



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**Dinámica poblacional de *Tillandsia makoyana* Baker
(BROMELIACEAE) en la selva baja caducifolia de la Reserva
de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

EVA MARTÍNEZ GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de noviembre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Martínez García Eva** con número de cuenta **501004123** con la tesis titulada: **"Dinámica poblacional de *Tillandsia makoyana Baker* (Bromeliaceae) en la selva baja caducifolia de la Reserva de la biosfera Sierra de Huautla, Morelos"** bajo la dirección de la **Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa**.

Presidente:	Dr. Juan Núñez Farfán
Vocal:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Secretario:	Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa
Suplente:	Dr. Alejandro Flores Palacios
Suplente:	M. en C. Salvador Sánchez Colón

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 26 de septiembre del 2006



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Quiero agradecer el apoyo que me otorgo el CONACYT, por la beca otorgada durante un año de la maestría.

Así como la ayuda y el tiempo dedicado a esta tesis a los miembros del Comité Tutorial:

Presidente: *Dr. Juan Núñez Farfán*

Vocal: *Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez*

Secretario: *Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa*

Suplente: *Dr. Alejandro Flores Palacios*

Suplente: *M. en C. Salvador Sánchez Colón*

- ✿ Quiero agradecer a la Dra. Ana Mendoza, por haber aceptado ser mi tutora, por tu amistad, por ayudarme en que ya saliera esta tesis, por todo el tiempo dedicado, en verdad te lo agradezco.
- ✿ Al M. en C. Salvador y a la Dra. Meli por estar todos estos años revisando mi trabajo de investigación para que culminará.
- ✿ A la Dr. Cecilia Alfonso Corrado por ayudarme y enseñarme a hacer los análisis matriciales.
- ✿ A la Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro por su auxilio en la obtención de los intervalos de confianza.
- ✿ A la Dr. Ivón Ramírez por la inmensa y desinteresada ayuda en la identificación de mi especie.
- ✿ A Fernando Valdez Calderón por su ayuda en la elaboración del mapa de ubicación del área de estudio.
- ✿ A Belinda por tu amistad y por haberme dado la oportunidad de ir a mis clases al Instituto, de hacer mi investigación, por tu impulso y por todo el apoyo (no solamente en la tesis), gracias.
- ✿ A Margarita por haberme dado las facilidades para ir a México.
- ✿ A Sil, Angy, René y Brenda por acompañarme y ayudarme en el trabajo de campo (no importando los pinolillos, ni el calor).
- ✿ A todo el personal de la Coordinación del Posgrado, especialmente a Lilia Espinosa, a Lolita, a Alejandro, a Gonzalo, al Dr. Juan Núñez y a Anahí García, por su inmensa ayuda y por ayudarme a quitar las piedras en mi camino para poder titularme. A TODOS USTEDES MUCHAS GRACIAS.



En estas líneas te quiero agradecer todo lo que has hecho por mí, (incluyendo el haberme dado la oportunidad de estar en este mundo). Aunque no me alcanzarían las palabras, ni el papel para hacerlo... gracias *Mamá*... por que **siempre** me has apoyado incondicionalmente, por todo tu amor derramado en mí y en mi hija... por tus días dedicadas a ella, y a mi persona, por orar siempre por mi, por estar siempre a mi lado cuando te he necesitado y aún cuando no.

Por apoyarme, y aún cuando no ves el mundo como yo, te quiero agradecer, por estar siempre conmigo, desde antes de nacer, gracias pá... Y como olvidarme de ustedes, por compartir conmigo mis penas y alegrías, por todo su apoyo, gracias... Adán (*Aga*) y David (*Babi*)

Pero sobre todo quiero dedicar este pequeño gran esfuerzo a la luz que guía mis pasos sobre este sendero, a mi fortaleza, mi impulso por seguir siempre adelante... a ti, mi hermosa y pequeña *Brenda Erandi*... gracias por existir en mi vida, nunca voy a terminar de agradecerle a Dios por haberme elegido como tu mamá... Eres un ángel con hermosos y grandes ojos: *Te Amo, mi amor!!!*

Finalmente, les quiero agradecer a todos mis amig@s por disfrutar junto conmigo de este mundo, el hacerme mi vida mas divertida, mas alegre, por ser mis confidentes, por compartir conmigo todas mis loqueras y por ayudarme a quitar las piedras en mi camino cuando me hizo falta... y como el orden no importa, te quiero agradecer: Angy (,dre), Silvino (compis), Alejandra, Anita, Velia, René, Leticia, Verónica, Belinda, Jenny I, Ma. Antonieta (los tacones), Jenny II, Rosalinda, Marcela Aquino, Marcela (cheerliros), Maribel, CC, Pris, Marquitos, Gus y Caro, gracias por el tiempo compartido y por haber coincidido juntos en esta vida.

Si volviera a nacer, volvería a hacer lo mismo, Bye, adiós.

Amor de mis amores



INDICE

RESUMEN	iii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. FAMILIA BROMELIACEAE.....	2
1.2. DINÁMICA POBLACIONAL.....	8
1.3. OBJETIVO GENERAL.....	14
1.3.1 OBJETIVOS PARTICULARES.....	14
2. METODOLOGÍA	15
2.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	16
2.1.1 LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA DE HUAUTLA-CERRO FRÍO.....	16
2.1.2 CARACTERÍSTICAS FÍSICAS.....	16
2.1.2.1 Fisiografía y Topografía.....	16
2.1.2.2 Clima.....	17
2.1.2.3 Vegetación.....	17
2.2. LA ESPECIE DE ESTUDIO.....	20
2.2.1 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....	20
2.2.2 DESCRIPCIÓN BOTÁNICA.....	20
2.3 TRABAJO DE CAMPO.....	25
2.3.1 SELECCIÓN DE LAS PARCELAS.....	25
2.3.2 SELECCIÓN DE LA POBLACIÓN DE <i>T. MACOYANA</i> BAKER.....	26
2.4 DESCRIPCIÓN DEL MODELO DE CRECIMIENTO POBLACIONAL.....	29
2.5. CLASIFICACIÓN POBLACIONAL.....	33
2.5.1 DIAGRAMA DEL CICLO DE VIDA.....	34
2.6 CONSTRUCCIÓN DE LA MATRIZ DE TRANSICIÓN.....	37
2.6.1 MATRIZ DE PROBABILIDADES DE TRANSICIÓN.....	37
2.6.2 MORTALIDAD.....	38

2.6.3 SEMILLAS POR CATEGORÍA DE TAMAÑO.....	38
2.6.4 CLONALIDAD.....	38
2.7 ESTABLECIMIENTO DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS EN EL CAMPO.....	40
3. RESULTADOS.....	46
3.1 DINAMICA POBLACIONAL DE <i>TILLANDSIA MAKOYANA</i> BAKER.....	47
3.1.1 TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL (λ).....	47
3.1.2 ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN.....	47
3.1.3 ELASTICIDADES POR CATEGORÍA DE TAMAÑO Y POR PROCESOS DEMOGRÁFICOS.....	48
3.1.4 PORCENTAJE DE MORTALIDAD.....	50
3.1.5 CRECIMIENTO CLONAL.....	50
3.2 COMUNIDAD ARBÓREA.....	51
3.2.1 ESPECIES ARBÓREAS.....	51
3.2.2 HOSPEDEROS DE <i>TILLANDSIA MAKOYANA</i>	52
3.2.3 GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS.....	55
4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN.....	57
4.1 ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE <i>T. makoyana</i>	58
4.2 HOSPEDEROS DE <i>T. makoyana</i>	66
5. LITERATURA CITADA.....	71

RESUMEN

Se llevó a cabo el estudio de la dinámica poblacional de *T. makoyana* Baker en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos; donde el tipo de vegetación es la selva baja caducifolia. Para esta investigación se establecieron cuatro parcelas de 50 X 50 m donde se llevo a cabo el censo poblacional; localizando a las bromelias epifitas en la copa de los árboles que servían como hospederos. A continuación se elaboró una clasificación de seis categorías de tamaño de la bromelia (plántula, juvenil, adulto1, adulto2, adulto3 y adulto4). Con los datos recabados en el campo durante 1999 y 2000 se elaboró una matriz de Lefkovitch para llevar a cabo los análisis demográficos.

