16.395	0

Apéndice XIII

Análisis Múltiple de Varianza para los factores ancho y largo del estoma contra las factores:

1. Especie, 2. Exposición

Factores	Lambda de Wilk	R de Rao	Df1	Df2	p
1	0.532	7.055	10	190	0.000
2	0.962	1.898	2	95	0.156
12	0.833	1.823	10	190	0.050

Apéndice XIV

Prueba de Wilcoxon para densidad de estomas

Factores	N válida	T	Z	p
Especie y Densidad	180	1	11.633	0
Altura y Densidad	180	1	11.633	0