

00322



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

84

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRON DE GERMINACION Y ESTABLECIMIENTO DE PLANTULAS DE *Tillandsia recurvata* L.: UNA CONTRIBUCION AL ESTUDIO DE SU DINAMICA METAPOBLACIONAL.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE.

B I O L O G A

P R E S E N T A :

LAURA HERNANDEZ ROSAS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE CASANOVES.

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



2003 FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
 DIVISIÓN NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
 AZÚCAR
 MILITAR

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
 Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
 Facultad de Ciencias
 Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Patrón de Germinación y Establecimiento de Plántulas de Tillandsia recurvata L.: Una Contribución al Estudio de su Dinámica Metapoblacional.

realizado por Laura Hernández Rosas.

con número de cuenta 09854770-4, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
 Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés.

Ma. Teresa Valverde V.

Propietario

Biol. Ernesto Vicente Vega Peña.

HP *Ernesto Vega Peña*

Propietario

Dr. Zenón Cano Santana.

Suplente

Dra. Margarita Collazo Ortega.

Margarita Collazo Ortega

Suplente

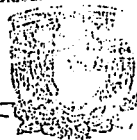
M.en C. María Esther Sánchez Coronado.

María Esther Sánchez Coronado

Consejo Departamental de Biología.

M.en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

B

A mi pequeña Eloise.

"Cada uno se transforma en aquello que busca". Michael Ende.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés, por haber sido la directora de esta tesis, por ser una excelente asesora. Agradezco infinitamente tu tiempo, tu apoyo, tu dedicación y paciencia. Por todo lo que pudimos compartir, gracias.

Al Biol. Ernesto Vicente Vega Peña, gracias por el tiempo que me dedicaste y por lo que aprendimos, por el tiempo que posteriormente le dedicaste a mi tesis, y por tus comentarios.

Al Dr. Zenón Cano Santana, por haber sido mi profesor y jurado, por tu tiempo, tu paciencia, y todo lo que me enseñaste. Principalmente por los valiosos comentarios que me hiciste, porque durante ese proceso que, aunque quizá fue corto, aprendí mucho y valoré la importancia de acercarse a personas tan sabias como tú. Gracias.

A la Dra. Margarita Collazo Ortega, por haber sido mi profesora, por el tiempo que dedicaste a mi tesis y por tus importantes comentarios, gracias.

A la M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado, por haber sido parte del jurado y dedicarle tiempo a mi tesis, por tus comentarios y explicaciones que me ayudaron a entender varias cosas, gracias.

Al Laboratorio Especializado de Ecología por permitirme el uso de sus instalaciones. A Mariana, Marcela, Rocío y Pedro, por su apoyo en el campo, que lo valoro como no tienen idea. Mil Gracias.

A mi hija Mariel E. por ser la razón principal que me impulsa a cumplir mis objetivos, por ser lo más grande y maravilloso en mi vida. Te amo nenita.

A mis padres Victor Hernández y Laura E. Rosas por su apoyo.
Laura Rosas, sin tu apoyo y ayuda jamás lo hubiera logrado. Infinitamente gracias.

A mis hermanos, Victor, Cristy y Carlos, por su apoyo, por ser simplemente maravillosos hermanos.

A Ulises, por el tiempo que hemos estado juntos, a pesar de la lejanía. Por tu amor. Gracias.

A Elda por ser mi amiga, por tus atinados consejos personales y académicos, por hacerme saber que cuento con tu apoyo incondicionalmente. Gracias.

A Vania y Pablo, por haber recorrido juntos esta última parte, por su apoyo en todo momento y en el campo (aunque alguna vez los haya explotado), por todas esas pláticas que tuvimos la oportunidad de compartir, porque son unos amigos maravillosos, simplemente por su cariño, gracias.

A Ramón, Marcos y Rafá, por todo aquello que pudimos compartir durante el la carrera y por acompañarme en esta. Los quiero.

A mi tía Guadalupe, a mis primos y a mis sobrinos, por formar parte de mi familia y por su cariño. Enriqueta muchas gracias por permitirme compartir tu más grande orgullo, gracias.

A Claudia por ser mi amiga y consejera, por todas las veces que me has escuchado y por todo el apoyo que me has brindado en diferentes situaciones. Gracias.

A todos mis compañeros de la Facultad, les agradezco lo mucho o poco que compartimos.

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
CAPITULO I – INTRODUCCIÓN	
1.1 Presentación	2
1.2 El hábito epífita	4
1.2.1 El ambiente epífita	6
1.2.2 Adaptaciones morfofisiológicas	10
1.3 Germinación y establecimiento	14
1.4 Las plantas epífitas y su estructura metapoblacional	17
1.4.1 La teoría metapoblacional	17
1.4.2 El caso de las epífitas	18
1.4.3 La teoría metapoblacional en el campo de la conservación	20
1.5 Objetivos	21
CAPITULO II – MATERIALES Y MÉTODO	
2.1 Las especies de estudio	22
2.1.1 La epífita	22
2.1.2 Las hospederas	24
2.2 Sitio de estudio	25
2.3 Métodos	27
2.3.1 Patrón natural de establecimiento de plántulas de <i>T. recurvata</i>	27
2.3.2 Supervivencia y crecimiento de plántulas de <i>T. recurvata</i>	30
2.3.3 Germinación <i>in situ</i>	32
CAPITULO III - RESULTADOS	
3.1 Descripción de los microambientes	34
3.2 Patrón natural de establecimiento de plántulas de <i>T. recurvata</i>	37
3.3 Supervivencia de plántulas	37
3.4 Crecimiento	44
3.5 Germinación	48
CAPITULO IV - DISCUSIÓN	
4.1 El papel del microambiente	49
4.2 Germinación	51
4.3 Supervivencia y crecimiento	55
4.3.1 Patrón de establecimiento	58
4.4 La importancia de la germinación y el establecimiento en un contexto metapoblacional	60
4.5 Conclusiones	64
LITERATURA CITADA	66

RESUMEN

Las plantas epífitas tienen una distribución espacial agregada, en la que cada hospedero funciona como un parche habitable. En este sentido, los sistemas epífita-hospedero pueden ser concebidos como metapoblaciones, en los que se dan eventos de colonización y extinción local que dan lugar a una dinámica metapoblacional particular. El proceso de colonización de nuevos parches inicia con la llegada de las semillas, la germinación y su establecimiento como plántulas.

Esta tesis se llevó a cabo en Zapotitlán Salinas, en el Valle de Tehuacán, Pue. y se centra en el análisis de los factores que afectan la germinación y establecimiento de la epífita *Tillandsia recurvata* L. Los factores que se tomaron en cuenta fueron la posición de las semillas y las plántulas al interior de la copa del árbol en diferentes microambientes, dados por la región (parte interior, intermedia y externa del árbol) y el estrato (altura a la base, altura media y altura a la copa). Además, se incluyó el efecto de la especie de planta hospedera, evaluando el éxito de la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de *T. recurvata* sobre tres especies de árboles (*Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox* y *Acacia bilimekii*).

Se realizaron tres experimentos centrales: la germinación *in situ*, el seguimiento de la sobrevivencia y la cuantificación del crecimiento de plántulas de *T. recurvata*. Se registraron bajos porcentajes de germinación, donde el estrato afectó significativamente la germinación, presentándose los más altos porcentajes la Copa (5.15%). Se observó que *A. bilimekii* proporciona las mejores condiciones para la sobrevivencia de *T. recurvata*, ya que en este hospedero se registró la mayor proporción de sobrevivientes. Los microambientes localizados en la región Externa resultaron ser los más favorables para el crecimiento de la *Tillandsia*. Los microambientes que se encuentran localizados en partes expuestas e iluminadas favorecen en general el desempeño de *T. recurvata*.

Estos resultados nos informan sobre las condiciones que ofrece cada especie de hospedero en diferentes partes de su copa y nos permiten profundizar nuestra comprensión sobre las preferencias de hábitat por parte de esta epífita. A su vez, los resultados de este trabajo contribuyen al entendimiento de la dinámica metapoblacional de *T. recurvata* a través del análisis de algunos de los factores que determinan el establecimiento de nuevas poblaciones.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación

El tema de esta tesis es una contribución al proyecto *Demografía, estructura genética y dinámica metapoblacional de Tillandsia recurvata en Tehuacán, Puebla*, que está llevando a cabo el Grupo de Ecología de Poblaciones de la Facultad de Ciencias, UNAM. Este proyecto se basa en la teoría metapoblacional, que plantea la existencia de sistemas o poblaciones de una misma especie con una distribución espacial a manera de parches y en el que las poblaciones están conectadas entre sí a través de la migración o dispersión de individuos. La dinámica de estos sistemas metapoblacionales está dada por los procesos de colonización-extinción, los cuales son esenciales para el mantenimiento y permanencia de la metapoblación.

La teoría metapoblacional fue propuesta por primera vez por Richard Levins en 1969. Este entomólogo, estudioso de los insectos que forman plagas, proponía que éstas no estaban regidas únicamente por su dinámica poblacional a nivel local ya que la plaga aprovecha al máximo los recursos disponibles en un cultivo hasta agotarlos, lo cual tiene como consecuencia la extinción de las poblaciones a este nivel local. Sin embargo, el mantenimiento de las plagas a nivel regional se da gracias a la migración de individuos que colonizan otros habitats disponibles o parches colonizables. Levins propone que en la naturaleza existen muchos organismos que presentan este tipo de estructura

metapoblacional, en donde la permanencia de una especie a nivel regional depende de un balance entre colonizaciones y extinciones.

Esta tesis aborda el estudio de un sistema epífita-hospedero en el que es clara la existencia de una estructura metapoblacional, debido a que la distribución de la epífita se da a manera de parches y su permanencia depende de la dispersión de semillas hacia nuevos hospederos. La epífita coloniza diferentes árboles, que constituyen los parches disponibles; estos, a su vez, tienen una longevidad limitada y tarde o temprano mueren, produciendo la extinción de la población local que soportan en su copa. La dispersión de las semillas, que es llevada a cabo por el viento, permite la colonización de nuevos parches disponibles no colonizados y mantiene un nivel de interacción entre poblaciones locales.

La planta epífita en la que se centra esta tesis es *Tillandsia recurvata* L. Esta planta tiene una amplia distribución en diversos ecosistemas a lo largo del continente Americano. En México se le encuentra en gran abundancia en zonas semiáridas, como es el caso de la región de Tehuacán-Cuicatlán, en donde se está llevando a cabo el proyecto del que forma parte esta tesis. Esta epífita forma metapoblaciones colonizando las copas de diferentes hospederos y manteniendo una dinámica de colonización-extinción de poblaciones locales a nivel regional (Valverde, 2001).

El proyecto general del que forma parte esta tesis pretende abordar el estudio de los aspectos fundamentales que regulan el funcionamiento de una metapoblación de *T. recurvata*. De esta manera, se está estudiando la dinámica de los parches colonizables y de diversas poblaciones locales de *T. recurvata* para generar un modelo que permita proyectar el comportamiento de la metapoblación a nivel global. También se pretenden evaluar aspectos de dispersión, tanto a nivel de experimentación directa (seguimiento de

semillas marcadas), como a partir de marcadores moleculares (microsatélites – análisis parental), así como aspectos relacionados con el éxito de la germinación de semillas y establecimiento de plántulas. Es en este último punto en el que los resultados de la presente tesis se encuentran centrados. En particular se pretende estudiar el éxito de la germinación de semillas y establecimiento de plántulas de *T. recurvata* en diferentes hospederos, tomando en cuenta las características de los diferentes microambientes que se forman en sus copas, es decir, las variaciones que podemos encontrar en éstos, con respecto a la temperatura y la luz, así como las características de la arquitectura del árbol, ya que la posición de las ramas, la estructura foliar y las características fenológicas del árbol pueden modificar las condiciones que se presentan en cada microambiente y, por tanto afectar el establecimiento de las plántulas de *T. recurvata*. De esta manera, se pretende evaluar la importancia de estos factores en la formación de nuevas poblaciones locales en el contexto de la dinámica metapoblacional.

A continuación se presenta una breve revisión bibliográfica de los temas más relevantes que aborda esta tesis: el hábito epífita, la importancia de la germinación y el establecimiento en la colonización de hospederos y la estructura metapoblacional que caracteriza a los sistemas epífita-hospedero.

1.2 El hábito epífita

Las epifitas crecen sobre los troncos y ramas de árboles y otras plantas sin establecer relaciones metabólicas con su hospedero, como ocurre en el caso de la simbiosis o el parasitismo (Richards, 1952; Lüttge, 1989). Las plantas epifitas son definidas como aquellas que pasan al menos parte de su ciclo de vida posadas sobre otras plantas, pero sin tomar recursos directamente de ellas (Benzing, 1990), ya que sólo las utilizan como

medio de soporte, obteniendo sus recursos y nutrimentos del agua de lluvia o del vapor de agua del aire (Valdivia, 1977). Para Madison (1977) y Lütge (1989), una verdadera epífita es aquella planta que germina en la superficie de otra planta viva y pasa todo su ciclo de vida sin tener conexión alguna con el suelo. Por esta razón las epífitas, a diferencia de las plantas terrestres, tienen que enfrentarse a condiciones ambientales extremas y limitantes (como son las deficiencias nutricionales e hídricas), a las cuales se han adaptado fisiológica y morfológicamente en el curso de la evolución (Benzing, 1978; Nadkarni y Matelson, 1992). Tomando en cuenta lo limitante de su ambiente, las epífitas presentan una riqueza sorprendentemente alta de especies, que ocupan una gran diversidad de nichos. En el caso de las epífitas tropicales, la diversificación se ha visto aún más favorecida por la variedad de sustratos, la presencia de una variedad de polinizadores y la existencia de diferentes microclimas. Estas se han postulado como unas de las causas de la gran riqueza de especies epífitas que ocupan ecosistemas tropicales (Gómez-Pompa, 1971; Zimmerman y Olmsted, 1992).

Diez por ciento de todas las plantas vasculares son epífitas (Kress, 1986), de las cuales alrededor de la mitad se distribuyen en selvas tropicales, mientras que el resto se encuentran en otros tipos de vegetación dentro y fuera de los trópicos (Richards, 1952). La familia Orchidaceae incluye cientos de géneros y miles de especies de epífitas típicas. Por otra parte, la familia Bromeliaceae es muy numerosa, ocupando sobre todo la región de América tropical. La abundancia de las bromelias entre el gremio de las epífitas se debe sobre todo a que toleran hábitats con condiciones extremas, que no siempre son colonizables por otras epífitas (Richards, 1952).

En general, las epífitas se enfrentan con una baja disponibilidad de agua y nutrientes, cambios bruscos de temperatura, y un sustrato habitable que se distribuye a

manera de parches; además este sustrato no es muy estable sino que ofrece condiciones favorables sólo de forma intermitente (Benzing, 1981).

Sin embargo, las epífitas han sido llamadas parásitas de "espacio", debido a que se puede establecer una competencia entre éstas y su hospedero por un recurso muy importante: la luz (Richards, 1952; Valdivia, 1977; Luttge, 1989). Por otro lado, la colonización por epífitas puede imponer un estrés mecánico (Luttge, 1989). Por ejemplo, cuando la densidad de epífitas en algunas ramas es alta, se puede llegar a provocar indirectamente su putrefacción o infestación microbiana, provocando su descomposición y posteriormente su caída (Valdivia, 1977); en ocasiones, cuando la densidad de epífitas abarca gran parte del árbol, puede llegar a matarlo (Valdivia, 1977). Por estas razones, en varios países tropicales regularmente se eliminan las epífitas de los árboles, para evitar su putrefacción y su muerte (Luttge, 1989). Incluso existen mecanismos naturales de eliminación de epífitas, como es el caso de la simbiosis entre el árbol *Cecropia obtusifolia* y las hormigas del género *Azteca* quienes dejan a su hospedero libre de ellas (Perry, 1985).