Los resultados que arrojó la matriz indica que la población estudiada se encontraba de manera estable ($\lambda = 1.059 \pm 0.102$), la categoría que mayor porcentaje de mortalidad presentaba eran las plántulas (44% de mortalidad). El parámetro demográfico y la categoría que poseían el valor más alto de elasticidad fueron crecimiento y juveniles respectivamente, es decir, son las etapas más importantes en el ciclo de vida de *T. makoyana*.

Con relación a los hospederos de *T. makoyana*, se tiene que de las 29 especies de árboles localizados en las parcelas, el 55.17 % de estas (16 especies) funcionaban como hospederos de la bromelia. Analizando el total de individuos presentes en el

área de estudio se tiene que sólo el 13.40% de la comunidad, son los que usan las bromelias para establecerse en la selva baja caducifolia de Morelos.

De las 16 especies de hospederos encontradas en el campo destacan cuatro: *Bursera aloexylon*, *Haematoxylum brasiletto*, *Amphipterygium adstringens* y *Crescentia alata* por ser las que congregan el 64.21% del total de individuos hospederos. *Bursera copallifera*, *Acacia cochliacantha*, *Malpighia mexicana* y *Bunchosia canescens*, son hospederos que sobresalen porque todos los individuos encontrados en el campo albergaban a *T. makoyana*.



1. INTRODUCCIÓN



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

1.1 FAMILIA BROMELIACEAE

El 10% de todas las plantas vasculares existentes en el mundo presentan hábitos epifitos (Madison, 1977; Krees, 1986; Benzing, 1990). Dentro de las monocotiledóneas, las bromelias están entre las tres familias que poseen más representantes epifitos (Madison, 1977). Las bromelias son consideradas como hierbas epifitas, terrestres o rupícolas (Victoria, 1990; Recagno de Rouse, 1992).

La familia Bromeliaceae tiene aproximadamente 2000 especies de plantas (Victoria, 1990); es la segunda familia más importante después de la familia Orchidaceae en cuanto a plantas epifitas se refiere (Gilmartin, 1983; García-Franco, 1987; Recagno de Rouse, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1994). La familia posee aproximadamente 56 géneros (Sandoval-Bucio *et al.*, 2004) incluidos en tres subfamilias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae y Bromelioideae (Smith y Downs, 1974). En México existen 342 especies pertenecientes a 18 géneros, de los cuales 4 (97 especies) pertenecen a la subfamilia Pitcairnioideae, 7 géneros (21 especies) a Bromelioideae y 7 géneros (224 especies) a Tillandsioideae (Espejo-Serna *et al.*, 2004).

Desde el punto de vista biogeográfico la distribución de esta familia es totalmente neotropical y se localizan especies desde la parte oriental del estado de Virginia en los Estados Unidos, hasta la región central de Argentina y Chile; la

excepción es *Pitcairnia feliciana* que habita en el continente africano (García-Franco, 1987; Victoria, 1990).

Se ha reportado que algunas especies de la Familia Bromeliaceae tienen diferentes usos; por ejemplo, son colocadas como cercos vivos para proteger solares y cultivos importantes, otras tienen fines ornamentales, medicinales, comestibles, forrajeras y para la extracción de fibras (Sandoval-Bucio *et al.*, 2004). La especie *Tillandsia makoyana* es una de las epifitas más grandes que habitan la selva baja caducifolia (SBC) en Morelos y es utilizada con fines ornamentales en el estado para adornar los nacimientos en época de navidad (obs. pers.).

El epifitismo se presenta en numerosas comunidades vegetales fundamentalmente en las áreas tropicales cálido-húmedas. En un sentido estricto, las plantas epifitas pasan su ciclo de vida principalmente sobre árboles hospederos (forofitos), utilizándolos exclusivamente como soporte, no teniendo un contacto con los haces vasculares del mismo, por lo que no extraen agua ni nutrientes de éste y tampoco tienen una conexión directa con el substrato (Benzing, 1990).

La comunidad de las epifitas es importante en el funcionamiento de los ecosistemas tropicales debido a su facultad de capturar y almacenar nutrientes de la atmósfera y agua, así como permitir la formación de humus y de concentrar recursos orgánicos e inorgánicos en el dosel que después son liberados al bosque (Nadkarni, 1984, 1986; Nadkarni y Matelson, 1991; Lugo y Scatena, 1992; Flores-Palacios y García-Franco, 2004).

La importancia ecológica de las bromelias epifitas radica en el aumento de la complejidad del bosque y la generación de recursos y habitats para la fauna. Existe una gran diversidad de organismos que viven, se alimentan, o coexisten con las bromelias (Nadkarmi y Longino, 1990), se han llegado a encontrar hasta 342 especies asociadas con bromelias tanques (Dejean *et al.*, 1995). Incluso existen ciertas especies de insectos (libélulas) y anfibios (*Hyla zeteki*, *H. picadoi* y *Aparasphenodon brunoï*) que pasan su ciclo de vida exclusivamente en los depósitos de agua que se forman en la base de las hojas de algunas especies de bromelias (Dunn, 1926; Robles *et al.*, 1993; Teixeira *et al.*, 2002) y se ha llegado a demostrar que la falta de bromelias puede llegar a afectar la diversidad de aves en ciertas plantaciones de café (Cruz-Angón y Russel, 2005). Las bromelias también son utilizadas por algunas hormigas (Dunn, 1926) y termitas (Thorne *et al.*, 1996) como refugio y, a cambio, ellas las protegen de la herbivoría de otras especies de hormigas (Dunn, 1926; Thorne *et al.*, 1996) y crisomélidos (Dunn, 1926).

Por otro lado, se sabe que el agua, los nutrientes, la temperatura y la luz son los principales factores abióticos que influyen en el crecimiento de estas especies vegetales (Smith y Downs, 1974; Harper, 1977; Benzing, 1990). Una de las ventajas de la forma epifita es reducir la competencia por luz con las especies arbustivas o herbáceas. Así, entre más alto sea el estrato arbóreo donde se localizan las epifitas, éstas recibirán una mayor cantidad de luz y de esta manera se resuelve esta limitante (Benzing, 1990; Recagno de Rousse, 1992).