1.2.1 El ambiente epifito. Las condiciones que caracterizan al ambiente epifito son principalmente la limitación de recursos, generalmente una baja disponibilidad de agua y nutrientes. Estos factores limitan el crecimiento potencial de plantas epífitas (Zotz, 1995). Muchas epífitas se distribuyen en la parte más alta del dosel, sobre todo en las selvas tropicales, en la que el dosel es demasiado cerrado y sólo su parte externa recibe una mayor radiación luminica (Richards, 1952). Esta ventaja compensa para las epífitas la ausencia de suelo y la limitación en la disponibilidad de agua. Sin embargo, en algunas ocasiones las epífitas ocupan las ramas más pequeñas o el tronco principal a la altura de la base de los árboles, donde la incidencia de radiación fotosintéticamente

activa es mucho menor (Richards, 1952). La luz es un recurso fundamental en el crecimiento de las plantas y su abundancia o disponibilidad para las epífitas varía dependiendo del estrato en el que se encuentren, sobre todo porque la luz azul que es importante para llevar a cabo el proceso de la fotosíntesis es filtrada a través del dosel (Lüttge, 1989). Sobre todo en las selvas húmedas la luz es uno de los factores que determina fuertemente la distribución vertical de las epífitas en el dosel, más que la humedad y la disponibilidad de CO_2 (Richards, 1952). Cada especie de epífita tiene diferentes requerimientos microclimáticos; algunas especies están restringidas a lugares iluminados, mientras que otras ocupan sitios sombreados, y otras poseen un amplio intervalo de tolerancia, por lo que pueden ocupar una mayor diversidad de microambientes (Richards, 1952).

Al igual que la luz, la concentración de CO_2 atmosférico también varía a lo largo del gradiente de altura del dosel. La parte más cercana a la tierra tiene una mayor concentración de CO_2 , mientras que en estratos más altos baja la concentración de CO_2 ; por lo tanto, las plantas epífitas que se establecen a grandes alturas deben llevar a cabo la fotosíntesis con menores concentraciones de CO_2 que las que se ubican en la parte baja del dosel (Lüttge, 1989).

La disponibilidad de humedad y sus variaciones espacio-temporales son cruciales para la presencia de epífitas (Richards, 1952; Johanson, 1974). El ambiente epífita está sujeto a frecuentes y rápidas fluctuaciones en la disponibilidad de agua, determinada por la precipitación, la temperatura, y la evapotranspiración, la humedad atmosférica y la velocidad del viento (Madison 1977; Lüttge, 1989). Por otro lado, la capacidad de retención de agua de la corteza de los árboles es mucho menor que la del suelo (Benzing, 1981), lo que determina que las epífitas deban pasar largos periodos de tiempo sin acceso

a la humedad por sus raíces. Esto ha llevado a través de la evolución, al desarrollo de mecanismos para almacenar agua (es decir, epífitas tipo "tanque") y disminuir su pérdida durante periodos de sequía (Madison, 1977).

Cuando llueve, una parte del agua cae directamente al suelo y otra es absorbida por el dosel; el resto escurre a través de los troncos. Dicho escurrimiento, llamado flujo caulinar, arrastra nutrientes disueltos, los cuales pueden ser utilizados por las epífitas (Parker, 1995).

Con el flujo caulinar se acumulan nutrientes minerales y materia orgánica que son almacenados en las fisuras de la corteza del forofito (es decir, el hospedero). Estas pequeñas acumulaciones de humus se concentran principalmente en las ramas horizontales de los árboles. Muchas epífitas son capaces de coleccionar y almacenar grandes cantidades de materia orgánica en el interior de sus rosetas, la cual pueden utilizar conforme se va descomponiendo y puede ser absorbida a través de sus raíces. Por otro lado, las llamadas epífitas atmosféricas dependen exclusivamente de las pequeñas cantidades de nutrientes presentes en el aire y en la precipitación (Richards, 1952). Las cantidades del sustrato sobre el que se establecen las epífitas pueden variar debido a la inclinación de las ramas, las cuales pueden ser desde totalmente horizontales (a lo largo de una rama) hasta totalmente verticales (en el tronco principal). La inclinación de las ramas representa un problema para la llegada de semillas, la germinación y establecimiento de plántulas. Esto se ha resuelto, a través de la evolución, gracias al desarrollo de características específicas en la morfología de las semillas (es decir, pelos o mucilagos adherentes) y en sus mecanismos de dispersión, que muchas veces incluyen dispersores que llevan las semillas a micrositios específicos en los forofitos.

El tipo de corteza que posee cada especie de forofito es esencial para determinar el éxito del establecimiento de una epífita, ya que la corteza será la que proporcione el medio para la germinación y anclaje de las plántulas. Por ejemplo, para muchas bromelias las cortezas suaves representan un anclaje inseguro, mientras que las cortezas rugosas y con fisuras pueden ofrecer sitios fáciles de colonizar (Richards, 1952).

El ambiente epífita tiene la particularidad de ser temporal y discontinuo. Las ramas sobre las cuales crecen muchas epifitas están disponibles sólo por cortos periodos de tiempo en relación al tiempo de vida del árbol y los árboles pueden perder sus ramas e incluso morir. Por esta razón, la forma de permanencia de estas especies depende siempre de la colonización de nuevos espacios y nuevos forofitos. Asimismo, es por esto que las epifitas son conocidas como nómadas biológicos (Richards, 1952) y pueden estar estructurados a manera de metapoblaciones (Valverde, 2001).

Algunas especies epifitas presentan ciertas preferencias por sus hospederos, ya que las características de sus cortezas varían entre especies por su rugosidad, estabilidad, porosidad y características químicas (Johanson, 1974; Valdivia, 1977; Benzing, 1978). La especificidad de la relación epífita-hospedero está determinada principalmente por los requerimientos de las epifitas. La distribución de las epifitas en las diferentes partes del forofito es el resultado de gradientes microclimáticos a lo largo y ancho del árbol, en interacción con las adaptaciones de cada especie epífita (Richards, 1952).

A pesar de las fuertes limitaciones que presenta el ambiente epífita, existen varias ventajas evidentes para la especie epifitas en comparación con las plantas terrestres: 1) no están expuestas a las inundaciones, 2) se encuentran fuera del alcance de muchos depredadores, 3) la competencia entre ellas por nutrimentos, luz y agua no es intensa y 4) su posición elevada en el dosel favorece la polinización y dispersión de semillas. Las

plantas epífitas han persistido y se han diversificado gracias a las adaptaciones que han desarrollado en el curso de la evolución como respuesta a las diversas presiones de selección.

1.2.2 Adaptaciones morfofisiológicas de las epífitas. Las epífitas tienen una extraordinaria variedad de características morfológicas que pueden ser concebidas como adaptaciones particulares en el ambiente xerófito (Richards, 1952). Existen diferentes clasificaciones de las plantas epífitas con respecto a sus formas de vida. Con respecto a su forma de nutrición y a su dependencia del sustrato, hace muchos años se habían clasificado en: protoepífitas, formadoras de nido y epífitas tanque (Smith et al., 1986). Tomando en cuenta los mismos factores (forma de nutrición y sustrato) Pittendrigh (1948, en Lüttge, 1989), propuso una clasificación para *Bromeliaceae* que es una de las familias más grandes y diversas en lo que respecta a epífitas, aunque también está representada por formas terrestres (Madison, 1977; Smith et al., 1986).

Tipo I. Suelo-raíces. Son especies terrestres que dependen de un sistema típico de suelo-raíz, a través del cual obtienen agua y nutrimentos. Algunas especies están cubiertas por escamas, aunque estas no poseen ninguna función (Burt-Utley y Utley, 1977).

Tipo II. Tanque-raíz. Estas plantas pueden ser terrestres o epífitas. En muchas bromelias el arreglo de las hojas a manera de rosetas forman una especie de tanque, en el cual se acumula el agua de la lluvia y materia orgánica. La capacidad de retención de líquidos en el tanque no es muy grande; sin embargo, poseen un sistema de raíces bien desarrollado que crece en la base de las hojas y que les permite absorber agua y nutrimentos eficientemente. Tienen escamas que posibilitan una ligera contribución para la obtención de agua y solutos (Lüttge, 1989).

Tipo III. Tanque-tricomas absorbentes.- Todas las especies de este grupo son epífitas y poseen una raíz que se encuentra reducida a cumplir una función mecánica. El tanque que se forma a partir de la base de las hojas está bien desarrollado y puede contener considerables cantidades de materia orgánica y agua. Poseen tricomas en la base de las hojas responsables de la obtención de agua y nutrientes (Burt-Utley y Utley, 1977).

Tipo IV. Atmosféricas. Estas epífitas poseen tricomas absorbentes y la raíz es prácticamente un mecanismo de fijación. Casi toda la superficie de las hojas está cubierta por escamas o tricomas altamente especializados a través de los cuales absorben agua y nutrimentos. El tanque se encuentra poco desarrollado. La mayoría de las especies de este grupo son del género *Tillandsia*, formado por atmosféricas extremas que carecen totalmente de tanque (Lüttge, 1989).

En el caso de las bromelias, tanto los tricomas como el tanque tienen una función similar, es decir, aunque son estructuras diferentes, en sentido estricto ambas son la causa de que la planta pueda obtener agua y nutrimentos (Benzing, 1990). Muchas especies formadoras de tanque poseen raíces que son capaces de absorber agua, aunque en bajas cantidades, a diferencia de las plantas atmosféricas que cuando presentan raíz ésta tiene una función únicamente mecánica y los tricomas son los únicos órganos de absorción (Richards, 1952). Estos tricomas son capaces de hidratarse directamente del vapor de agua (Lüttge, 1989). Generalmente en las especies que presentan tricomas, éstos se encuentran en casi toda su superficie foliar (Richards, 1952). Además, la presencia de tricomas les permite soportar altos niveles de sequía, temperatura y radiación solar lo que, en conjunto con el metabolismo CAM presente en muchas de ellas, reduce su vulnerabilidad al daño por radiación (Benzing, 1990). En general, las plantas epífitas

tienen a ser xeromórficas mientras que su hospedero se caracteriza normalmente por presentar hojas mesomórficas (Benzing, 1990).

El cambio del papel de la raíz (de absorción y fijación a solo fijación), la provisión de una fuente sustituta de recursos hídricos y nutritivos (tanque) y la especialización de los tricomas epidérmicos para la adquisición de agua y nutrientes, constituyen una manera de obtener los recursos necesarios para subsistir dentro del hábitat epífita y sugiere que los mecanismos para optimizar agua, asimilar carbono y obtener nutrientes surgieron como consecuencia de fuertes presiones de selección (Lüttge, 1985).

Las epifitas necesitan ser capaces de absorber agua rápidamente cuando ésta se encuentra disponible y conservarla cuando no lo está. Muchas epifitas presentan mecanismos que les permiten almacenarla y eficientizar su uso durante los periodos de sequía (Madison, 1977), tales como la formación de tanque, la presencia de tricomas y/o tejidos suculentos. El uso del agua está estrechamente relacionado con el metabolismo de asimilación de carbono. Como ya se mencionó muchas epifitas presentan metabolismo ácido de las crasuláceas (en inglés, representado por las siglas CAM) (Richards, 1952). La fijación nocturna de CO_2 atmosférico que es característica de plantas CAM representa una alta eficiencia de asimilación de carbono, reduciendo simultáneamente la pérdida de agua durante los periodos de luz a través del cierre de los estomas.

Aunque muchas epifitas tienen metabolismo tipo C_3 , el metabolismo CAM es común en bromelias, helechos y orquídeas, así como en otros grupos de epifitas (Lüttge, 1989). La familia Bromeliaceae es el grupo que contiene una mayor proporción de especies con metabolismo CAM, seguida por la familia Orchidaceae (Griffiths y Smith, 1983). La abundancia de especies con metabolismo CAM entre las bromelias epifitas

sugiere que el ambiente epífita tiende a estar constituido por microambientes áridos, a pesar de que muchas epifitas habitan zonas lluviosas (Lüttge, 1989). Como ya se vió, muchas epifitas muestran adaptaciones xeromórficas, lo que les ha permitido colonizar también regiones semi-desérticas o con estaciones secas muy pronunciadas (Madison, 1977). La mayoría de las epifitas pierden agua lentamente en periodos secos, pero algunas, al igual que otras plantas xerófitas, son capaces de transpirar más rápido que las típicas plantas terrestres cuando el agua se encuentra disponible (Richards, 1952). En el caso de las plantas del género *Tillandsia*, la presencia del metabolismo CAM les confiere tolerancia a altas radiaciones solares, gracias a lo cual pueden establecerse en ramas pequeñas y muy expuestas; sin embargo, esta característica les ha proporcionado cierta sensibilidad al exceso de humedad, debido a que ésta provoca la deformación de los tricomas que como consecuencia forman una ligera película de agua sobre los estomas, dificultando el intercambio gaseoso y originando así la putrefacción y la muerte de los individuos (Benzing y Renfrow, 1974; Lüttge, 1989).

Durante periodos de sequía, cuando los estomas están cerrados, muchas epifitas con metabolismo CAM pueden reciclar el CO_2 que se encuentra dentro de las hojas por un largo periodo de tiempo y de esta manera ser tolerantes el estrés hídrico (Richards, 1952) a esta forma de metabolismo se le denomina *CAM idling*. Otras epifitas son poiquilohídricas, lo que significa que pueden deshidratarse temporalmente sin dañarse irreversiblemente hasta que el agua se encuentre disponible de nuevo (Madison, 1977; Lüttge, 1989).

En lo que se refiere a su producción o propagación, muchas epifitas presentan la posibilidad de propagarse vegetativamente a través de la producción de ramets, la cual es una forma de asegurar el éxito a corto plazo, manteniendo la ocupación y la explotación

de microambientes ya probados. Por otro lado, las epífitas producen semillas con un alto potencial para dispersarse, lo que les permite la colonización de nuevos micrositios en el mismo o diferente hospedero (Benzing, 1981). Las semillas de las epífitas frecuentemente cuentan con estructuras accesorias, tales como pelos o alas, que les permiten dispersarse por el viento. El tamaño de las semillas suele ser reducido, gracias a lo cual, además, pueden llegar a pequeñas fisuras donde encuentran un microambiente adecuado para germinar. El tamaño de las semillas generalmente muestra una relación inversa con el número de semillas que se producen (Harper *et al.*, 1970). Así, las plantas epífitas suelen producir una cantidad numerosa de semillas, lo cual aumenta sus probabilidades de éxito y permite el mantenimiento de la población.

1.3 Germinación y establecimiento de plantas epífitas

Para que las semillas de las epífitas logren llegar a un sitio seguro para germinar y establecerse, primero deben dispersarse eficientemente, para lo cual cuentan como ya se mencionó, con ciertas particularidades morfológicas. De los 850 géneros de epífitas vasculares, 605 no poseen apéndices accesorios en sus semillas, pero su tamaño es menor de 1 mm, lo que les permite ser dispersadas fácilmente por el viento o la lluvia (Madison, 1977). Por su parte, las semillas aladas o plumosas se encuentran en 37 géneros de epífitas y son características de las familias Bromeliaceae, Asclepidaceae, Gesneriaceae y Rubiaceae (Madison, 1977).

Debido a su pequeño tamaño y a la alta permeabilidad de sus testas, el proceso de imbibición de las semillas de muchas epífitas se lleva a cabo rápidamente. Al hidratarse la semilla se dispara la germinación, proceso en el que también la radiación solar juega un papel sumamente importante (Madison, 1977; Caldiz y Fernández, 1995). Esta

hidratación es un hecho crítico para las epifitas dentro de un ambiente que normalmente es seco y la disponibilidad de agua es intermitente y breve (Madison, 1977).

Las semillas de muchas epifitas no presentan latencia ni tampoco tienen una longevidad prolongada, por lo que es importante que germinen rápidamente. Su longevidad rara vez supera los seis meses y después de este tiempo la tasa de germinación disminuye abruptamente (Caldiz y Fernández, 1995). La ausencia de latencia refleja la necesidad de mecanismos eficientes para la dispersión (Madison, 1977).

Durante el proceso de germinación, algunas epifitas elaboran estructuras suculentas, como cotiledones, hipocótilos, protocormos, o raíces primarias, las cuales tienen como función el almacenamiento de agua y nutrimentos que permitan a la plántula sobrevivir durante los periodos de sequía, hasta lograr el establecimiento (Madison, 1977; Benzing, 1990).

La aridez del ambiente epífita constituye la principal amenaza para la plántula. En esta etapa en la que muchas epifitas sufren una alta mortalidad relacionada con el estrés hídrico debido a su tamaño tan pequeño, pues el volumen es mayor al área de absorción (Zotz, 1995). Esto las hace altamente vulnerables a la radiación solar y como consecuencia tienden a deshidratarse y marchitarse. Otras causas importantes de mortalidad de plántulas en especies epifitas son: 1) caer con la exfoliación de la corteza, 2) secreción de sustancias alelopáticas por parte de las cortezas, que inhiben el crecimiento de las plántulas, 3) establecimiento en ramas muy delgadas que son más vulnerables a caerse como ocurre en *T. aëranthos* y *T. recurvata* (Caldiz y Fernández, 1995). Aún si la tasa de mortalidad disminuye en etapas posteriores, de cualquier modo

la sobrevivencia de las epífitas estará limitada por la longevidad del sustrato (Zotz, 1995).

En general, el reclutamiento exitoso de plántulas emergidas a partir de semillas es esencial para la persistencia a largo plazo de las poblaciones naturales (Ratsirarson *et al.*, 1995). Cuando el reclutamiento de plántulas disminuye, decrece el tamaño de la población y aumenta el número de sitios disponibles para ser colonizados (Harper, 1977; Ackerman y Zimmerman, 1996).

Por otra parte, las epífitas con propagación vegetativa producen ramets con sus propias raíces adventicias, las cuales les proporcionan la habilidad de fragmentarse y persistir independientemente (Madison, 1977).

No todos los árboles de una comunidad proveen sitios seguros para la germinación y establecimiento de epífitas; esto dependerá de las características microambientales que ofrezcan en sus distintos micrositos, tales como la humedad, la exposición de las ramas, la morfología de la corteza, entre otras, las cuales determinan el éxito del anclaje de las semillas y el establecimiento de las plántulas (Benzing, 1990). Otras características esenciales de las que depende el anclaje de las semillas son la textura de la corteza, su estabilidad, el hábito de crecimiento de las ramas, la presencia de espinas y si el hospedero es deciduo o perenne (Caldiz y Fernández, 1995). Es importante mencionar que no todas las plantas epífitas muestran preferencia por un hospedero particular. Benzing (1980) sugiere que las bromelias son menos selectivas que las orquídeas y los muérdagos, ya que estos últimos suelen mantener cierta fidelidad a su hospedero. En varios casos se ha visto que la especie leñosa que se encuentra con mayor abundancia en la comunidad es la que soporta una mayor cantidad de epífitas. Sin embargo, existen casos en los que alguna especie de árbol muy común en la comunidad

se distingue por la ausencia de plantas epífitas, lo que sugiere que presentan condiciones poco favorables para la germinación, limitando el crecimiento de las poblaciones de epífitas (Benzing, 1990). Se puede decir que la especificidad en un sistema epífita-hospedero se determina por las necesidades químicas y/o biológicas de las semillas o plántulas, en interacción con las características que le proporcione el hospedero (Benzing, 1990).

1.4 Las plantas epífitas y su estructura metapoblacional

1.4.1 La teoría metapoblacional. La dinámica de una población está dada por los parámetros demográficos básicos, que son la natalidad, la mortalidad y la migración (Valverde, 1999; Silvertown y Lovett-Doust, 1993). Generalmente la migración es completamente ignorada, ya que en la mayoría de los análisis de dinámica poblacional se considera que las poblaciones en la naturaleza se comportan como sistemas cerrados (Hanski, 1998). Rara vez se toma en cuenta el efecto de la migración, entre otras cosas debido a la dificultad que presenta para medirse directamente. Sin embargo, es preciso reconocer que la mayoría de las poblaciones naturales son sistemas abiertos en los que hay un movimiento constante de individuos entre ellas, lo que además posibilita la colonización de nuevos espacios (Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

Al reconocer esto, Levins (1969) plantea por primera vez la existencia de metapoblaciones en la naturaleza, dando a conocer el concepto metapoblacional y proporcionando un modelo matemático sencillo para abordar su estudio a nivel teórico (Begon *et al.*, 1996). Levins reconoce que las diferentes poblaciones de una especie no se encuentran aisladas en la naturaleza, sino que mantienen contacto entre ellas a través de la migración de individuos. A ese conjunto de poblaciones de la misma especie

interconectadas por la migración se le conoce como metapoblación (Valverde, 1999). A escala temporal, las poblaciones locales que conforman una metapoblación no son eternas, sino que están destinadas a desaparecer tarde o temprano. Estas poblaciones locales tienen una distribución espacial a manera de parches (que pueden presentarse a diferentes escalas espaciales, dependiendo de la especie), que muchas veces reflejan la heterogeneidad pasada o presente del hábitat (Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

Generalmente en una metapoblación sólo una fracción de los parches disponibles se encuentra ocupados en un tiempo dado. El número de parches ocupados y disponibles va cambiando de acuerdo a las tasas de extinción y de colonización. Cuando una metapoblación se encuentra en equilibrio, la proporción de parches ocupados se mantiene constante (Husband *et al.*, 1996). Las metapoblaciones son sistemas dinámicos cuyo estudio involucra el análisis de las tasas de colonización y extinción, y las condiciones bajo las cuales estos procesos se mantienen en equilibrio (Valverde y Silvertown, 1997). La colonización depende en cierta forma de la interconexión entre los parches en términos de la probabilidad de dispersión de individuos, mientras que la extinción de una población depende de su tamaño, edad y/o grado de aislamiento, entre otros (Valverde y Silvertown, 1997). En muchas ocasiones las poblaciones establecidas pueden evitar la extinción por el llamado "efecto de rescate" que consiste en la llegada de individuos por dispersión, aumentando así el tamaño de la población e impidiendo que se extinga (Hanski, 1982).

1.4.2 El caso de las epífitas. El hábitat de las plantas epífitas está constituido por un conjunto de parches habitables, es decir, por un conjunto de árboles o arbustos colonizables inmersos dentro de una matriz de hábitat no colonizable. Esta distribución espacial, al igual que en el caso de ciertas plantas parásitas como el muérdago (*Primula*

vulgaris), invita a pensar en un sistema metapoblacional (Overton, 1994; Valverde, 2001). La distribución a manera de parches característica de las plantas epífitas, en donde estos parches ocupables constituyen habitats efímeros, como es el caso de los árboles hospederos, es un prerrequisito para la existencia de una metapoblación (Husband *et al.*, 1996).

Aunque muchas plantas podrían parecer apropiadas para un análisis metapoblacional debido a su inmovilidad, fuerte estructura espacial y dispersión restringida, en la literatura se revela que existen pocos ejemplos convincentes de metapoblaciones vegetales, quizá debido a la dificultad para medir los parámetros metapoblaionales básicos, como las tasas de extinción, colonización y migración (Husband *et al.*, 1996). Otro aspecto que dificulta el estudio de metapoblaciones en plantas es el hecho de que muchas especies mantienen un banco persistente de semillas en el suelo, lo que en términos estrictos evita la extinción local, dificultando el análisis del balance entre las colonizaciones y extinciones locales (Husband *et al.*, 1996).

Los sistemas epífita-hospedero pueden concebirse como excelentes ejemplos de metapoblaciones, ya que, además de su clara estructura espacial a manera de parches, la mayoría de la epífitas no forman bancos de semillas (Benzing, 1990), su dispersión es por viento, y se presentan colonizaciones y extinciones locales de forma constante. El hospedero tiene una longevidad limitada que de alguna manera limitará la permanencia de las poblaciones locales de epífitas, por lo que habrá extinciones locales continuas (Valverde 2001; R. Bernal y T. Valverde, no pub.). La permanencia de la metapoblación dependerá entonces de la colonización de nuevos hospederos por la plantas epífitas, proceso que depende del éxito de la dispersión y la germinación de semillas y del establecimiento de las plántulas.

1.4.3 *La teoría metapoblacional en el campo de la conservación.* La teoría metapoblacional ha contribuido a crear una nueva perspectiva de análisis ecológico que enfatiza la importancia de describir ciertos procesos ecológicos a una escala espacial regional (Husband *et al.*, 1996). Por esta razón, el concepto metapoblacional tiene una relación directa con el estudio de especies que viven en hábitats fragmentados y, por lo tanto, se relaciona con la biología de la conservación (Husband *et al.* 1996; Hanski, 1998). Además, aborda formalmente el tema de la extinción y brinda criterios ecológicos sólidos para el diseño de reservas (Hanski, 1998). Al analizar la dinámica espacial de una especie y las condiciones que afectan los cambios en el número de parches ocupados, la teoría metapoblacional concibe los paisajes naturales como redes y no como sistemas aislados (Valverde, 1999), lo cual se ha incorporado en el diseño de corredores ecológicos que unen diversos ecosistemas naturales para permitir las dinámicas de colonización-extinción de ciertas especies que forman metapoblaciones.

A lo largo del tiempo la biología de la conservación ha hecho un esfuerzo por recuperar y proteger a las especies raras y vulnerables (Hanski *et al.*, 1995; Schemske *et al.*, 1994). Éstas frecuentemente se encuentran en hábitats muy fragmentados; en este sentido, la teoría metapoblacional proporciona soluciones teóricas tentativas con un enfoque regional para la conservación y recuperación de estas especies, ya que no sólo toma en cuenta a la especie focal, sino que considera los fragmentos en donde habita y la dinámica entre fragmentos (Schemske *et al.*, 1994). Este enfoque aumenta el nivel de complejidad de las estrategias de conservación, proporcionando un esquema de análisis más amplio a nivel espacial, y se esperan resultados interesantes en el terreno de la conservación al aplicar la teoría metapoblacional en tales sistemas (Schemke *et al.*, 1994).

1.5 Objetivos

El presente trabajo pretende analizar el éxito de la germinación y el establecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata* en diferentes hospederos en la región de Tehuacán, Puebla; con el objeto de contribuir al conocimiento de los factores que afectan la formación de nuevas poblaciones en un contexto metapoblacional. En particular, se busca evaluar el efecto de diversos microambientes (altura del árbol y posición en la copa) sobre el éxito del proceso de colonización.

Se espera que *T. recurvata* presente mayor desempeño en alguno de los tres hospederos (*Cercidium praecox*, *Prosopis laevigata* y *Acacia bilimekii*). También se espera que la germinación y el establecimiento sean más exitosos dentro de microambientes que presenten las condiciones requeridas por *T. recurvata*. Basándonos en la literatura, podemos esperar que esta especie presente mayor desempeño en ramas expuestas, más bien delgadas, así como en cortezas rugosas.

CAPITULO II

MATERIALES Y MÉTODO

2.1 Especies de estudio

2.1.1 *La epífita. Tillandsia recurvata* L. pertenece a la familia Bromeliaceae del orden Bromeliales (Benzing, 1990). Es una epífita atmosférica (Pittendrigh, 1948), con metabolismo CAM que cuenta con un sistema de raíces rudimentario y los tallos están compuestos por 5 a 8 hojas lineares que se disponen en forma de roseta (Smith y Jack, 1977). Las rosetas miden de 12 a 15 cm de altura y están formadas por hojas dísticas, ovaladas, con limbo linear, grises y escamosas (SEMARNAT, 2003). Las "escamas" de las hojas son tricomas absorbentes (Benzing, 1990). Presentan inflorescencias con una o dos flores y rara vez con cinco; las flores son pequeñas, erectas y alargadas, con pétalos estrechos de color pardo o blanco (Smith y Jack 1977). Los frutos son cápsulas, cada una de éstas contiene aproximadamente 50 semillas, las cuales se dispersan por medio del viento durante el invierno (Caldiz *et al.*, 1993). Las semillas germinan durante el verano, aunque las raíces se presentan meses después de la germinación de las semillas (Caldiz y Fernández, 1995).

Esta epífita se distribuye en el continente Americano, desde el sureste de Estados Unidos hasta la parte media de Argentina (Davidse *et al.*, 1994). Habita en zonas áridas y semiáridas, estableciéndose sobre algunas cactáceas, particularmente las columnares y diversos arbustos leñosos, como algunas leguminosas (Rzedowski, 1994), generalmente sobre aquellos que poseen ramas curvadas y tortuosas; también se le encuentra en diferentes tipos de bosques templados, como los de pino, abeto y encino (Rzedowski,

1994). Aparentemente se establecen con gran éxito sobre árboles maduros, aislados y de copa amplia, así como en ramas relativamente sombreadas o bien en ramas muertas (SEMARNAT, 2003).

Tillandsia recurvata es conocida comúnmente en México como “pachtle”, “paisté” o “paistle”; en muchos lugares se le considera una mala hierba, ya que deteriora a su hospedero cuando su abundancia es muy alta (SEMARNAT, 2003). A pesar de ello, se le conocen diferentes usos medicinales. La planta completa se utiliza en infusión para la tos, bronquitis, dolor de espalda y también como antiabortiva (SEMARNAT, 2003). También es utilizada contra las quemaduras, sífilis, dolor de muelas, calentura y comezón en el cuerpo y en algunas ocasiones también se usa como planta ornamental (SEMARNAT, 2003).

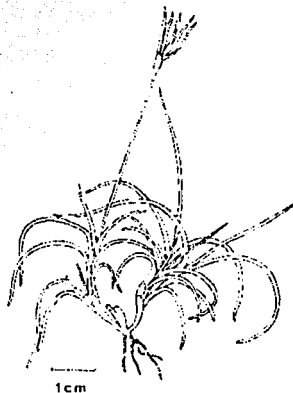


Fig.2.1. Aspecto de *Tillandsia recurvata* L.

2.1.2 *Especies hospederas*: Para la elaboración de esta presente tesis se utilizaron tres especies hospederas, las cuales se encuentran de manera frecuente en el Valle de Tehuacán. Estas especies fueron: *Prosopis laevigata* (Humb & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnston (Mimosaceae), *Cercidium praecox* (Ruiz y Pavón) Harms (Caesalpinaceae) y *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae)

Prosopis laevigata es un árbol o arbusto perenne, que puede medir de 2 hasta 12 m, aunque en esta región presenta un tamaño regular, menor de 2 m (Arias *et al.*, 2001); posee un tronco con un diámetro general de 30 a 60 cm, tiene una corteza gruesa, de color café oscuro, algo fisurada; su copa regularmente es más ancha que larga; posee ramas delgadas con espinas de 1 a 4 cm de largo (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Sus hojas son pecioladas, con 1 a 3 pares de pinnas, cada una con 10 a 20 pares de foliolos de 5 a 15 mm de largo por 2 mm de ancho (Rzedowski y Rzedowski, 2001) y pierde algunas durante los meses de secas (Arias *et al.*, 2001).