Al no poder absorber la humedad del suelo, el agua de la que disponen es escasa y puede llegar a ser un factor limitante para el desarrollo de las epifitas (Recagno de Rouse, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995). Pero algunas especies lo contrarrestan al poseer adaptaciones para almacenar y hacer más eficiente el consumo de agua, como es el tener tricomas peltados y/o escamas especializados en la superficie de hojas y raíces (Recagno de Rouse, 1992). Los tricomas les permiten absorber la humedad atmosférica (Valvidia, 1977; Benzing, 1978b; Recagno de Rouse, 1992), el agua de lluvia (Valvidia, 1977) y las sales minerales de las partículas de polvo (Valvidia, 1977; Benzing, 1978b; Benzing, 1990) y las escamas permiten reflejar la luz y abatir la temperatura lo que les permite ahorrar agua (Benzing, 1990). Consecuentemente, la principal función de las raíces es la de fijarse al hospedero, más que absorber agua y/o nutrientes (Smith y Downs, 1974; Benzing, 1981a). Los insectos y la materia vegetal que se descompone en el agua almacenada en las bromelias, suministran componentes nitrogenados a la planta, la cual los absorbe a través de la hoja que es altamente permeable (Smith y Downs, 1974).

Una adaptación para hacer más eficiente el uso de agua en las bromelias, es la presencia del metabolismo ácido de crasuláceas (CAM), mecanismo fotosintético que va acompañado por la succulencia de tallos y hojas (Lancher, 1980; Benzing, 1990). Este mecanismo implica la apertura de los estomas por la noche cuando los gradientes de presión del vapor son bajos, lo que reduce la pérdida de agua y permite una alta tolerancia a la sequía. Este tipo de metabolismo es considerado

como una adaptación de las especies vegetales a los ambientes xéricos (Lancher, 1980), lo que les permitió a las bromelias establecerse en las copas de los árboles (Crayn *et al.*, 2004).

Otra característica de las especies de la Familia Bromeliaceae es la presencia del crecimiento clonal. Las plantas clonales son organismos modulares que, a través del crecimiento vegetativo producen unidades llamadas ramets (Harper, 1977; Huber y Wiggerman, 1996), también conocidos como vástagos o hijuelos, los cuales tienen la misma identidad genética del individuo que los genera (Harper, 1977; de Steven, 1989; Begon *et al.*, 1997; Perreta y Vegetti, 2005). El conjunto de ramets se denomina genet, los cuales se desarrollan a partir de un solo cigoto (Harper, 1977). Los hijuelos poseen la capacidad de sobrevivir de manera independiente de la planta madre (Harper, 1977; de Steven, 1989; Eriksson, 1989 y 1993; Begon *et al.*, 1997). Algunos ramets permanecen unidos a la planta madre y otros no, ello dependiendo del número y la longitud de los entrenudos (Perreta y Vegetti, 2005), esta estrategia les permite adquirir recursos de ubicaciones espacialmente dispersas y redistribuirlos entre los ramets que mantienen una conexión (Harper, 1985).

Algunas especies clonales poseen estolones y rizomas (Cook, 1985), los cuales son capaces de extenderse lateralmente (Hutchings y Turknton, 1995) sirviendo además para el almacenamiento de recursos (Dong y de Kroon, 1994). La forma de crecimiento de las plantas clonales puede ser de dos tipos, la estrategia conocida como falange y la de guerrilla, la primera forma un agregado compacto

que dificulta el crecimiento y el establecimiento de otras plantas en el mismo sitio. La segunda es cuando los genets producen entrenudos extensos que permiten que los ramets queden separados, y de esta manera, colonizan grandes extensiones de terreno (Lovett-Doust, 1981). El crecimiento clonal promueve la persistencia del clon en el sitio, lo que hace que la distribución de los ramets sea ilimitada en el espacio y tiempo (Wikberg, 1995).

Una de las ventajas evolutivas de la clonalidad si se compara con la reproducción sexual es que los individuos pueden mantener ciertos tipos de genotipos eficientes en un ambiente a un bajo costo energético. La reproducción sexual presenta diversas desventajas en contraste con la clonalidad, como lo es el gasto en recursos energéticos para actividades y estructuras que directamente no se traducen en hijos como es el caso de las flores, el néctar o el polen. De igual manera, el sexo rompe con combinaciones óptimas de genes, como es el caso del genotipo de los padres que se reproducen de manera clonal, para producir nuevas combinaciones de funcionamiento desconocido. Finalmente la reproducción sexual es menos eficiente si se compara con la clonalidad, ya que en organismos con sexos separados se necesita forzosamente de un individuo del sexo opuesto para reproducirse y si en la población existe una baja densidad poblacional o no existieron suficientes polinizadores, este evento ocasionaría bajas fecundidades de la especie (Eguiarte *et al.*, 1999).

Algunas características de las plantas clonales hacen que sea un poco difícil el estudio de su demografía. Como es el hecho de que los genets son usualmente

de vida larga y no se identifica fácilmente sus poblaciones naturales, incluso, en algunas especies los ramets como no están fisiológicamente integrados es difícil saber a que individuo pertenecen (Ericsson, 1993). No siendo este caso para algunas especies de bromelias epifitas, ya que en éstas, los hijuelos obtenidos a través de la reproducción sexual están unidos a la planta madre, permitiendo así disminuir este problema cuando se decide hacer un estudio de dinámica poblacional en este tipo de plantas.

1.2 DINÁMICA POBLACIONAL

El número de individuos de una población cambia a través del tiempo y el espacio (Rhodes *et al.*, 1996; Kery y Gregg, 2004) debido a los cambios ambientales así como a los factores bióticos (Harper y White, 1971; Caswell, 1989; Caswell *et al.*, 1996; Begon *et al.*, 1997). Esto puede afectar las tasas vitales (natalidad, crecimiento, reproducción y mortalidad) de las especies (Caswell *et al.*, 1996). La respuesta de estas tasas es la que determina la dinámica poblacional en tiempo ecológico y establece la evolución de las historias de vida en tiempo evolutivo (Caswell, 1989).

La demografía es la ciencia que estudia la dinámica poblacional, proviene del griego demos que significa pueblo y grafos que es trazo (Wikipedia, 2006); originalmente fue aplicada al estudio de las poblaciones humanas y después se

enfocó al estudio de especies animales y finalmente fue orientada hacia las poblaciones de plantas (Harper y White, 1971).

Una herramienta ampliamente usada en los análisis demográficos son los modelos matriciales poblacionales (Caswell, 1989). Estos modelos son construidos generalmente empleando valores promedio de las tasas vitales como son la supervivencia, el crecimiento y la reproducción (Zudeima y Franco, 2001).

Los modelos matriciales usan categorías discretas, algunas son naturalmente discretas como los estadios de desarrollo de las mariposas, mientras otras son naturalmente continuas y pueden llegar a ser discretas, como por ejemplo el tamaño (Caswel, 1996). Por lo anterior, es necesario que las poblaciones sean estructuradas en edad, tamaño o estadio.

Existen principalmente dos tipos de modelos matriciales que proyectan el crecimiento de las poblaciones, el modelo de Leslie y el de Lefkovitch (Caswell, 1989; Caswell *et al.*, 1996). Estos modelos usan una matriz cuadrada (**A**), la cual es un arreglo de números que se compone del mismo número de renglones que de columnas (Caswell, 1989). Cada entrada de la matriz representa la contribución de una categoría a otra en un intervalo de tiempo (Caswell, 1989; Caswell *et al.*, 1996).

Los modelos matriciales poblacionales se derivan de formas de algebra lineal y proyectan el crecimiento poblacional del tiempo t al tiempo $t + 1$ (Caswell *et al.*, 1996), mediante la iteración (multiplicación) de la estructura poblacional y la matriz poblacional **A**, a través de la siguiente ecuación:

$$\mathbf{N}_{(t+1)} = \mathbf{A}\mathbf{n}_{(t)}$$

Para proyectar a la población del tiempo t al tiempo $t + 1$, es necesario determinar la unidad de tiempo (el intervalo de proyección) que se va a utilizar; siendo esto importante porque modelos de la misma población con diferente intervalo de proyección pueden parecer diferentes poblaciones (Caswel 1996; Caswell, 2001).

Las ventajas de usar los modelos es la facilidad para elaborarlos a partir de la descripción gráfica de su ciclo de vida o de los valores promedios de las tasas vitales por categoría. Son fáciles de iterar a partir de la estructura poblacional y de la matriz A (Caswell, 2000), especialmente por modernos software computacionales como MATLAB, Matemática MathCad (Caswell *et al.*, 1996) o Poptools (Hood, 2000). Adicionalmente los modelos han sido utilizados en conjunto con estudios genéticos, biogeográficos, taxonómicos, entre otros, para generar información que puede ayudar en la conservación de las especies (Mills *et al.*, 1999; Oostermeijer *et al.*, 2003).

Una de las desventajas de los modelos matriciales, especialmente en modelos lineales, es que son sensibles a la elección de las categorías de tamaño o edad, por lo que la interpretación de la dinámica poblacional depende de cómo la población ha sido categorizada (Caswell *et al.*, 1996).

El modelo matricial de Leslie (1945) modela la dinámica poblacional de los individuos que están estructurados en categorías de edad, se construye empleando las probabilidades de transición de crecimiento y de fecundidad, por lo que, la matriz de proyección poblacional (A) tiene entradas sólo en el primer renglón que

es la fecundidad y en la subdiagonal, la cual indica el crecimiento (Caswell, 2001). En este modelo todos los individuos de una categoría pasan a la siguiente del tiempo t al tiempo $t + 1$, es decir, ningún individuo permanece en la misma categoría (Leslie, 1945).

En algunas especies no es fácil determinar la edad de los individuos y algunos parámetros demográficos como la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad se relacionan más con el tamaño del individuo que con la edad (Caswell, 1989; Caswell, 2001; Mandujano *et al.*, 2001). Por ejemplo, las plantas adultas tienen diferentes riesgos de mortalidad en comparación a las plántulas (Caswell *et al.*, 1996). Del mismo modo algunas especies vegetales aportan dos tipos de progenie a la población, aquellos provenientes de semilla (reproducción sexual) y los producidos por propagación clonal (Mendoza, 1994; Mandujano *et al.*, 2001; Clark-Tapia *et al.*, 2005). Para estudiar aspectos demográficos en especies que presentan estas características, se trabaja con poblaciones estructuradas en tamaños, en lugar de estructuras de edad (Manly, 1990). Por lo tanto, los modelos estructurados por tamaño son una opción para estudiar la dinámica poblacional de ciertas especies, debido a que el tamaño revela más información acerca de la población que la edad cronológica (Caswell 1996; Caswell *et al.*, 1996).

Debido a que el modelo de Leslie no considera la probabilidad de los individuos de decrecer y de permanecer en un mismo estadio, Lefkovitch (1965) modificó este modelo al sugerir que las poblaciones fueran agrupadas por estadio o por tamaño en lugar de la edad. De esta manera se podía fácilmente manejar la

complejidad de ciertos ciclos de vida. De la misma manera, el modelo de Lefkovitch permite proyectar el crecimiento de una población cuyos organismos pueden permanecer en la misma categoría de tamaño, avanzar una o más categorías y regresar a categorías de menor tamaño (Caswell, 1989; Caswel 1996). En el primer renglón o fila se establece la fecundidad promedio, en la diagonal principal se ubican las probabilidades de permanencia, en las subdiagonales se registra la probabilidad de crecimiento, en las supradiagonales se encuentra el retroceso a categorías inferiores y la contribución a la propagación clonal.

El primer trabajo de demografía en plantas fue el realizado por Sarukhán y Harper (1973), donde se estudió la dinámica poblacional de tres especies del mismo género (*Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. y *R. acris* L.). A partir de esta investigación la mayor parte de los estudios demográficos realizados se han llevado a cabo principalmente con especies perennes y hierbas anuales (Silvertown *et al.*, 1993; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995). Sin embargo, muy pocos estudios se han realizado sobre plantas epifitas, epifilas, árboles estranguladores, lianas y hierbas trepadoras. Dentro de los estudios con epifitas existen más investigaciones sobre especies de la Familia Orchidaceae (Hernández, 1992; Larson, 1992; Zotz, 1998 y Zotz y Schmidt, 2006) que con especies de la Familia Bromeliaceae. Dentro de las investigaciones realizadas sobre dinámica poblacional de bromelias, se encuentran los trabajos de Benzing (1981b) con *T. pauciflora* en Florida (EU), de García-Franco y Rico-Gray (1995) con *Bromelia pinguin* en Veracruz (México), de Mondragón (2000), de Mondragón *et al.*, (2004) con *T. brachycaulos* en

Yucatán (México), de Zotz (2005) con *Werauhia sanguinolenta* y el de Bernal (2006) con *T. recurvata* en Puebla (México); con lo anterior se resalta que existe poca información demográfica de bromelias epifitas.

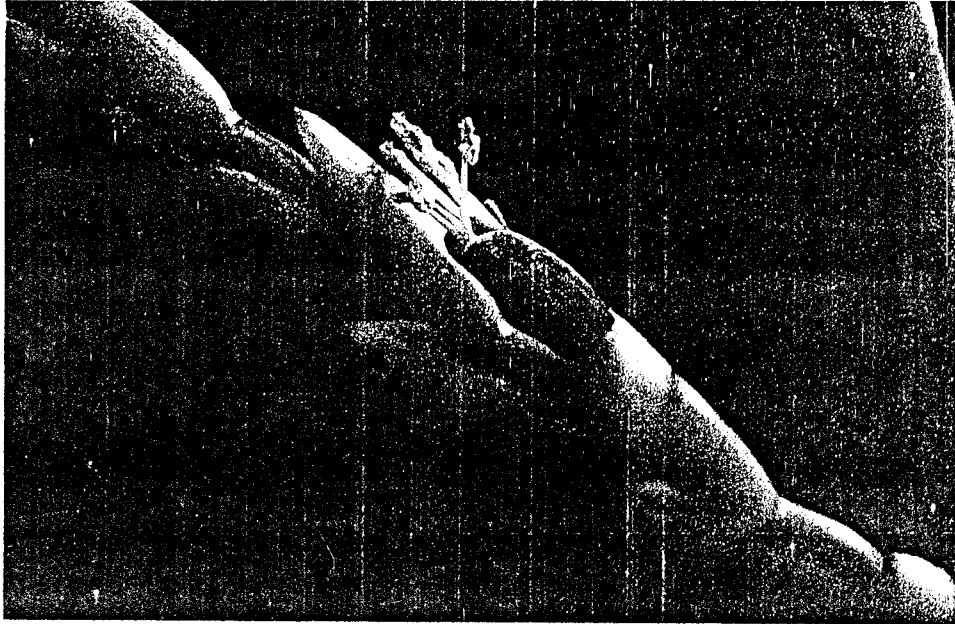
Por otro lado, en la SBC en el estado de Morelos los forofitos de bromelias epifitas son frecuentemente utilizados por los habitantes de la zona, como medicina, forraje, material de construcción, plantas de ornato, para la obtención de resinas, leña y tinturas (Maldonado, 1997). Además, para llevar a cabo las actividades agropecuarias en la zona, los habitantes locales remueven la capa forestal. Estas actividades humanas puedan tener un impacto negativo en la población de la bromelia epífita *T. makoyana*, debido a que se modifica la disponibilidad y/o condiciones de hábitat para la bromelia y extraerla de su hábitat natural podría estar afectando, en forma y grado desconocidos a las poblaciones de esta epífita; por lo que se consideró importante llevar a cabo un estudio demográfico (incluyendo una investigación sobre los hospederos de esta epífita) que permita determinar las condiciones actuales en las que se encuentran las poblaciones de dicha bromelia en la selva baja caducifolia de Morelos.