Cercidium praecox es un árbol pequeño aunque en ocasiones puede medir hasta 4 m de altura, posee un tronco rugoso y con capacidad fotosintética (Adam y Strain, 1968), durante la época de sequía pierde todas sus hojas, las cuales son pinnadas y pequeñas (Arias *et al.*, 2001). Su copa es más ancha que larga (Arias *et al.*, 2001).

A. bilimekii es un árbol o arbusto que puede medir hasta 6 m de altura y 20 cm de diámetro del tronco a la altura del pecho (Cervantes *et al.*, 2001). Generalmente presenta un tronco principal, pero como consecuencia a diversas perturbaciones puede inducirse un rebrote que posteriormente formará otro tronco (Midgley y Bond, 2001). Su corteza es ligeramente exfoliante y varía del color gris claro al oscuro; sobre sus ramas se presentan espinas (3 cm de largo aprox.) (Cervantes *et al.*, 2001). Sus hojas son bipinnadas y pequeñas y están dispuestas en forma de espiral (Cervantes *et al.*, 2001). Es una especie

perennifolia; sin embargo, pierde algunas de sus hojas de enero a abril, periodo en que se presenta la floración (Martínez y García, 2001).

Para los tres hospederos se obtuvo un promedio de la cobertura y la altura, tomando en cuenta 10 individuos por cada especie, dentro del sitio de estudio. Para *P. laevigata* obtuvimos una altura promedio de 1.26 m y una cobertura promedio de 4.17 m². *Cercidium praecox* tuvo una altura de 1.52 m y una cobertura de 6.02 m², y *A. bilimekii* tuvo una altura de 1.32 m y una cobertura de 3.09 m² (R. Bernal, datos no pub.)

2.2 Sitio de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en una zona cerca del poblado de Zapotitlán Salinas (18° 20' N, 97 °28'O, 1550 m de altitud), que se localiza al sureste de Puebla, en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Esta región es única debido a la riqueza biológica con la que cuenta, ya que alberga un gran número de especies vegetales entre las que cerca de 30% son endémicas de la zona (Villaseñor *et al.*, 1991). Esta riqueza está dada principalmente por la gran variedad de especies de cactus columnares (Villaseñor *et al.* 1991). El clima de esta zona es semiárido con lluvias en verano, su temperatura media anual va de 18° a 22°C y la precipitación es de alrededor de 380 mm/año (Byers, 1967). El tipo de suelo que se encuentra en el Valle de Zapotitlán es comúnmente de yeso y caliza, poco profundo y halomórfico (Byers, 1967).

Las condiciones semiáridas de la región de Tehuacán son consecuencia de la sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental, que intercepta los vientos húmedos provenientes del Golfo de México, dejando caer toda la lluvia en la zona oriente de la Sierra, y pasando al otro lado en forma de vientos secos.

El tipo de vegetación de la zona cercana a Zapotitlán ha sido clasificado como matorral xerófilo (Rzedowski, 1994), y se caracteriza por presentar diversas especies de plantas suculentas, así como matorrales y árboles que rara vez exceden los 3 m de altura, entre los que destacan especies de la familia Mimosaceae y Caesalpiniaceae. Otras familias bien representadas son Cactaceae, Euphorbiaceae, Agavaceae, Bromeliaceae y Crassulaceae (A. Arias *et al.*, 2001). En el Valle de Zapotitlán se presentan cactáceas columnares como *Myrtilocactus geometrizarans*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Neubuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* y *Pachycereus* sp. entre otras. En el estrato más bajo podemos encontrar especies de los géneros *Mammillaria*, *Coryphanta*, *Ferocactus* y *Equinocactus*, entre otras.

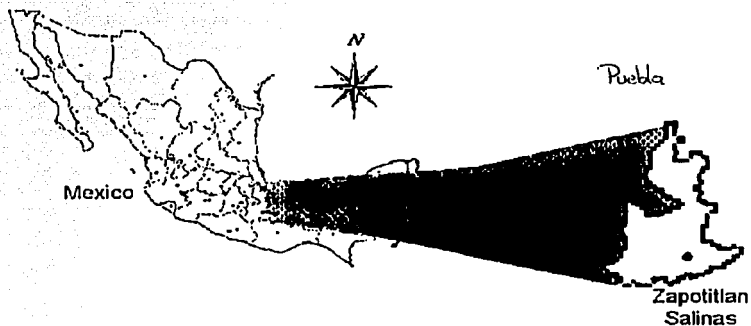


Fig.2. Localización de Zapotitlán Salinas, Puebla.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

2.3. Métodos

El trabajo de campo consistió en tres partes fundamentales: la descripción del patrón natural de establecimiento de plántulas de *T. recurvata*; el seguimiento de la sobrevivencia y el crecimiento de estas plántulas y la realización de experimentos de germinación *in situ*.

2.3.1. Patrón natural de establecimiento de plántulas de *T. recurvata*.

En este trabajo se quiso conocer en cuál o cuáles de las tres especies hospederas seleccionadas el establecimiento de plántulas era más exitoso. Además, se pretendía conocer la localización específica de las plántulas dentro de los hospederos, pues imperan diferentes condiciones microambientales en distintas partes del árbol. En resumen, se busca saber si el establecimiento natural de plántulas de *T. recurvata* se rige por una "preferencia" (donde presenta un mejor desempeño), tanto por un tipo de hospederero como por algún microambiente en particular.

De cada una de las especies de hospederero se eligieron cinco individuos, y en cada uno se registró el número de plántulas de *T. recurvata* en los distintos microambientes del árbol. Los microambientes definidos correspondieron a tres estratos (copa, media y base) que son las diferentes alturas del árbol, y tres regiones (externa, intermedia e interna) que nos indican la distancia con respecto al tronco principal del árbol. La combinación de los tres estratos y las tres regiones forman nueve diferentes microambientes (Fig. 2.3): Copa-Externa (CE), Copa-Intermedia (CIM), Copa-Interna (CIN), Media-Externa (ME), Media-Intermedia (MIM), Media-Externa (MIN), Base-Externa (BE), Base-Intermedia (BIM) y Base-Interna (BIN).

Con base en esta diferenciación de microambientes, se llevó a cabo un análisis que tuvo como fin determinar si hubo una distribución preferencial de las plántulas de *T. recurvata* en microambientes particulares dentro de los hospederos. Para llevar a cabo este

análisis, se tomaron fotografías digitales de cada uno de los 15 árboles elegidos (5 por especie) y en cada foto se trazó una cuadrícula dividiendo la copa en los nueve microambientes, como se ejemplifica en la Fig. 2.3. Posteriormente, a cada foto impresa y ampliada se le sobrepuso un acetato con la misma cuadrícula, en la que cada cuadro estaba representado por cuatro puntos del total de puntos de la cuadrícula ($n = 60$) se contó la cantidad de puntos que tocaba alguna rama en cada microambiente y de esta forma se estimó la proporción de árbol disponible para ser colonizado en cada tipo de cada microambiente en términos de porcentaje. Esta técnica se diseñó *ad hoc* para este análisis, inspirada en la forma en la que se lee el porcentaje de apertura de un dosel utilizando un densitómetro esférico en la forma de un espejo cóncavo (Forestry Suppliers, Inc., E.U.).

Tomando la proporción de árbol disponible por cada microambiente y el número de plántulas que hubo en cada uno de ellos, se sumaron los datos de los cinco individuos de cada especie, posteriormente se obtuvieron los datos esperados (proporción de árbol disponible por el número de plántulas observadas) y los datos observados (número de plántulas observadas por cada microambiente) y se realizaron pruebas de ji cuadrada, para probar si el número de plántulas encontradas en los diferentes microambientes (datos observados) correspondía con la proporción de árbol disponible en cada microambiente (datos esperados).

En los casos en los que los datos observados resultaron ser significativamente diferentes de los esperados, se concluyó que las plántulas no se encuentran distribuidas proporcionalmente en los nueve microambientes de acuerdo a lo esperado por azar (i.e. de acuerdo a la proporción de árbol disponible en cada microambiente).

Con el fin de caracterizar a nivel general las condiciones ambientales de cada microambiente, se tomaron medidas de luz y temperatura en cada uno de ellos cada dos

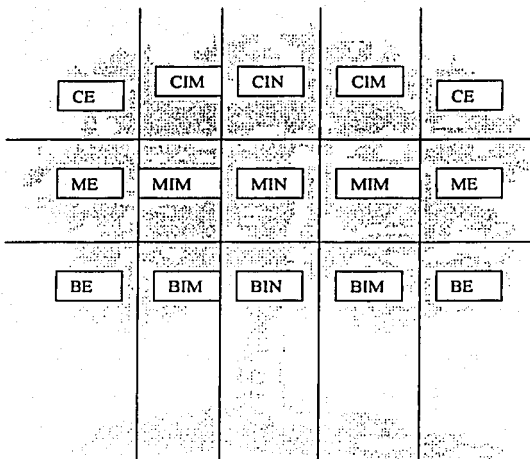


Fig. 2.3. Representación esquemática de un árbol mostrando los diferentes microambientes considerados: Copa-Externa (CE), Copa-Intermedia (CIM), Copa-Interna (CIN), Media-Externa (ME), Media-Intermedia (MIM), Media-Interna (MIN), Base-Externa (BE), Base-Intermedia (BIM) y Base-Interna (BIN).

horas a lo largo de un día (16-03-2002) de las 10 a las 18 h. Esto se hizo en los tres árboles, representando las tres especies de hospederos, en los que se siguió la sobrevivencia de plántulas. Para medir la radiación luminica, se utilizó un fotómetro (Apogee-Modelo BQM) y se hicieron mediciones en los mismos puntos de cada árbol en sus respectivos microambientes. Lo mismo se hizo para medir la temperatura, para lo cual se utilizó un higrómetro (Brannan) con el que se registró la temperatura de cada punto; además, cada dos horas se tomó también la medida de la temperatura al aire libre, bajo el sol, para calcular el porcentaje de aumento o disminución de temperatura en cada microambiente en relación con la temperatura exterior.

2.3.2. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *T. recurvata*. Para determinar cuál es el microambiente y el hospedero más favorable para la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas de *T. recurvata*, en diciembre del 2001 se eligieron, de los 12 árboles que se comentaron en la sección anterior, tres árboles, uno por especie, para realizar el seguimiento de la sobrevivencia de plántulas en los diferentes microambientes.

En los tres hospederos elegidos (*P. laevigata*, *C. praecox* y *A. bilimkii*), se marcaron todas las plántulas que, de acuerdo a su tamaño, era evidente que habían germinado sólo cuatro o cinco meses atrás. De cada plántula se contó el número de hojas, se le asignó un número y se localizó dentro del árbol de acuerdo al microambiente en el que se encontraba. Debido al bajo número de plántulas encontrado en el estrato de la base (BE, BIM, BIN), no se tomaron en cuenta estos tres microambiente en este experimento. Se dio un seguimiento mensual, durante 11 meses, para evaluar la sobrevivencia de las plántulas. Cada dos meses durante ese mismo periodo se registró el número de hojas por plántula para evaluar su crecimiento a través del tiempo.

Al cabo de 11 meses de registros se construyeron curvas de supervivencia de las plántulas de *T. recurvata* establecidas en cada hospedero. Estas curvas de supervivencia se compararon de manera pareada, entre hospederos, a través del análisis de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986), que consiste en una prueba de χ^2 que toma en cuenta las siguientes variables (Pyke y Thompson, 1986):

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2}$$

donde LR (logrank) = valor de χ^2 , d_j = suma de todas las muertes observadas en la cohorte j , E_j = número esperado de muertes en la cohorte j , basado en la mortalidad de cada intervalo y en la proporción de sobrevivientes.

E_j se calculó como: $\sum_{j=1}^n D_j (P_{ji})$, donde D_j = suma de las muertes de las dos cohortes en el intervalo de tiempo i y P_{ji} = supervivencia proporcional de los individuos de la cohorte j en el intervalo i .

Por último, P_j se calcula como la proporción S_{ji}/S_i , donde S_{ji} = número de individuos vivos en la cohorte j al principio del intervalo i y S_i = suma de los individuos vivos en ambas cohortes al principio del intervalo i .

Además de las curvas de supervivencia, en donde se toma en cuenta toda la trayectoria de la supervivencia a lo largo del año, se calcularon las proporciones finales de sobrevivientes para cada hospedero y para cada microambiente dentro de cada árbol. Con estos datos (transformados a arcoseno para normalizarlos) se calculó el intervalo de confianza de cada proporción (p), por medio de la fórmula que se utiliza para las distribuciones binomiales (Zar, 1984):

$$V = p \frac{(1-p)}{n}$$

$$\sigma = \sqrt{V} ,$$

$$IC = p \pm 2\sigma.$$

Donde V = Varianza (binomial), σ = error estándar, IC = Intervalo de confianza (95%) y n = tamaño de muestra.

Se hizo un análisis de varianza (ANDeVA) de 2 vías sin replicación, para conocer el efecto de: 1) los hospederos, 2) el microambiente, es decir el estrato (copa, medio) más la región (interno, intermedio, externo), sobre la proporción de sobrevivencia. Debido a que no se tenían repeticiones para el factor "hospedero" no se pudo realizar un análisis de tres vías. Las proporciones de sobrevivencia fueron transformadas a arcoseno para cumplir con los supuestos de normalidad (Zar, 1984)

Para analizar el crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* en los diferentes hospederos y microambientes, se obtuvo la tasa relativa de crecimiento de cada plántula (Hunt y Parsons, 1974)

$$(\ln \text{ No. hojas final} - \ln \text{ No. hojas inicial})$$

$$t_2 - t_1$$

y se realizó un análisis de varianza de tres factores (hospedero, estrato y región), para evaluar el efecto de estos sobre la tasa de crecimiento.

2.3.3 Germinación in situ. Las semillas de *T. recurvata* requieren de ciertas condiciones para germinar. Estas condiciones pueden variar entre hospederos y microambientes, por lo que el éxito de la germinación también podría variar según la localización de las semillas. Para evaluar la germinación en los diferentes hospederos y microambientes, se eligieron cuatro árboles de cada especie (*P. laevigata*, *C. praecox* y *A. bilimekii*). En cada árbol se eligió una rama para cada uno de los seis microambientes considerados: Copa-Externa

(CE), Copa-Intermedia (CIM), Copa-Interna (CIN), Media-Externa (ME), Media-Intermedia (MIM) y Media-Interna (MIN). En cada una de éstas ramas, en julio del 2002, al inicio de la temporada de lluvias, se colocaron 30 semillas de *T. recurvata*, pegándolas con resistol blanco 850, afectando sólo el apéndice plumoso ubicado en el extremo de cada semilla. Las semillas utilizadas fueron colectadas tres meses antes, durante su temporada de dispersión natural. Se plantó un total de 2160 semillas que se monitorearon mensualmente para evaluar su germinación durante cuatro meses.

Al cabo de este periodo se obtuvieron los porcentajes de germinación para cada microambiente y para cada hospedero. Estos resultados fueron analizados por medio de un ANdeVA, para esto se utilizó la transformación arcoseno sobre los porcentajes finales de germinación, para cumplir con los supuestos de normalidad para la realización de los análisis estadísticos y así evaluar la significancia del factor hospedero, estrato y región en el proceso de germinación de las semillas de *T. recurvata* (Zar, 1984).