1.3 OBJETIVO GENERAL

Determinar la dinámica poblacional de la bromelia epifita *Tillandsia makoyana* Baker en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México.

1.3.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de *T. makoyana*, mediante el modelo matricial de Lefkovitch.
- Establecer cuál es la categoría de tamaño y el proceso demográfico de mayor contribución en el comportamiento demográfico de la población de *T. makoyana*
- Determinar las especies hospederas en las cuales se encuentra viviendo *T. makoyana*.
- Proponer algunas medidas para la conservación de las poblaciones de *T. makoyana*.



2. METODOLOGÍA



INSTITUTO
DE ECOLOGÍA
UNAM

2.1 AREA DE ESTUDIO

2.1.1 LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA DE HUAUTLA-CERRO FRÍO

La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH), Morelos se encuentra ubicada en la parte sur del estado de Morelos. La superficie que abarca es de aproximadamente 60,000 hectáreas con un rango altitudinal que va de los 700 a los 2,200 m s.n.m. La reserva tiene 312 localidades distribuidas en 25 ejidos (Dorado *et al.*, 2006) que ocupan seis municipios del estado de Morelos: Amacuzac, Ciudad Ayala, Jojutla, Puente de Ixtla, Tepalcingo y Tlaquiltenango (Fig. 1). La zona de estudio se ubica inmersa en la reserva en los ejidos de Huautla y El Limón.

2.1.2 CARACTERÍSTICAS FÍSICAS

2.1.2.1 *Fisiografía y Topografía*

La parte oriente y una porción de la parte sur de la REBIOSH, se halla dentro de la subprovincia del Sur de Puebla y está constituida por una gran diversidad de rocas volcánicas y de sedimentos continentales que incluyen depósitos yesíferos lacustres (INEGI, 1981). La topografía es accidentada, se encuentran valles sólo en la parte norte y posee múltiples cañadas y cañones, entre los cuales destaca el río Amacuzac, que desemboca en el Río Mezcala. El río Amacuzac divide el área en dos segmentos: hacia el este se encuentra localizada la Sierra de Huautla que presenta

una serie de lomeríos y serranías con gradiente altitudinal entre 1,000 y 1,300 m s.n.m. y hacia el oeste se localiza la porción denominada Cerro Frío ocupando el extremo norte de la Sierra de Huitzucó (CETENAL, 1976).

2.1.2.2 *Clima*

En general, en la reserva se presenta el clima A w₀"(w) (i')g, que corresponde a un clima cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con un régimen de lluvias de verano y canícula; el porcentaje de lluvia invernal es menor que 5 mm. Es isotermal con una temperatura media anual entre 22 y 26° C. La marcha de la temperatura es tipo Ganges, es decir el mes más caliente del año es antes del solsticio de verano (21 de junio). La precipitación media anual es de 900 mm anuales y se manifiesta durante el verano, de junio hasta principios de octubre. Los picos máximos de precipitación se presentan durante julio y septiembre, pudiendo haber una baja o ausencia de precipitación durante el mes de agosto, conocida como canícula (Vidal, 1980; García, 1988).

2.1.2.3 *Vegetación*

El tipo de vegetación más abundante en la reserva es la Selva Baja Caducifolia (SBC) (Miranda y Hernández, 1963), también conocido como Bosque Tropical Caducifolio. Se presenta, en general, a altitudes que van desde el nivel del mar hasta 1,800 m (Rzedowski, 1978). Las principales características de la SBC son su marcada estacionalidad climática, originando que la mayoría de las especies

vegetales pierdan sus hojas por períodos de cinco a siete meses, que es la denominada época seca del año. Los árboles, en general miden de 4 a 10 m de altura, aunque rara vez hay especies de 15 m (Rzedowski, 1978), principalmente en las zonas de las cañadas (Martínez-García, 1999). Las características distintivas de las cañadas de la reserva es que permanecen los árboles con follaje una gran parte del año; presenta una gran diversidad de especies, la total ausencia de grandes cactáceas columnares y la existencia de lianas de gran grosor y muy numerosas. La flora de la reserva tiene una afinidad neotropical, aunque se han encontrado pequeños manchones de *Quercus glaucooides* (Fagaceae) y *Pinus maximinoi* (Pinaceae) en las partes más altas de las montañas de la Sierra (Dorado *et al.*, 2006). Existen también zonas alteradas donde se establecen asociaciones de vegetación secundaria formadas principalmente por arbustos espinosos de la subfamilia Mimosoideae (Dorado, 1997).

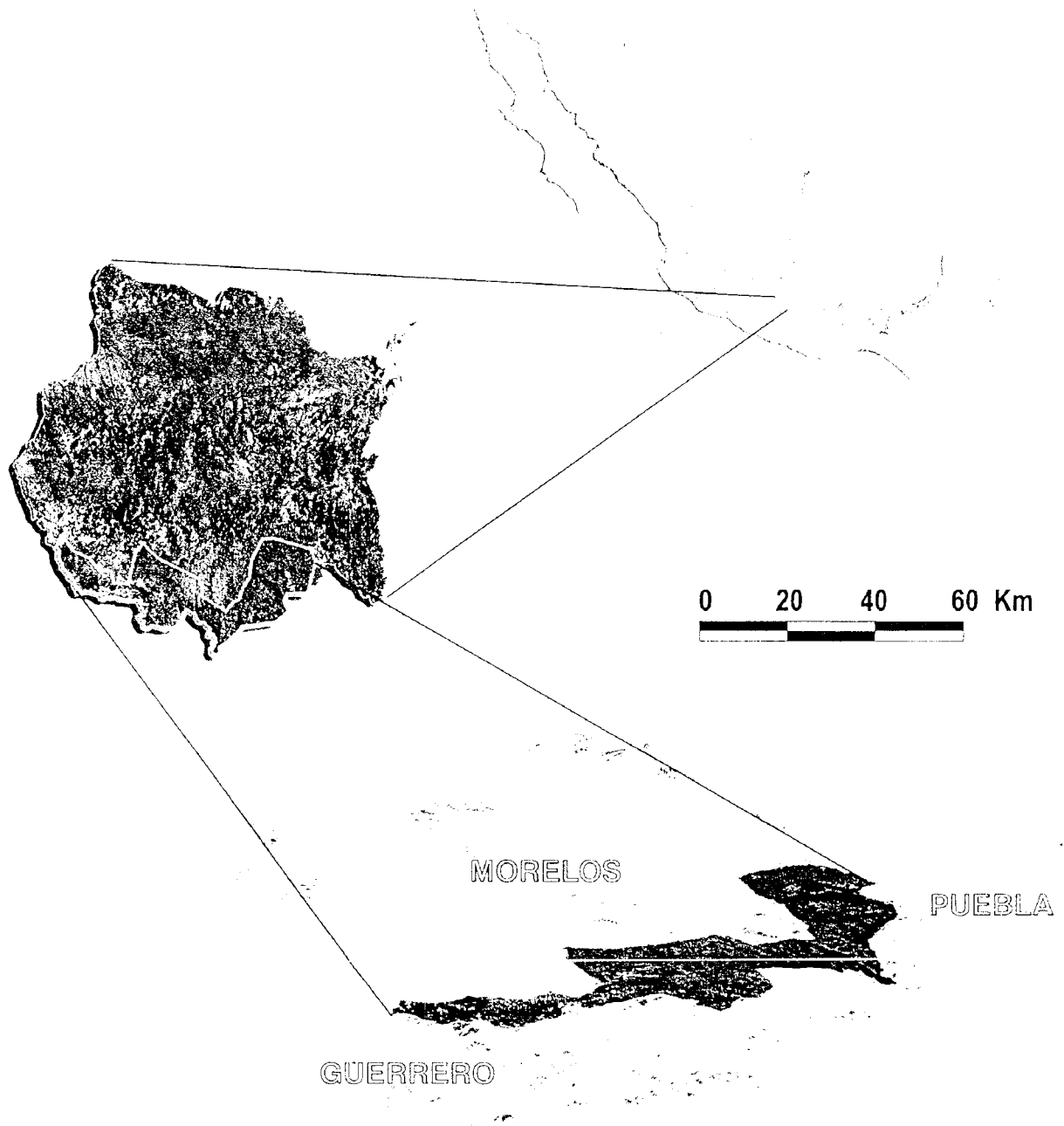


Fig. 1. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, en el sur del estado de Morelos, México.

2.2 LA ESPECIE EN ESTUDIO

2.2.1 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La especie en estudio es *Tillandsia makoyana* Baker, Handb. Bromel. 1889, también conocida con el nombre de *Tillandsia cucaensis* Wittmack (Reyes, *et al.*, 2004), es reportada como una especie epífita endémica de México (Espejo-Serna *et al.*, 2004). Esta especie habita en una variedad de tipos de vegetación, desde bosques de pino-encino con elementos caducifolios, hasta selvas bajas caducifolias. En el país se le localiza en los estados de Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Guanajuato, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Sinaloa y Morelos; en este último estado se localiza en los municipios de Cuernavaca, Puente de Ixtla, Tepalcingo, Tepoztlán, Tlaquiltenango y Tlayacapan (Espejo-Serna *et al.*, 2004). Es una planta que se encuentra en un amplio rango altitudinal desde los 50 hasta los 2320 m (Espejo-Serna *et al.*, 2004). Los pobladores de la reserva la utilizan como planta ornamental en los nacimientos de fin de año (obs. pers.) aunque también se le atribuye el uso forrajero en el estado de Oaxaca (Reyes *et al.*, 2004).

2.2.2 DESCRIPCIÓN BOTÁNICA

Hierba epífita, acaule, 50--100 cm de altura, generalmente no presentan rosetas en la base de la planta (Ramírez, *com. pers.*) y cuando lo hacen, forman densas rosetas apesadas (Reyes, *et al.*, 2004), son plantas comúnmente

monocárpicas. **Roseta** con (8-)12-18 hojas cuando florece, 40-80 cm largo, 15-16 cm ancho, generalmente cilíndrica, con los ápices foliares divergiendo del centro, la roseta ligeramente en forma de embudo cuando es joven, láminas foliares derechas, no torcidas, casi de igual largo que las vainas foliares (Fig. 2). **Vainas foliares** de las hojas externas casi planas, ancho elípticas, 15-17 cm largo, 4-5(-7.5) cm ancho, las hojas internas algo cóncavas formando un reservorio de agua por la sobreposición de las mismas, derechas o erectas, verdes con una gruesa cubierta de tricomas foliares que la hacen ver ligeramente grisácea, conspicuamente nervadas. **Laminas foliares** anchamente triangulares, largamente atenuadas, agudas y acuminadas, coriáceas, mas bien rígidas, conspicuamente nervadas abaxialmente, 30-50 cm largo, 2.5-4 cm ancho, blanco lepidotas en ambas caras, de color grisáceo, márgenes ligeramente curvos formando una lámina canaliculada. **Inflorescencia** con contorno general piramidal (ramas mas largas hacia la base de la misma), glabra, una panícula, a veces en plantas muy pequeñas, de sólo una espiga de pocas flores, hasta (4-) 12 espigas, 70-100 cm largo (medido desde la base de la roseta hasta el ápice de la inflorescencia), la inflorescencia se desarrolla lentamente, tomando hasta 2 meses desde que se forma hasta que comienza la floración que es sucesiva, producción de flores por varias semanas (Ramírez, *com. pers.*); la antesis se lleva a cabo en la noche (Gardner, 1986). **Pedúnculo floral** más corto que las hojas, verde, lustroso, 21-40 cm largo, ca. 10-12 mm diámetro, cubierto por brácteas imbricadas. **Entrenudos** 2-3.5 cm largo. **Brácteas del pedúnculo** más largas que los entrenudos, verde basalmente y apicalmente color rosa, blanco

lepidotas, anchamente triangulares y largamente acuminadas, la parte de la base (sin el largo acumen) 3.5–5 cm largo, 1.4–2 cm ancho, conspicuamente nervadas cuando secas. **Raquis** rojo o rojo-verdoso, 0.8–1 cm diámetro, desnudo, ligeramente flexuoso, erecto. **Espigas** 4–12, raquis verde, casi cubierto en su totalidad por las brácteas florales, terete desnudo en la parte opuesta de la flor. **Brácteas de las espigas** anchamente triangulares, agudas, 2.5–4 cm largo, 1–1.6 cm ancho, entera, ligeramente rosada, blanco lepidota, márgenes hialinos, nervada, verdes o rojizas. **Bráctea floral** anchamente triangular, nervada, aguda, margen hialino, la base de la bráctea ligeramente abrazando el raquis, pero sus márgenes no se tocan, 1.5–1.8 cm largo, 1.1–1.2 cm ancho, verde, margen morado, más cortos que los sépalos, nervadas, ligeramente carinadas (Fig. 3). **Flores** 5–6.5 cm largo, zigomórficas, erectas, 1–4 abriendo por inflorescencia diariamente, cada flor dura solo un día, sin fragancia, basalmente geniculadas. **Corola** formando un tubo pero los pétalos libres. **Sépalos** ancho-elípticos, agudos, redondeados, fuertemente imbricados, 2.5–2.7 cm largo, 1.1–1.2 cm ancho, ligeramente de diferentes tamaños entre ellos, basalmente connados por 5 mm, rígidos, ligeramente carinados, ligeramente pubescentes en ambas caras, verde oscuros en la base, ligeramente púrpuras en el ápice. **Pétalos** con contornos generalmente estrechos y oblongos, apicalmente redondeados, obtusos, 3–3.2 cm largo, 5–6 mm ancho, constreñidos ca. 2–2.5 medidos desde la base, morado claro a oscuro, parte que sobresale por encima de los pétalos 1–1.2 cm largo. **Estambres** bien exertos, en dos series, filamentos verdes, plicados, 2.5–2.7 cm largo la serie mas corta, 3–3.2 cm largo la