CAPITULO III

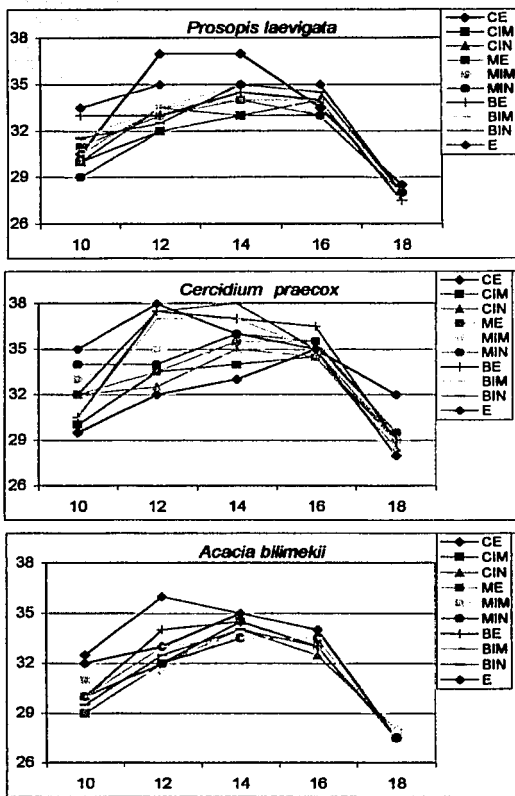
RESULTADOS

3.1 Descripción de los microambientes

Se encontró que la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la temperatura varían ligeramente entre microambientes y hospederos (Fig. 3.1 y 3.2) En general entre las 10:00 y las 12:00 se notó una mayor reducción de la temperatura con respecto a la temperatura atmosférica en los tres hospederos (Fig. 3.1). Para *C. praecox* en el estrato de la copa la temperatura fue más baja con respecto al estrato medio y a la base, siendo este último el que presentó las temperaturas más altas (Fig. 3.1). En *P. laevigata* no hubo un efecto similar, pero el estrato medio fue el que experimentó las temperaturas más bajas, seguido por los microambientes de la copa, a excepción de la Copa Externa y por último el estrato de la base (Fig.3.1). En *Acacia bilimekii*, por su parte, no se observó un patrón en la variabilidad de la temperatura, ya que en los tres estratos resultó ser muy similar. En las tres especies las diferencias de temperatura entre los distintos microambientes de un mismo estrato fueron mínimas (5 a 7° C aproximadamente).

Por otro lado se observó que el estrato de la copa presentó una mayor RFA, posteriormente la parte media y por último la base, que fue el estrato más sombreado. En contraste con *P. laevigata* y *C. praecox*, *A. bilimekii* no muestra ningún patrón (Fig. 3.2), ya que para todos sus microambientes la radiación fotosintéticamente activa fue muy variable.

Temperatura (°C)

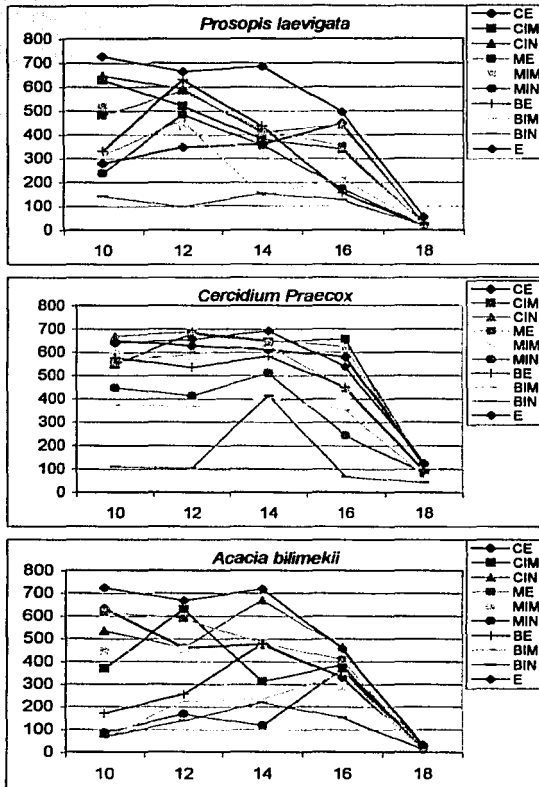


Hora del día (16-03-02)

Fig. 3.1. Registro de temperatura (°C) en los distintos microambientes (CE = Copa Externa, CIM = Copa InterMedia, CIN = Copa Interna, ME = Media Externa, MIM = Media Intermedia, MIN = Media Interna, BE = Base Externa, BIM = Base InterMedia, BIN = Base Interna) a lo largo de un día. E = Externo, la temperatura atmosférica registrada adyacente al árbol, fuera de la copa.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

RFA ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)



Hora del día (16-03-02)

Fig. 3.2. Registro de la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) de los diferentes microambientes (CE = Copa Externa, CIM = Copa InterMedia, CIN = Copa Interna, ME = Media Externa, MIM = Media Intermedia, MIN = Media Interna, BE = Base Externa, BIM = Base InterMedia, BIN = Base Interna) medido a lo largo de un día. E = Externo, la RFA registrada adyacente al árbol, fuera de la copa.

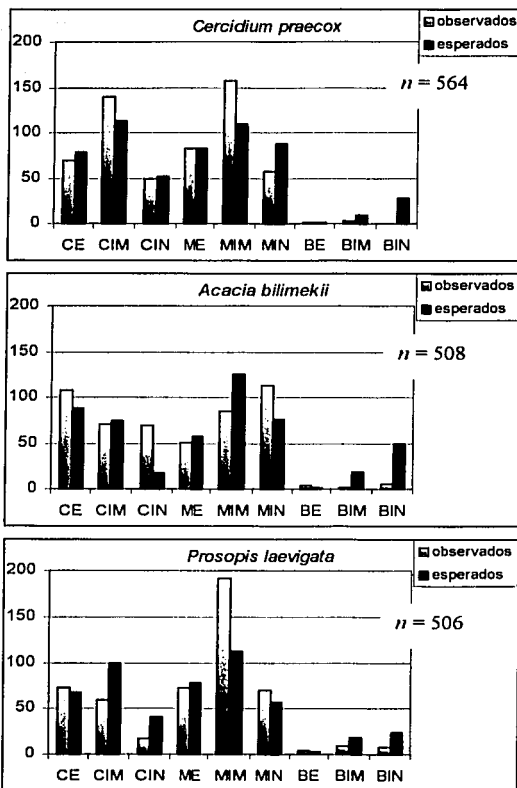
3.2. Patrón natural de establecimiento de plántulas de *T. recurvata*

A partir de los datos esperados es posible deducir que los microambientes correspondientes a la base de la copa, representan una baja proporción de espacio (Fig.3.3). El microambiente BIN (Base-Interna) fue el que tuvo mayor área relativa, por corresponder al tronco central de los árboles. En *C. praecox* y *P. laevigata* los microambientes Copa-Intermedia y Media-Intermedia fueron los que ocupan una mayor proporción de la copa, mientras que en *Acacia bilimekii* el microambiente Copa-Externa fue también muy extenso. En las tres especies se observó que los valores de frecuencias observadas fueron distintos a las esperadas, según la oferta de microambientes, y dicha diferencia resultó significativa (*Cercidium praecox*: $\chi^2 = 72.061$, *g.l.* = 8, $P < 0.001$; *Acacia bilimekii*: $\chi^2 = 256.91$, *g.l.* = 8, $P < 0.001$; *Prosopis laevigata*: $\chi^2 = 105.74$, *g.l.* = 8, $P < 0.001$). En *C. praecox*, los microambientes MIM y CIM, es decir, a nivel intermedio del árbol, tanto en la copa como en la parte media fueron ocupados por las plántulas con una mayor frecuencia. En *A. bilimekii* los microambientes preferidos por las plántulas fueron CE (Copa-Externa), CIN (Copa-Interna) y MIN (Media-Interna). Por último, en *Prosopis laevigata* se observó un mayor número de plántulas que las esperadas por azar en los microambientes CE (Copa-Externa) y MIM (Media-Intermedia).

3.3 Sobrevivencia de plántulas.

Las plántulas presentaron una baja mortalidad en *A. bilimekii*, seguida por *C. praecox*, mientras que aquellas establecidas sobre *P. laevigata* presentaron una mayor mortalidad (Fig. 3.4), pues al final del año se observó menos del 50% de las plántulas marcadas

NÚMERO DE PLÁNTULAS



MICROAMBIENTE

Fig. 3.3. Distribución del número de plántulas esperadas y número de plántulas observadas por cada microambiente y para cada hospedero. Los microambientes considerados son: CE (Copa-Externa), CIM (Copa-Intermedia), CIN (Copa-Interna), ME (Media-Externa), MIM (Media-Intermedia), MIN (Media-Interna), BE (Base-Externa), BIM (Base-Intermedia), BIN (Base-Interna).

originalmente. Las curvas de sobrevivencia de *T. recurvata*, que se obtuvieron de los tres hospederos fueron significativamente diferentes (Prueba de Peto & Peto) (ver Tabla 3.1).

Se realizó la misma prueba (Peto & Peto) para las curvas de sobrevivencia entre algunos de los microambientes de cada hospedero, tomando en cuenta las curvas que aparentaron tener mayor diferencia (Fig. 3.5). Para *P. laevigata* se comparó la curva de sobrevivencia de la Copa-Intermedia (CIM) con las curvas de los demás microambientes (Media-Externa, ME; Media-Intermedia, MIM; Media-Interna, MIN; Copa-Externa, CE y Copa-Interna, CIN). En *C. praecox* y *A. bilimekii* se compararon las curvas de sobrevivencia del microambiente Copa-Interna (CIN) con las curvas de los microambientes ME, MIM, MIN, CE, CIM. En *P. laevigata* se encontraron diferencias significativas entre casi todas las pruebas mencionadas, excepto con la Copa-Interna (CIN) (Tabla 3.2). Las pruebas realizadas para las curvas de sobrevivencia de los microambientes de *C. praecox* y *A. bilimekii* fueron significativamente diferentes (Tabla 3.2).

Por otro lado, se observó que la sobrevivencia fue más alta en los microambientes localizados en el estrato de la copa, en las regiones intermedias e internas, que en el estrato medio y la región externa (Fig.3.5). La proporción de plántulas sobrevivientes al final del periodo de observaciones varió entre el 92% (*Acacia bilimekii*-CIM) y el 38 % (*P. laevigata*-MIM) (Fig. 3.6).

Por medio de un análisis de varianza de dos vías, para medidas repetidas sin réplicas se evaluó el efecto del hospedero y del microambiente (región mas estrato) sobre la proporción final de sobrevivientes (Tabla 3.3). Se obtuvo que el factor microambiente no tuvo un efecto significativo sobre la proporción de sobrevivientes. Sin embargo, el factor hospedero sí tuvo un efecto significativo en la sobrevivencia (Tabla 3.3 y 3.4).

Tabla 3.1. Resultados del Análisis de Peto & Peto para comparar de manera pareada las curvas de sobrevivencia.

COMPARACIÓN	χ^2	g.l.	P
<i>P. laevigata</i> vs <i>C. praecox</i>	27.44	1	< 0.001
<i>P. laevigata</i> vs <i>A. bilimekii</i>	70.70	1	< 0.001
<i>C. praecox</i> vs <i>A. bilimekii</i>	12.04	1	< 0.001

Tabla 3.2. Resultados del Análisis de Peto & Peto, donde se comparan de manera pareada las curvas de sobrevivencia, considerando 5 pruebas por cada hospedero y diferentes microambientes. Media-Externa (ME), Media -Intermedia (MIM), Media-Interna (MIN), Copa-Externa (CE), Copa-Intermedia (CIM), Copa-Interna (CIN). Se señalan en negritas las comparaciones que resultaron con diferencias significativas.

HOSPEDERO	COMPARACIÓN	χ^2	g.l.	P
<i>P. laevigata</i>	CIM vs ME	14.37	1	0.001
	CIM vs MIM	58.42	1	<0.001
	CIM vs MIN	21.12	1	<0.001
	CIM vs CE	6.92	1	0.025
	CIM vs CIN	0.325	1	0.5
<i>C. praecox</i>	CIN vs ME	3.19	1	0.025
	CIN vs MIM	12.66	1	<0.001
	CIN vs MIN	4.61	1	<0.05
	CIN vs CE	8.73	1	0.005
	CIN vs CIM	14.12	1	<0.001
<i>A. bilimekii</i>	CIN vs ME	5.09	1	0.025
	CIN vs MIM	7.91	1	0.01
	CIN vs MIN	5.78	1	0.01
	CIN vs CE	6.46	1	0.01
	CIN vs CIM	8.33	1	0.001

Tabla 3.3. Resultado del análisis de varianza de dos vías sin réplica, para evaluar el efecto del hospedero y del microambiente (región más estrato), sobre la proporción final de sobrevivientes. En negritas se señala el efecto significativo.

Efecto	CM	g.l.	F	P
Hospedero	0.218	2	18.244	< 0.001
Microambiente	0.015	5	0.351	0.87
Error	0.044	26		

Tabla 3.4. Proporción promedio de sobrevivientes para cada hospedero. Diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo con una prueba de la mínima diferencia significativa.

Hospedero	Proporción de sobrevivientes.
<i>Prosopis laevigata</i>	0.744 ^c
<i>Cercidium praecox</i>	0.945 ^b
<i>Acacia billimeki</i>	1.125 ^a

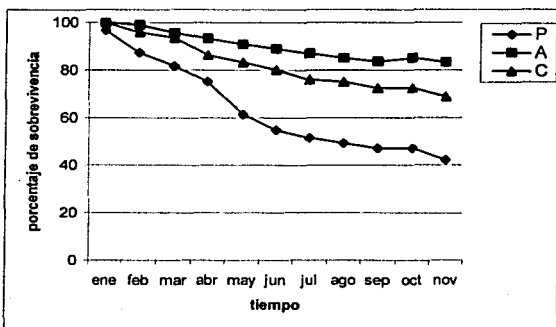


Fig. 3.4. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *T. recurvata* establecidas sobre diferentes hospederos. (P) *Prosopis laevigata*, (A) *Acacia bilimekii*, (C) *Cercidium praecox*.

Porcentaje de sobrevivencia

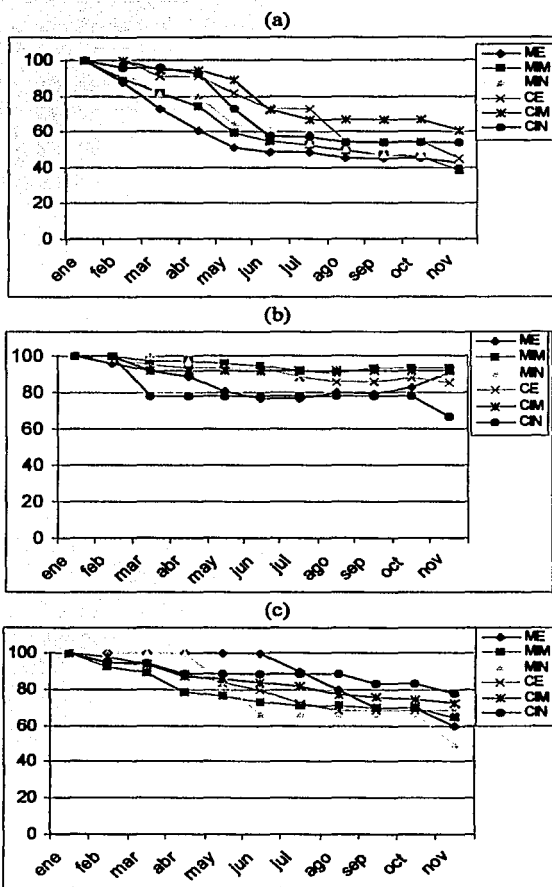
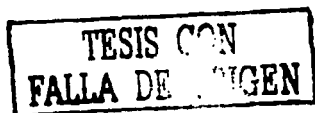


Fig. 3.5. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *T. recurvata* establecidas en los diferentes microambientes de cada hospedero (CE = Copa externa, CIM = copa intermedia, CIN = copa interna, ME = media externa, MIM = media intermedia y MIN = media interna). (a) *P. laevigata*, (b) *Acacia bilimekii*, (c) *Cercidium praecox*.