más extensa. **Anteras** negras, 7-8 mm largo, dorsifijas, polen amarillo. **Ovario ovoide**, 8 mm largo, 3 mm diámetro. **Estigma** exerto, conspicuamente más largo que los estambres en antesis, con duplicado espiralado, estilo 3.5-3.6 cm largo (medido desde el ápice del ovario), blanco, los tres lóbulos formando una región estigmática densa, ca. 1 mm largo. **Frutos** cápsulas elípticas, agudas, generalmente el ápice pungente, lisas, lustrosas, 5.5 cm largo (Fig. 4) (Ramírez, *com. pers.*; McVaugh, 1989). **Semillas** aladas, 4.2 cm largo, una cauda mucho más larga que la otra, posee de (145-) (obs. pers.) 100-130 semillas cada fruto (Fig. 5) (Ramírez, *com. pers.*; Reyes, *et al.*, 2004). En la zona de estudio esta especie florece de octubre a diciembre, aunque Ramírez (*com. pers.*) cita que en algunos sitios empieza a hacerlo en agosto para fructificar de enero a marzo. Se ha observado que la especie presenta diferentes estrategias de reproducción, de manera sexual, vía semilla y por propagación vegetativa, con la presencia de uno a siete hijuelos (Fig. 6) (obs. pers.). Se sabe que en la selva baja caducifolia de Morelos la epífita puede hospedarse en seis especies principales de árboles hospederos: *Amphipterygium adstringens*, *Bursera aloexylon*, *Crescentia alata*, *Haematoxylum brasiletto*, *Ruprechtia fusca* y *Spondias purpurea* (Martínez-García, 1999).



Fig. 2. Ejemplares de *Tillandsia makoyana* que muestran el hábito epifito y la forma de las hojas de la roseta.



Fig. 3. Espiga rojiza mostrando flores de *T. makoyana*.



Fig. 4. Numerosos frutos cilíndricos en la espiga de *T. makoyana*.



Fig. 5. Frutos abiertos mostrando la dispersión anemócora de semillas de la bromelia.



Fig. 6. Individuo adulto mostrando un hijuelo en su base, producido por crecimiento clonal.

2.3 TRABAJO DE CAMPO

2.3.1 SELECCIÓN DE LAS PARCELAS

El estudio se llevó a cabo en dos sitios contrastantes, una cañada y una loma para tomar en cuenta la variación ambiental que existe en la reserva. Las condiciones ambientales imperantes en la cañada son: la disponibilidad permanente de agua por la cercanía de riachuelos a la vegetación del sitio, algunas especies corpulentas y con follaje, por lo general, perennifolio, como es el caso de la parota (*Enterolobium cyclocarpum*) y el cacahuananche (*Licania arborea*). Las pendientes de esta zona son pronunciadas y con un disturbio humano poco apreciable. La loma está localizada en la cima de los cerros y presenta una zona de planicie; debido a esto, son terrenos que se utilizan fácilmente en actividades agropecuarias, existiendo especies de vegetación secundaria como son el huizache y la cubata (*Acacia farnesiana* y *A. cochliacantha*, respectivamente), se caracteriza por la presencia de numerosos individuos de cactus (*Pachycereus grandis*), así como de nopales (*Opuntia* spp.) y garambullos (*Myrtillocactus geometrizans*), estas dos últimas pertenecientes a la Familia Cactaceae. Es una zona donde la incidencia luminosa es mayor que en las cañadas debido a la apertura del dosel (obs. pers.).

Durante el mes de diciembre del 2000, se establecieron dos parcelas (de 50 X 50 m de largo) dentro de cada sitio, para censar a los individuos epifitos de *T. makoyana*. A cada parcela se le registró su posición geográfica con ayuda de un

geoposicionador de 12 canales marca Garmin; las posiciones se tomaron en la medida Universal Translator Mercator (UTM).

2.3.2 SELECCIÓN DE LA POBLACIÓN DE *T. MAKOYANA* BAKER

Los árboles hospederos de *T. makoyana* se localizaron dentro de las parcelas. Las especies de árboles se identificaron y se marcaron con números consecutivos y pintura de color amarillo en la corteza del tronco (Fig. 7). Además, para su fácil localización en el campo, se colocó una cinta de plástico color azul en alguna de las ramas del árbol (Fig. 8).

Durante el primer censo (diciembre del 2000) todos los individuos de *T. makoyana* localizados sobre los árboles hospederos, se numeraron consecutivamente y se les colocaron etiquetas de color azul, excepto aquéllos que, por su inaccesibilidad, eran difíciles de marcar (aproximadamente cinco individuos). Aunque algunos individuos se localizaban a lo largo del tronco del hospedero, la mayoría de los individuos se encontraban viviendo en la copa de los árboles, por lo que, para su marcaje, se utilizó una escalera de aluminio de tres metros (Fig. 9). La etiqueta se ató en la rama que sostenía a la bromelia. Las variables registradas a los individuos epifitos fueron: *i*) altura del individuo, la cual se tomó desde la base de la planta hasta la punta de la hoja más larga (Fig. 10), *ii*) número de frutos producidos por individuo, *iii*) número de ramets producidos por propagación vegetativa.

Un año más tarde (diciembre del 2001) se registraron a los individuos que ingresaban por primera vez a la población, como es el caso de plántulas o ramets nuevos, a los cuales se les asignó un número progresivo y se les colocó una etiqueta de color rojo. De la misma manera se les registraban las mismas variables anteriormente descritas como aquéllas registrados durante el primer censo. Debido a que son rosetas monocárpicas, se consideró que los individuos habían muerto una vez que se habían reproducido y que además, presentaban signos de deterioro, como es el hecho de tener todas sus hojas necrosadas (Fig. 11).



Fig. 7. Numeración en el tronco de los árboles hospederos de *T. makoyana*.



Fig. 8. Marcaje en el campo con cintas de plástico en las ramas de los árboles.



Fig. 9. Etiquetado de individuos epifitos en las ramas de los hospederos.



Fig. 10. Medición de la variable altura en los individuos de *T. makoyana*.



Fig. 11. Individuo epifito encontrado después del evento reproductivo y con hojas necrosadas; este individuo fue catalogado como muerto.

2.4 DESCRIPCIÓN DEL MODELO DE CRECIMIENTO POBLACIONAL

El modelo de crecimiento poblacional utilizado para este estudio fue el modelo matricial desarrollado por Lefkovitch (1965), el cual se basa en poblaciones estructuradas en categorías de tamaño o en algún estadio de desarrollo del ciclo de vida de la especie (Caswell, 1989; Caswell *et al.*, 1996; Silvertown *et al.*, 1993). Este modelo matricial está definido por la ecuación:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A} \mathbf{n}_t$$

donde \mathbf{n}_{t+1} es el vector que contiene la estructura de la población (número de individuos de cada categoría de tamaño) en el tiempo $t+1$, \mathbf{A} es una matriz cuadrada de proyección con transiciones entre categorías durante un intervalo de tiempo y \mathbf{n}_t representa el número de individuos en el tiempo actual (Caswell, 1989; Stearns, 1993).