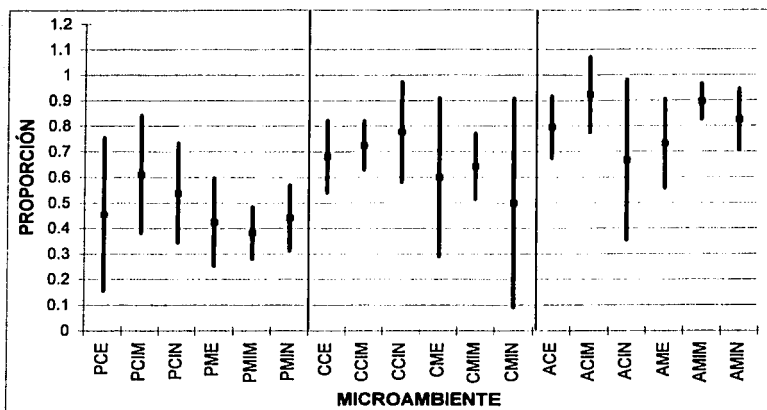


Fig. 3.6. Proporción de sobrevivientes y el intervalo de confianza (95%), para cada hospedero y microambiente al cabo de una año de observaciones. PCE = *P. laevigata* Copa Externa, PCIM = *P. laevigata* Copa InterMedia, PCIN = *P. laevigata* Copa Interna, PME = *P. laevigata* Media Externa, PMIM = *P. laevigata* Media InterMedia, PMIN = *P. laevigata* Media Interna, CCE = *C. Praecox* Copa Externa, CCIM = *C. Praecox* InterMedia, CCIN = *C. Praecox* Copa Interna, CME = *C. Praecox* Media Externa, CMIM = *C. Praecox* Media InterMedia, CMIN = *C. Praecox* Media Interna, ACE = *A. bilimekii* Copa Externa, ACIM = *A. bilimekii* Copa InterMedia, ACIN = *A. bilimekii* Copa Interna, AME = *A. bilimekii* Media Externa, AMIM = *A. bilimekii* Media InterMedia, AMIN = *A. bilimekii* Media Interna.

3.4 Crecimiento.

A través de un análisis de varianza de tres vías se encontró un efecto marginalmente significativo del hospedero, un efecto significativo de la región, pero no del estrato sobre la tasa de crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* (Fig. 3.7, Tabla 3.5). Las tasas de crecimiento más bajas se encontraron en la región interna del árbol, mientras que las más altas se observaron casi invariablemente en las regiones externas (Tabla 3.5 y 3.6).

Tabla 3.5. Resultado del análisis de varianza de tres vías para evaluar el efecto de los factores, hospedero (H), estrato (E) y región (R) sobre la tasa de crecimiento de las plántulas de *T. recurvata*. En negritas se señala el efecto significativo.

Efecto	CM	g.l	F	P
Hospedero (H)	0.591	2	2.737	0.065
Estrato (E)	0.004	1	0.010	0.919
Región (R)	3.889	2	17.312	<0.001
H x E	0.347	2	1.558	0.211
H x R	0.513	4	2.332	0.055
E x R	0.143	2	0.693	0.500
H x E x R	0.417	4	1.897	0.109
Error	0.001	422		

Tabla 3.6. Tasa de crecimiento promedio para cada región (IN, IM y E). Distintas letras denotan diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Duncan.

Región	Tasa de crecimiento
Interna (IN)	0.354 ^c
Intermedia (IM)	0.567 ^b
Externa (E)	0.865 ^a

Se observó que el crecimiento de las plántulas de *T. recurvata*, en términos de número de hojas, fue más elevado en *A. bilimekii*, sin embargo, hay un traslape con *C. praecox* (Fig. 3.7). La diferencia que existe entre *A. bilimekii* y *P. laevigata* fue muy evidente, aunque los resultados del ANdeVA mostraron que el hospedero no tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento de las plántulas de *T. recurvata*.

Las diferencias en el crecimiento de las plántulas (número de hojas) entre las regiones (Interna, IN; Intermedia, IM y Externa, E) fueron muy claras en el hospedero *P. laevigata*, mientras que en *A. bilimekii* y *C. praecox* no ocurre lo mismo, ya que el aumento en el número de hojas tuvo poca variación (Fig. 3.8). Sin embargo en los tres casos el crecimiento fue mayor en la región Externa (E) a diferencia de las regiones Intermedia (IM) e Interna (IN) (Fig. 3.8).

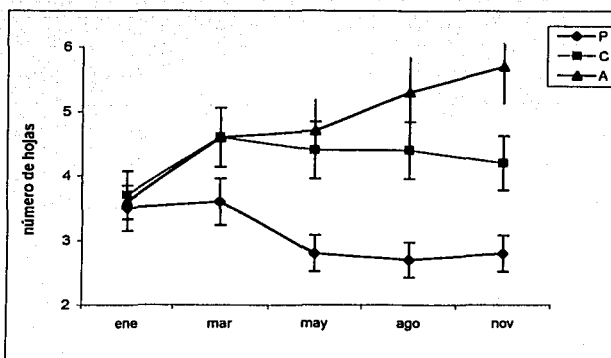


Fig. 3.7. Crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* (número de hojas, ± 2 E.E) a través del tiempo. (P) *Prosopis laevigata*, (C) *Cercidium praecox*, (A) *Acacia bilimekii*.

Número de hojas

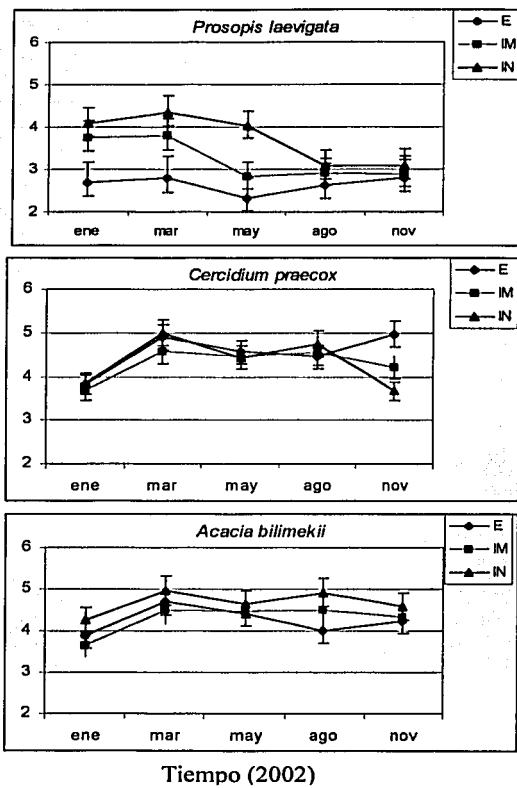


Fig. 3.8. Crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* (número de hojas, ± 2 E.E) en los diferentes microambientes de cada hospedero a lo largo de un año. (CE = Copa externa, CIM = copa intermedia, CIN = copa interna, ME = media externa, MIM = media intermedia y MIN = media interna. (a) *P. laevigata*, (b) *C. praecox*, (c) *A. bilimekii*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

3.5 Germinación.

Los resultados de una ANDeVA de tres vías, nos mostraron que el factor estrato afectó significativamente sobre el porcentaje de germinación (Tabla 3.7).

Se obtuvo el porcentaje promedio de germinación por hospedero y por estrato, tomando en cuenta los resultados obtenidos en los cuatro árboles de cada especie hospedera (Tabla 3.8). Al cabo de tres meses, el porcentaje de germinación fue de 4.44 para *Prosopis laevigata*, seguido por *Acacia bilimekii* con un porcentaje de 3.87 y *Cercidium praecox* con un porcentaje de 3.05.

Tabla 3.7. Resultado del análisis de varianza de tres vías para evaluar el efecto de los factores, hospedero (H), estrato (E) y región (R) sobre el porcentaje de germinación de *T. recurvata*. En negritas se señala el efecto significativo.

Efecto	CM	g.l	F	P
Hospedero (H)	0.008	2	0.35	0.70
Estrato (E)	0.120	1	5.15	0.02
Región (R)	0.022	2	0.97	0.38
H x E	0.003	2	0.14	0.86
H x R	0.014	4	0.63	0.64
E x R	0.001	2	0.07	0.93
H x E x R	0.032	4	1.37	0.25
Error	0.234	54		

Tabla 3.8. Porcentaje de germinación de semillas de *Tillandsia recurvata* para cada especie hospedera en los estratos de la Copa y la Media.

Estrato	<i>Cercidium praecox</i>	<i>Acacia bilimekii</i>	<i>Prosopis laevigata</i>	Promedio
Media	2.24	1.38	3.33	2.32
Copa	3.86	6.36	5.55	5.26

CAPITULO IV

DISCUSIÓN

4.1 El papel del microambiente.

La temperatura registrada en los seis diferentes microambientes para cada hospedero nos muestran que en general hay muy poca variación, aunque existe una tendencia en la que los microambientes localizados en las partes internas poseen temperaturas más elevadas con respecto a los que se encuentren en las copas (Fig. 3.1), sin embargo hay microambientes que muestran excepciones, tal como sucede con los microambientes de la Copa-Externa en *P. laevigata* y en *A. bilimekii*, ya que presentan temperaturas más bien altas. También podemos observar de manera general que las temperaturas de los microambientes se encuentran por debajo de la temperatura externa, es decir la registrada adyacente al árbol.

El registro de la radiación fotosintéticamente activa nos muestra la variación que existe entre cada microambiente, lo que señala una tendencia en donde los microambientes localizados en las Copas presentan una mayor radiación fotosintética, seguido por los microambientes localizados en la Media y por último los de la Base (Fig.3.2), lo cual es bastante claro debido a que en los estratos más bajos se produce una sombra que la misma copa les proporciona y por lo tanto disminuirá la RFA. En *A. bilimekii* se puede observar que la región Externa tiene valores más altos de RFA en comparación a la región Intermedia. Es necesario comentar que el instrumento de medición que se utilizó en este caso fue poco preciso; para obtener una medición más exacta e integrada para cada microambiente se requiere de un aparato de lectura más fino. También se debieron tomar mediciones de temperatura y RFA en diferentes momentos a lo largo del año, ya que debe

haber diferencias sobre todo entre los periodos de secas y los de lluvias. Sin embargo las tendencias que se muestran con los registros nos proporcionan una idea sobre cómo es la variación de la temperatura y la RFA entre los diferentes microambientes.

Como ya lo hemos mencionado con anterioridad un microambiente epifito está formado por diversas condiciones, las cuales muchas veces dependen del árbol hospedero. En este sentido las características del forofito u hospedero son centrales en el desarrollo de la epifita. *Prosopis laevigata* es una especie perenne con una corteza poco fisurada y resinosa la cual afecta el desempeño de las plántulas de *T. recurvata*. Aunque en el campo se observa que es una especie con mucha demanda por parte de las semillas de *T. recurvata*. Lo que sugiere que es una especie que proporciona condiciones adecuadas a las semillas, pero no cumple con las condiciones requeridas por las plántulas para sobrevivir.

Cercidium praecox, es una especie decidua con una corteza muy rugosa, lo cual permite un anclaje seguro a las semillas y posteriormente a las plántulas, sin embargo el periodo seco no es muy conveniente para las plántulas, ya que pueden marchitarse. Por otro lado la especie perennifolia *A. bilimekii*, proporciona una sombra durante los meses de sequía, mejorando el desempeño de las plántulas y permitiendo su sobrevivencia.

En los tres hospederos fue evidente que las regiones Externas estaban formadas principalmente por ramas delgadas. Las regiones Intermedias generalmente se formaban por ramas más gruesas, y las regiones Internas por ramas aún más gruesas cercanas al tronco principal o en el tronco principal.

4.2 Germinación

Las semillas de *Tillandsia recurvata* que se pusieron a germinar en el campo presentaron una baja capacidad germinativa. El porcentaje de germinación más alto fue de 4.4%, obtenido sobre el hospedero *P. laevigata*; sin embargo, el factor hospedero no tuvo un efecto significativo sobre la germinación. El factor que sí afectó significativamente la germinación fue el estrato, presentándose un mayor porcentaje en la copa (5.26%) que en estrato medio (2.32%). Esto podría sugerir un alto requerimiento de luz para que se pueda llevar a cabo el proceso de germinación de las semillas de esta especie tal como lo sugieren Downs y Piringer (1958). Existen estudios sobre longevidad y germinación de semillas en especies del género *Tillandsia* (Fernández *et al.*, 1989). Bilings (1904) y Penfound y Deiler (1974) no lograron inducir la germinación en *T. usneoides*, a pesar de los diferentes tratamientos aplicados dentro del laboratorio, en donde utilizaron diferentes condiciones de luz y temperatura, por lo tanto sugirieron que las semillas requerían de un proceso de postmaduración (ver Fernández *et al.*, 1989). Por otro lado, Benzling (1978) intentó germinar semillas de *T. circinnata* en condiciones naturales dentro de micrositios oscuros, obteniendo bajos porcentajes de germinación. Este autor atribuyó los bajos porcentajes obtenidos a la calidad de la luz, sugiriendo que la radiación de determinada longitud de onda podría inhibir la germinación. Por su parte, Toledo (1998) obtuvo altos porcentajes de germinación *in vitro* en *T. eizii* (90%), tres semanas después de la siembra; sin embargo, los porcentajes de germinación que obtuvo a partir de experimentos *in situ* fueron muy bajos (menos del 5%), lo adjudicó a la sequía pronunciada que ocurrió durante el transcurso de su experimento.

Con respecto a la especie *T. recurvata* se han publicado algunos datos sobre su germinación. Fernández *et al.* (1989) germinaron semillas de esta especie bajo condiciones

controladas de luz continua y temperatura de 30° C y obtuvieron porcentajes de germinación del 90% al 100%; de esta forma, estos autores atribuyeron los altos niveles de infestación de esta especie a su alto índice de germinación. Sin embargo, los resultados de este trabajo muestran que en condiciones naturales no se alcanzan porcentajes de germinación tan elevados. Una razón que podría haber determinado este resultado fue la baja precipitación que se observó durante el periodo que se realizó el experimento, que aparentemente fue un año seco, pues prácticamente no se observó la emergencia de plántulas en la zona de estudio (R. Bernal, en prep). Sin embargo, el verano anterior (2001) se había observado una emergencia masiva de plántulas. En general, es común que las especies epífitas presenten bajas tasas de germinación y establecimiento de plántulas en el campo (Benzing, 1978; Hernández-Apolinar, 1992; Tremblay 1997).

En los experimentos de germinación realizados como parte de este trabajo pudo haber influido la corta longevidad de las semillas de las especies del género *Tillandsia*, pues se ha reportado que al rebasar los 6 meses después de la dehiscencia del fruto, la viabilidad decrece abruptamente (Caldiz y Fernández, 1995). En el caso de la presente tesis, las semillas de *T. recurvata* fueron sembradas 5 meses después de la temporada en la que se da la dispersión, justo antes del inicio de lluvias, que es cuando se espera que las semillas germinen en condiciones naturales. Según Fernández *et al.* (1989) la máxima capacidad germinativa en esta especie se presenta desde la liberación de las semillas y se mantiene de 4 a 5 meses. Comparando nuestros resultados de germinación con los que reporta Fernández *et al.* (1989), los porcentajes que obtuvimos fueron muy bajos. Sin embargo, es común encontrar tales diferencias entre porcentajes de germinación en condiciones controladas y las que se obtienen en el campo, pues en condiciones naturales pocas veces se cuenta con la humedad necesaria para disparar la germinación (Esparza-Olguín *et al.*, 2002)

y al no lograr una imbibición exitosa pierden su capacidad germinativa. En este caso se observó que algunas semillas de *T. recurvata* se imbibieron, pero el proceso de la germinación fue interrumpido por alguna razón, por lo que sugerimos que tal vez las semillas son latentes. Esta latencia puede ser primaria y se describe como la latencia que la semilla obtiene antes de separarse de la planta madre (Crocker, 1948), en la que existe la posibilidad de que el embrión aún no esté maduro (Nikolaeva, 1969) o que se encuentren presentes inhibidores químicos de la germinación, que se pueden encontrar en el embrión, endospermo o la testa (Baskin y Baskin, 1997). La latencia de semillas de *T. recurvata* también puede ser una latencia secundaria, que se obtiene después de separarse de la planta madre (Crocker, 1948) o bien puede ser que las semillas se encuentren quiescentes y posteriormente entren en una latencia primaria. Sin embargo no podemos afirmar que las semillas de *T. recurvata* presenten quiescencia o algún tipo de latencia, puesto que también puede ser pérdida de la viabilidad. Por su parte Caldiz y Fernández (1995) afirman que las semillas de *T. recurvata* no presentan latencia, pero tampoco hacen mención de algún trabajo en donde se pruebe que no son latentes, por lo tanto es un punto importante que requiere verificarse. Si suponemos que las semillas están quiescentes y posteriormente entran a una latencia primaria se debe a que los factores ambientales (agua, luz y temperatura) no fueron los adecuados y, como estrategia evolutiva se interrumpe el proceso de la germinación hasta que las condiciones se tornen propicias y entonces la semillas logre germinar y asegurar su desempeño en estados posteriores.

En general la luz y la temperatura son dos de los principales factores que afectan la germinación (Hilhorst, 1998), basándonos en los resultados del experimento de germinación asumimos que en este caso la luz resultó ser más importante, aunque es probable que los requerimientos de luz en momentos posteriores no sean los mismos, ya

que como discutiremos más adelante, se observó que en las partes más sombreadas del árbol la sobrevivencia de las plántulas de *T. recurvata* tiende a ser mayor. Como ya lo hemos mencionado, una de las características particulares del ambiente epífita es su distribución aparchonada y este tipo de ambientes son frecuentemente temporales y siempre discontinuos en el espacio (Richards, 1952; Caldiz, 1995). La variabilidad espacial del tipo de hábitats disponibles para ser colonizados por las epifitas no sólo está dada por la diversidad de forofitos, sino que por la variedad de micrositios con diversos microclimas que se presentan en cada uno de ellos (Benzing, 1990). Cuando las semillas arriban a un sitio seguro, donde las condiciones ambientales son adecuadas, la semilla logrará germinar exitosamente; sin embargo, esto no garantiza la sobrevivencia de las plántulas; de hecho, en algunas especies como *Abies concolor*, *Rhizophora mangle* y *Quercus nigra*, se presenta un conflicto entre las condiciones que requiere la semilla para germinar y las que requiere la plántula para sobrevivir. A veces las condiciones de ciertos microambientes son ventajosas para un estado de desarrollo y desfavorables para otro (Schupp, 1995). La selección y colonización de hábitat en las epifitas está impuesto principalmente por los estados más jóvenes (semillas y plántulas), donde se encuentra concentrada la mayor tasa de mortalidad. De este modo, se puede decir que la dispersión y las características de las semillas afectan drásticamente su probabilidad de arribar a un micrositio con las características adecuadas para la germinación, y las características de las semillas a su vez afectan indirectamente el vigor de la plántula (Schupp, 1995). Por ejemplo, un micrositio puede promover la germinación de una semilla, pero también puede favorecer la herbivoría que posteriormente afectará a las plántulas (Schupp, 1995). Este caso puede darse en cualquier estado de desarrollo, ya que el efecto de las características del microambiente sobre la etapa de

semillas o plántulas, puede ser distinto que sobre el crecimiento subsecuente de las plantas sobrevivientes (Harper, 1977; Vargas-Mendoza y González-Espinosa, 1992).

4.3 Supervivencia y crecimiento

Después de un año de dar seguimiento a la supervivencia de las plántulas de *T. recurvata* sobre los tres diferentes hospederos, pudimos observar que las características del forofito resultaron ser esenciales para determinar el establecimiento. En *A. bilimeki* el porcentaje de supervivencia fue mayor en comparación con la observada en las otras dos especies. Esto podría estar relacionado con las características de estos árboles, ya que *A. bilimeki* presenta follaje durante la época de sequía, proporcionando cierta sombra que protege a las plántulas de la deshidratación y marchitamiento. Además, el efecto de sombreado es bastante directo en este caso, pues los folíolos surgen directamente de los tallos, en forma de cúmulos.

A diferencia de *A. bilimeki*, *C. praecox* y *P. laevigata* mostraron una supervivencia menor de plántulas de *T. recurvata* durante los meses de sequía. Si observamos las curvas de supervivencia (Fig. 3.4), es evidente que los meses de sequía corresponden al pronunciado descenso del número de plántulas (Johanson, 1974; Benzinger, 1990; Larson, 1992; Laman, 1995; Zott, 1998).

Prosopis laevigata por su parte es una especie perenne que sin embargo registró una alta mortalidad de plántulas en los meses secos, dicha pérdida de plántulas puede deberse a su corteza que secreta sustancias resinosas y posiblemente también al exceso de deshidratación en las plántulas. A pesar de que *P. laevigata* fue el hospedero que contaba con un mayor número inicial de plántulas, en él se presentó una mayor mortalidad. Esto pudo deberse a las características de su corteza, pues ésta secreta sustancias resinosas y es más o menos lisa. Estas dos características constituyen una causa importante de mortalidad

en plántulas de especies epífitas (Caldiz y Fernández, 1995). En *C. praecox*, a pesar de ser deciduo, la distribución de sus ramas y autosombreo que producen, permitieron que la disminución del número de plántulas no fuera tan abrupta, aunque la falta de follaje en el hospedero es la causa principal de que las plántulas se marchiten y mueran. Otra característica favorable fue la rugosidad de su corteza lo que le proporciona un mejor anclaje y por lo tanto la disminución sobre la probabilidad de caída.

La caída de individuos de las poblaciones epífitas es un evento cotidiano y es también una causa importante de mortalidad (Benzing, 1989; Matelson *et al.*, 1993; Hietz, 1997). En este sentido, el grosor de la rama juega un papel muy importante, ya que la probabilidad de caída de las epífitas disminuye conforme aumenta el grosor de la rama en la que se encuentran (Hietz, 1997). *Tillandsia recurvata* se establece preferentemente en ramas delgadas, que es donde frecuentemente reciben una mayor radiación lumínica. Esto sugiere que la mortalidad por caída de ramas debe ser alta, lo cual se pudo constatar en muchas ocasiones en las que pudimos ser testigos de la ruptura de ramas finas de los hospederos en los que trabajamos.

Según los resultados, los factores "región" y "estrato" no presentaron un efecto significativo sobre la sobrevivencia de las plántulas (Fig. 3.5 y Tabla 3.3). Sin embargo, los análisis de Peto & Peto, nos muestran que entre algunos de los microambientes las curvas de sobrevivencia son significativamente diferentes (Tabla 3.2). Cabe mencionar que al comparar varias veces una misma curva aumenta la probabilidad de error tipo II (Zar, 1984) donde se acepta la hipótesis nula cuando es en realidad falsa, por lo que se debe aplicar una corrección. Tomando en cuenta lo anterior no podemos saber si existe un conflicto real entre las condiciones más favorables para la germinación de las semillas y para el establecimiento de las plántulas como se había sugerido con anterioridad, aunque el

conflicto marcado si ocurre en algunos individuos, pero estas situaciones se pueden deber simplemente al azar.

Por otra parte el crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* (tasa de crecimiento) fue más activo en aquellas establecidas sobre la región Externa, presentando una tasa de crecimiento de 0.865, seguida por la región Intermedia (0.567) y por último la Interna (0.354). Esto señala que para el crecimiento favorable de plántulas de *T. recurvata* es necesario que se encuentre en un sitio expuesto e iluminado.

Aunque el factor hospedero no afectó significativamente la tasa de crecimiento si se observó que en *P. laevigata* se presentó una tendencia hacia un crecimiento negativo de las plántulas, pues éstas perdieron hojas en la mayoría de los microambientes, a diferencia de lo que ocurrió en *A. bilimekii*. En este caso es probable que la combinación de factores tales como la sequía y las características de la corteza de *P. laevigata* hayan tenido un efecto positivo sobre el marchitamiento de las hojas (Benzing, 1990; Madison, 1977).

Las plántulas son muy susceptibles al estrés hídrico. Éstas se desecan más rápido que los adultos porque su tamaño es muy pequeño (Benzing, 1990). Sin embargo, una vez que las plántulas alcanzan cierta talla, empiezan a producir hojas cubiertas de tricomas, a través de los cuales absorben el agua que se encuentra presente en la atmósfera, haciéndolas mucho más resistentes a la sequía (Benzing, 1980; Sudgen, 1981).

La raíz, que en el caso de las especies de género *Tillandsia*, tiene una función de fijación, más que de absorción, se desarrolla cuatro o cinco meses después de la germinación (Madison, 1977, Benzing, 1980; Caldiz y Fernández, 1995), proporcionándole a la planta un mejor anclaje y resistencia; antes de esta etapa, las plántulas se encuentran susceptibles a caer fácilmente.

4.3.1 *Patrón de establecimiento.* De acuerdo a los resultados de esta tesis las plántulas de *T. recurvata*, se encontraron con mayor frecuencia en sitios muy iluminados (Fig.3.3). En el caso del hospedero *C. praecox*, se encontró una mayor frecuencia de plántulas en los microambientes Copa-Intermedia y Media-Intermedia. En estos micrositos la incidencia de luz fue mayor que en los demás estratos y la temperatura fue más baja que en los estratos inferiores (Fig. 3.1 y 3.2). En *P. laevigata* las plántulas se encontraron preferentemente en la Copa-Externa y la Media-Intermedia; de acuerdo a las mediciones de campo, el primer microambiente presentó una mayor iluminación con respecto al segundo, y la temperatura siguió un patrón similar al de *C. praecox*. Los microambientes de Copa-Externa, Copa-Interna y la Media-Interna fueron los que presentaron una mayor frecuencia de plántulas en el hospedero *A. bilimekii*; como en los dos casos anteriores, fue evidente su distribución preferencial en los microambientes más iluminados (Fig.3.2). Todo esto concuerda con lo esperado según las observaciones de Lüttge (1989), Benzing (1990) y Hietz (1997) con respecto a que la epífita *T. recurvata* tiene un mejor desempeño sobre ramas expuestas e iluminadas. Como estas plantas presentan adaptaciones xeromórficas (como el metabolismo CAM), son altamente tolerantes a altas radiaciones solares y de hecho se desarrollan mejor bajo estas condiciones que en ambientes sombríos. Sin embargo, debe recordarse que las condiciones de los microambientes van cambiando a través del tiempo, así como las condiciones externas al hospedero (variaciones climáticas o cambios estacionales), por lo cual la llegada de una semilla y el establecimiento de una plántula en un microsito favorable, no garantizan su sobrevivencia (Chase, 1987; Matelson *et al.* 1993; Mondragón *et al.* 1999).

Como ya se ha mencionado, la distribución de las plantas epífitas sobre los árboles hospederos depende del éxito de los eventos de dispersión y fijación de las semillas sobre el

sustrato, así como de su germinación, crecimiento y sobrevivencia. Todos estos procesos se ven afectados, a su vez, por la estabilidad del sustrato. Por otro lado, en el caso de las bromelias, la distribución diferencial de juveniles y adultos sobre ramas de diferentes tamaños, depende de la edad y estabilidad de las ramas, así como de la interacción de este factor con las diferentes tasas de sobrevivencia y crecimiento de juveniles y adultos (Hietz, 1997). Todo esto está estrechamente relacionado con las características que se presentan en los diferentes microsítios del forofito, los cuales se ven afectados por diversos factores, tales como la exfoliación de la corteza, la formación de fisuras en la corteza en las que se acumula agua y humus a través del escurrimiento caulinar, la rugosidad de la corteza, la cantidad de luz que penetra en las diferentes partes de la copa y la fluctuaciones químicas e hídricas que dependen en gran medida de la radiación solar. Muchos de estos factores dependen, a su vez, de la posición de las ramas y la edad del árbol. Con respecto a este último, se ha visto que las epífitas se encuentran con mayor frecuencia sobre árboles maduros y grandes (Benzing, 1990); sin embargo, aún se desconoce en qué momento comienzan a colonizar los árboles de un bosque húmedo, o una selva tropical en términos sucesionales (Richards, 1952; Valdivia, 1977).

Tomando en cuenta lo anterior es evidente que el hospedero juega un papel muy importante en el éxito de la colonización por epífitas, lo cual se expresa con frecuencia a través de una alta especificidad en la relación epífita-hospedero (Benzing, 1980). Sin embargo, las plantas del género *Tillandsia* son menos selectivas en cuanto al hospedero, aunque se ha visto que mantienen cierta preferencia por ramas delgadas y expuestas (Lüttge, 1989; Benzing, 1990; Hietz, 1997).

4.4 La importancia de la germinación y el establecimiento en un contexto metapoblacional.

Una metapoblación, entendida como un conjunto de poblaciones locales con una distribución espacial a manera de parches conectados a través de la dispersión (Silvertown y Lovett-Doust, 1993), se mantiene gracias a un balance entre las extinciones locales y el establecimiento de nuevas poblaciones (Hanski, 1998). El hábitat de las plantas epífitas se caracteriza por su discontinuidad espacial y su alta heterogeneidad y, temporalmente, se le puede considerar como un hábitat efímero (Pittendrigh, 1948; Benzing, 1990; Bennet, 1991; Hietz, 1997). Así, las epífitas pueden formar sistemas metapoblacionales en el que los árboles o arbustos constituyen parches efímeros colonizables en los que se establecen las poblaciones locales (Overton, 1994; Valverde, 2001). Es probable que la distribución aparchonada de su hábitat haya moldeado, a través de la evolución, los mecanismos de dispersión de las semillas debido a la importancia que este proceso tiene para la permanencia de metapoblaciones. Para que la metapoblación persista, las semillas deben arribar a un sitio seguro donde las condiciones sean adecuadas para su germinación y establecimiento, lo cual les permitirá colonizar nuevos hospederos (Madison, 1977; Benzing, 1981). La dispersión permite, además, que las semillas lleguen a hospederos no colonizados, que constituyen ambientes libres de competencia (Howe y Smallwood, 1982). Sin embargo, el hecho de que haya espacio disponible en otros hospederos no necesariamente implica que sea un espacio propicio para germinar y establecerse, pues el número de sitios seguros no es una función del espacio existente, sino de las características de los microambientes que se formen, que muchas veces no presentan las condiciones necesarias para el desarrollo exitoso de las plantas (Toledo, 1998).

Cuando una planta epífita se establece exitosamente sobre un hospedero particular, existe una alta probabilidad de que sus descendientes permanezcan en ese mismo hospedero, pues una fracción importante de las semillas que se dispersan lo hacen a cortas distancias, permitiendo que los propágulos permanezcan en sitios ya probados (Mondragón, 2000). Sin embargo, por el hecho de que la dinámica metapoblacional está dada por los eventos de colonización y de extinción local, la dispersión a distancias medias y grandes se convierte en un elemento fundamental para la colonización de nuevos hospederos (Mondragón 2000). En el caso de las plantas epifitas, la colonización de nuevos hospederos depende en primer lugar de la dispersión, pero también de la germinación y establecimiento exitoso de las plántulas. En este sentido, el éxito de la dispersión radica principalmente en que las semillas lleguen a lugares propicios para su germinación y establecimiento (Harper, 1977).

En el momento en que la semilla de una epífita llega a un microambiente adecuado y se presentan condiciones favorables, se hidratará rápidamente y comenzará el proceso de germinación (Madison, 1977; Caldiz y Fernández, 1995). Si las condiciones no son propicias, las semillas no podrán sobrevivir, ya que no presentan latencia y tienen una longevidad corta, perdiendo progresivamente su capacidad germinativa (Caldiz y Fernández, 1995). Aunque en los experimentos de germinación que se reportan en este trabajo los porcentajes de germinación fueron muy bajos, es evidente que la tasa de germinación de *T. recurvata* no limita su capacidad de mantener a sus metapoblaciones en esta localidad, pues en la zona de estudio se presenta una gran cantidad de árboles y arbustos colonizados por esta especie, y con un número considerable de plántulas, según nuestras observaciones de los meses de otoño de 2002. En este sentido, podemos asumir que, en general, la germinación de las semillas de *T. recurvata* es un proceso exitoso que

les permite colonizar árboles no ocupados. De hecho en muchos casos se le considera una plaga, pues cuando se encuentra en altas densidades puede traer consecuencias dañinas para sus hospederos (Richards, 1952; Lüttge, 1989; Caldiz y Fernández, 1995). Sin embargo, no todos los árboles y los arbustos constituyen parches de la misma calidad, pues de todas las especies leñosas que se presentan en la zona de trabajo (18 especies aproximadamente) sólo las tres especies elegidas para este estudio son ocupadas con una frecuencia mayor que la esperada por azar (R. Bernal y M.T. Valverde, no pub). Los resultados de esta tesis muestran, a su vez, que una de ellas (*Acacia bilimekii*) parece ser el hospedero más propicio debido a la alta sobrevivencia de sus plántulas (Fig. 3.4).

En este hospedero se mantuvo una mayor proporción de plántulas sobrevivientes. Es posible que incrementando el tamaño de muestra se pueda detectar una mayor tasa de crecimiento de plántulas de *T. recurvata* en *A. bilimekii*.

Las tasas de crecimiento que se obtuvieron fueron mayores en las regiones externas, las cuales generalmente son regiones más expuestas y con ramas más delgadas, este es un hallazgo importante en términos de entender la selección de hábitat de esta especie.

Además, los microambientes de las copas favorecieron la germinación de las semillas de *T. recurvata*, lo que comprueba que *T. recurvata* presenta mayor desempeño en microambientes expuestos donde la radiación solar es elevada.

Por último, es evidente que aún en la zona de estudio, en donde la presencia de *T. recurvata* es extensiva, hay áreas en la que es notable su ausencia, a pesar de que se presente más o menos el mismo tipo de vegetación. Por ejemplo, en el Jardín Botánico Helia Bravo, a sólo 16 km de la zona en la que se llevaron a cabo los experimentos de esta tesis, la densidad de *T. recurvata* es más bien baja. Sólo se presentan poblaciones sobre *A. bilimekii*, *C. praecox* y algunos individuos de *P. laevigata*. Sin embargo, en ésta área el

arbusto que se presenta con mayor frecuencia es *Mimosa luisiana*, que según las observaciones de R. Bernal y M.T Valverde (datos no publ.) es un arbusto en el que casi nunca se establecen poblaciones de *T. recurvata*. Así, la ausencia de parches adecuados puede ser una limitante para la existencia de metapoblaciones en ciertas áreas. Y, como ya vimos, lo adecuado de un parche tiene que ver, más que nada, con que las semillas puedan germinar y las plántulas se puedan establecer en él. Sería interesante llevar a cabo experimentos similares a los reportados en esta tesis, pero en parches que de antemano se consideren como inadecuados. Esto nos permitiría comprender mejor las causas que determinan que las diferentes especies de arbustos difieran en la calidad de hábitat que ofrecen a esta epífita.

4.5 Conclusiones

1. El sistema epífita–hospedero analizado en este estudio, es un ejemplo de un sistema metapoblacional, en donde los hospederos son los parches disponibles para colonizar.
2. El éxito de la germinación de semillas de *Tillandsia recurvata* radica en que las semillas se localicen sobre microambientes expuestos, particularmente en los que se encuentran en la parte alta de la copa, ya que se sugiere que la RFA es un factor importante para que se lleve a cabo el proceso de la germinación, y en estos microambientes la RFA es mayor.
3. Los bajos porcentajes de germinación obtenidos *in situ* sugieren que las semillas de *T. recurvata* presentan algún tipo de latencia. La cual impide la germinación al encontrarse en condiciones poco propicias tales como la falta de luz y temperatura requeridas por la semilla y/o la insuficiencia en la humedad.
4. El crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* se dio de manera más activa en las regiones externas de las copas de los árboles debido a que son microambientes más expuestos e iluminados, ya que bajo estas condiciones el desempeño en el crecimiento de *T. recurvata* es mejor.
5. De las especies hospederas elegidas en este estudio, *A. bilimekii* resultó ser el mejor hospedero de *T. recurvata*, ya que indudablemente la sobrevivencia y posiblemente el crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* fueron más altos.
6. A pesar de los bajos porcentajes de germinación registrados en los experimentos llevados a cabo, los altos niveles por colonización de *T. recurvata* que presentan los árboles y arbustos de la zona de estudio indican que este proceso no limita la

permanencia y crecimiento de la metapoblación de *T. recurvata*, siempre y cuando el paisaje ofrezca parches adecuados para su establecimiento.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, J.D. y J.K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid- An experimental study of seed limitation. *Oecologia*, 106:102-198.
- Adam, M.S. y B.R. Strain. 1968. Photosynthesis in stems of *Cercidium floridum*: spring and summer diurnal field response and relation to temperature. *Oecologia*, 3: 285-297.
- Arias, A.A., T. Valverde y J.Reyes. 2001. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. 1ª ed. INE-SEMARNAT y UNAM, México.
- Baskin, C. y J. Baskin. 1997. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, Los Angeles.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend,. 1996. Ecology. 3a. ed. Blackwell Scientific Publs., Oxford.
- Bennett, B.C. 1991. Comparative biology of Neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *Journal of Tropical Biology*, 7: 361-371.
- Benzing, D.H. 1978. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae) o some of its hosts and other supports in Southern Florida. *Selbyana*, 5:95-106.
- Benzing, D.H. 1980. The Biology of the Bromelioids. Mad River Press, California. 305 pp.
- Benzing, D.H. 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) cypress crown colonies in Southern Florida. *Selbyana*, 5: 256-263.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular Epiphytes. General Biology and Related Biota. Cambridge University Press, Cambridge. 354 pp.
- Benzing, D.H. y A. Renfrow. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette*, 135: 281-288.
- Billings, F. 1904. A study of *Tillandsia usneoides*. *Botanical Gazette*, 38: 99-121.
- Burt-Utley, K. y J.F. Utley. 1977. Phytogeography, physiological ecology and the Costa Rican genera of Bromeliaceae. *Hist. Nat. Costa Rica*, 1: 9-29.
- Byers, D.S. 1967. Climate and hidrology. The prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. 1 Environment and subsistence. Universidad de Texas Press, Austin. 48-65 pp.
- Caldiz, D.O. y L. Fernández. 1995. The role of epiphytic weeds *Tillandsia recurvata* and *T. aëranthos* in native rural and urban forests. *Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 21:177-197.

- Caldiz, D.O., J. Beltrano, V.L. Fernández, e I. Andía. 1993. Survey of *Tillandsia recurvata* L.: preference, abundance and its significance for natural forests. *Forest Ecology and Management*, 57: 161-168.
- Cervantes, G.V., G.M. López, N.N. Salas y G.C. Hernández. 2001. Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación. UNAM, SEMARNAT, Programa Nacional de Reforestación, México.
- Chase, M.W. 1987. Obligate twig epiphytes in the Oncidiinae and other Neotropical orchids. *Selbyana*, 10:24-30.
- Crocker, W. 1948. Growth of plants. Reinhold. E.U.A.
- Davidse, G., M. Sousa y A. Chater. 1994. Flora Mesoamericana. Vol. 6. UNAM. México, 543 pp.
- Downs, R.J. y A.A. Piringer. 1958. Seed germination in the Bromeliaceae. *Bromelia Society Bulletin*, 8: 36-38.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological Conservation*, 103:349-359.
- Fernández, L.V., J. Beltrano y D.O. Caldiz. 1989. Germinación y longevidad de semillas de *Tillandsia recurvata* L. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 65:81-85.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica*, 3: 125-135.
- Griffiths, H. y J.A.C. Smith. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia*, 60: 176-184.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation Dynamics: Does it help to have more of the same? *Trends Ecology and Evolution*, 4 :113-114.
- Hanski, I. 1998. Metapopulations dynamics. *Nature*, 396: 42-49
- Hanski, I., T. Pakkala, M. Kuussaari y L. Guangchun. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72: 21-28.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. Nueva York. 892 pp.

- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology Systematics*, 1: 327-356.
- Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 86 pp.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*, 85:767-775.
- Hilhorst, H.W.M. 1998. The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited. *Seed Science Research*, 8: 77-90.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology Systematics*, 13: 201-228.
- Husband, B.C. y S. Barret. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*, 84: 461-469 pp.
- Hunt, R. e I.T. Parsons. 1974. A computer program for deriving growth functions in plant growth analysis. *Journal of Applied Ecology*, 11: 297-307.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59: 1-130 pp.
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: An update. *Selbyana*, 9: 2-22.
- Laman, T.G. 1995. The ecology of strangler fig seedling establishment. *Selbyana*, 16: 223-229.
- Larson, R.J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana*, 13: 50-56.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of Entomological Society of America*, 15: 237-240.
- Lüttge, U. 1985. Epiphytes: Evolution and Ecophysiology. *Naturwissenschaften*, 72: 557-566.
- Lüttge, U. 1989. Vascular plants as Epiphytes. Evolution and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2: 1-13.
- Martínez, G. y R. García. 2001. Tratamientos germinativos para *Acacia bilimekii* Macbr. *Revista TEMAS* 8.
- Matelson, T.J., N.M. Nadkarni y J.T. Longino. 1993. Longevity of fallen epiphytes in a neotropical mintane forest. *Ecology*, 74: 265-269.

- Midgley, J.J. y W.T. Bond. 2001. Asynthesis of the demography of African acacias. *Journal of tropical Ecology*, 17: 871-886.
- Mondragón, D. 2000. Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schltld. En el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán. Tesis doctoral. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán. Pp. 91.
- Mondragón, D.R., I. Durán e I. Olmsted. 1999. Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schltld (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán. *Selbyana*, 20: 250-255.
- Nadkarni, N.M. y T.J. Matelson. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, 24: 24-30.
- Nikolaeva, M.G. 1969. Physiology of deep dormancy in seeds. National Science Foundation. E.U.A.
- Overton, J. 1994. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology*, 82: 711-723.
- Parker, G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Págs. 73-106. En: Lowman, M.D. y N.M. Nadkarni. En eds. Forest Canopies. Academic Press, Los Angeles.
- Penfound, W.T. y I.G. Deiler. 1974. On the ecology of Spanish moss. *Ecology*, 28: 455-458.
- Perry, D.R. 1985. Die kronenregion des tropischen Regenwaldes. *Spektrum der Wissenschaft*, 1: 76-85.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad. It the flora. *Evolution*, 2: 58-89.
- Pyke, D.A. y J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, 67: 240-245.
- Ratsirarson, J., J.A. Silander y A.F. Richard. 1995. Conservation and management of threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology*, 10:40-52.
- Richards, P.W. 1952. Tropical Rain Forest: An Ecological Study. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. ed. Limusa. México. 432 pp.
- Rzedowski, G.C. y J. Rzedowski. 2001. Flora Fanerogámica del Valle de México. 2ª ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 pp.

- Schemske, D., B. Husband, M.H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I.M. Parker y J. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75: 584-606.
- SEMARNAT, Secretaría de Manejo de Recursos Naturales. 2003. Diagnóstico de los Recursos Forestales no maderables y maderables no tradicionales de zonas áridas y semiáridas en los estados de Chihuahua, Durango, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca. Boletín SEMARNAT. www.semarnat.gob.mx
- Shupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82: 399-409.
- Silvertown, J.W. y J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to Plant Population Biology. 3a ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Smith J.A.C., H. Griffiths y U. Lüttge. 1986. Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. The Ecology of the Bromeliaceae in Trinidad. *Plant Cell and Environment*, 9: 359-376.
- Smith, L.B. y D.R. Jack. 1977. Flora Neotropical. Monograph No.14, Part 2. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Hafner Press. 1492 pp.
- Sugden, A.M. 1981. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in two colombian cloud forests. II Habitat preferences of Bromeliaceae in the Serranía de Macuira. *Selbyana*, 5:264-273.
- Toledo, M.T. 1998. Reintroducción de la bromelia epífita *Tillandsia eizzi* Lyman B. Smith, en la "Reserva Ecológica Huitepec" los altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Tremblay, R.L. 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: No sex, no future? *Selbyana*, 18: 160-166.
- Valdivia, E.P. 1977. Las epífitas. Estudio botánico y ecológico de la Región del Río Uxpanpa, Veracruz. *Biotica*, 2:55-71.
- Valverde, T. 1992. Historia de vida de *Schizachyrium scoparium* var. *littoralis* en diferentes microambientes de dunas costeras. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 172 pp.
- Valverde, T. 1999. Las metapoblaciones en la naturaleza, ¿realidad o fantasía?. *Ciencias*, 53: 56-63.
- Valverde, T. 2001. La teoría metapoblacional: Evidencias empíricas y perspectivas. *Memorias del XV Congreso Mexicano de Botánica*, del 14-19 de octubre, ed. Patricia Magaña Rueda, Sociedad Botánica de México. Querétaro. Qro.

- Valverde, T. y J. Silvertown. 1997. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *Journal of Ecology*, 85:193-210.
- Vargas-Mendoza, M.C. y M. González-Espinoza. 1992. Habitat heterogeneity and seed dispersal of *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) in Nopaleras of Central Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 37: 379-385.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1991. Fitogeografía del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. *Boletín de la Soc. Botánica de México*, 50: 135-149.
- Zar J.H. 1984. Bioestadistical Analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 718 pp
- Zimmerman, J.K. y I.C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) Mexico. *Biotropica*, 24: 402-407.
- Zotz, G. 1995. How fast does an epiphyte grow? *Selbyana*, 16: 150-154.
- Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal Tropical Ecology*, 14: 725-741.