Como resultado de la multiplicación de la matriz \mathbf{A} por el vector \mathbf{n}_t se obtienen las abundancias de las diferentes categorías al tiempo $t + 1$. Si se continúa multiplicando la matriz por los vectores resultantes llegará un momento en que la proporción de las abundancias de las diferentes categorías de tamaño permanecerá constante, es decir, la población alcanza la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) (Caswell, 1989; Caswell *et al.*, 1996), y la población crece a una tasa constante. En este momento es cuando se puede conocer la tasa finita de crecimiento de la

población (λ eigenvalor positivo mayor), la estructura estable de tamaños (\mathbf{w} , eigenvector derecho) y el valor reproductivo (\mathbf{v} , eigenvector izquierdo) que es una medida de la contribución de descendientes de un individuo promedio de cada categoría de tamaño (Caswell, 1989; Caswell, 2000). Si el valor del eigenvalor dominante de la matriz \mathbf{A} es menor que 1 ($\lambda < 1$) la población está decreciendo, si $\lambda > 1$ la población se encuentra creciendo y si $\lambda = 1$ la población se encuentra estable (Caswell, 1989; Caswell, 2000).

Los análisis de perturbación son herramientas fundamentales para analizar los cambios en la dinámica poblacional, es decir, se identifican las tasas vitales que más afectan a λ (Caswell, 2000). Existen dos medidas prospectivas que evalúan el efecto de perturbaciones en las entradas de la matriz, la sensibilidad y la elasticidad (de Kroon *et al.*, 1986; de Kroon *et al.*, 2000). Por esta razón, los análisis de sensibilidad y elasticidad son un complemento importante de los análisis matriciales.

La sensibilidad (S_{ij}) es una medida absoluta de los cambios producidos en λ por cambios en cada una de las entradas de la matriz \mathbf{A} y pueden ser calculados por los eigenvectores de la matriz de proyección (Caswell, 1989) y se obtiene de la siguiente manera:

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}$$

donde v_i es el i -ésimo elemento del eigenvector izquierdo o vector del valor reproductivo (\mathbf{v}) y w_j corresponde al j -ésimo elemento del eigenvector derecho o

vector de la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}); $\langle \mathbf{w} \cdot \mathbf{v} \rangle$ es el producto de los dos vectores anteriormente mencionados que resulta en un escalar (Caswell, 1989).

La elasticidad (e_{ij}) es una medida de la sensibilidad de λ a cambios proporcionales en los coeficientes de la matriz \mathbf{A} (Caswell, 1989; de Kroon *et al.*, 1986; de Kroon *et al.*, 2000) y puede calcularse a partir de los elementos de la matriz de transiciones y de la matriz de sensibilidad mediante:

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right) \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) = \frac{\partial (\ln \lambda)}{\partial (\ln a_{ij})} = e_{ij} = (a_{ij} \partial \lambda) / (\lambda \partial a_{ij})$$

donde a_{ij} representa la contribución de los individuos en el estadio j en el tiempo t al estadio i en el tiempo $t + 1$ (Caswell, 1989). Este tipo de análisis da como resultado elasticidades que determinan la contribución relativa de cada uno de los elementos de la matriz a λ (de Kroon *et al.*, 2000). Los elementos de la matriz de elasticidad se pueden sumar para evaluar la contribución por categorías de tamaño y por procesos demográficos como son la permanencia (S_{ij}), la fecundidad (F_{ij}), el crecimiento (G_{ij}), el retroceso (R_{ij}) y el crecimiento clonal (V_{ij}), (Caswell, 1989; de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown, *et al.*, 1993). Debido a que las elasticidades siempre suman la unidad (de Kroon *et al.*, 1986; de Kroon *et al.*, 2000), este tipo de análisis es útil para propósitos comparativos (de Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989; Silvertown *et al.*, 1993; Mendoza, 1994; Mondragón, 2000; van Tienderen, 2000; Mandujano *et al.*, 2001; Ortega, 2001; Mondragón *et al.*, 2004; Bernal *et al.*, 2005; Bernal, 2006).

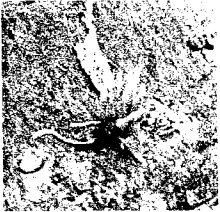
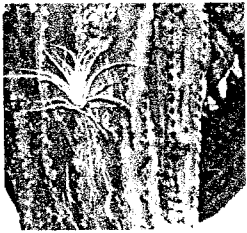




Para calcular los intervalos de confianza de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), se utilizaron las recomendaciones sugeridas por Alvarez-Buylla y Slatkin (1993, 1994).

Para conocer si existía una diferencia significativa entre la estructura poblacional observada y la estructura estable (w) proyectada por el modelo, se utilizó una prueba de verosimilitud (log-likelihood ratio test) (Zar, 1984; Sokal, y Rohlf, 1995).

2.5 CLASIFICACIÓN DE LA POBLACIÓN

Los individuos de la población se clasificaron en categorías de tamaño de acuerdo con su altura. Se establecieron intervalos de 10 cm de altura entre las categorías. Se obtuvieron seis categorías de tamaño que consistieron de plántulas, juveniles y cuatro categorías de adultos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de los individuos en diferentes clases de tamaño de *T. makoyana*.

Imagen (intervalo de altura cm)	Categoría SIMBOLOGIA	Imagen (intervalo de altura cm)	Categoría SIMBOLOGIA
 (1 - 10)	Plántula P	 (10.1 - 20)	Juvenil J
 (20.1 - 30)	Adulto 1 A1	 (30.1 - 40)	Adulto 2 A2
 (40.1 - 50)	Adulto 3 A3	 (50.1 ≥ 60)	Adulto 4 A4

2.5.1 DIAGRAMA DEL CICLO DE VIDA

El ciclo de la vida de una planta puede ser descrito a través de un diagrama que lo ejemplifique (Hubbell y Werner, 1979). En un gráfico del ciclo de vida se resume el crecimiento, el desarrollo y la reproducción de una especie en particular (Begon *et al.*, 1997), es decir, es la representación gráfica de los posibles destinos de los individuos de cada categoría de tamaño del tiempo t al tiempo $t + 1$.

En este trabajo el diagrama del ciclo de vida de *T. makoyana* está representada por seis categorías de tamaño o nodos (Fig. 12). Las líneas que conectan los nodos indican la proporción de individuos que pasan a las diferentes categorías de tamaño. Las flechas localizadas arriba de cada nodo (con guiones) es la aportación del número promedio de semillas producidos por individuo en cada categoría de tamaño. Las flechas ubicadas abajo (con puntos) indican el crecimiento o progresión, entendiéndose como la proporción de individuos que sobreviven y se mueven a categorías de mayor tamaño en el intervalo de tiempo t al tiempo $t + 1$. Las flechas gruesas muestran la retrogresión, calculándose como la proporción de individuos que sobreviven y se mueven a categoría de menor tamaño en el intervalo de tiempo t al tiempo $t + 1$. Las flechas con doble línea muestran el número promedio de individuos producidos por propagación clonal en cada categoría de tamaño y las flechas curvadas indican la permanencia o estasis, (Fig. 12) la cual se estimó como la proporción de individuos que sobreviven y permanecen en la misma categoría del tiempo t al tiempo $t + 1$ (Caswell, 2000).

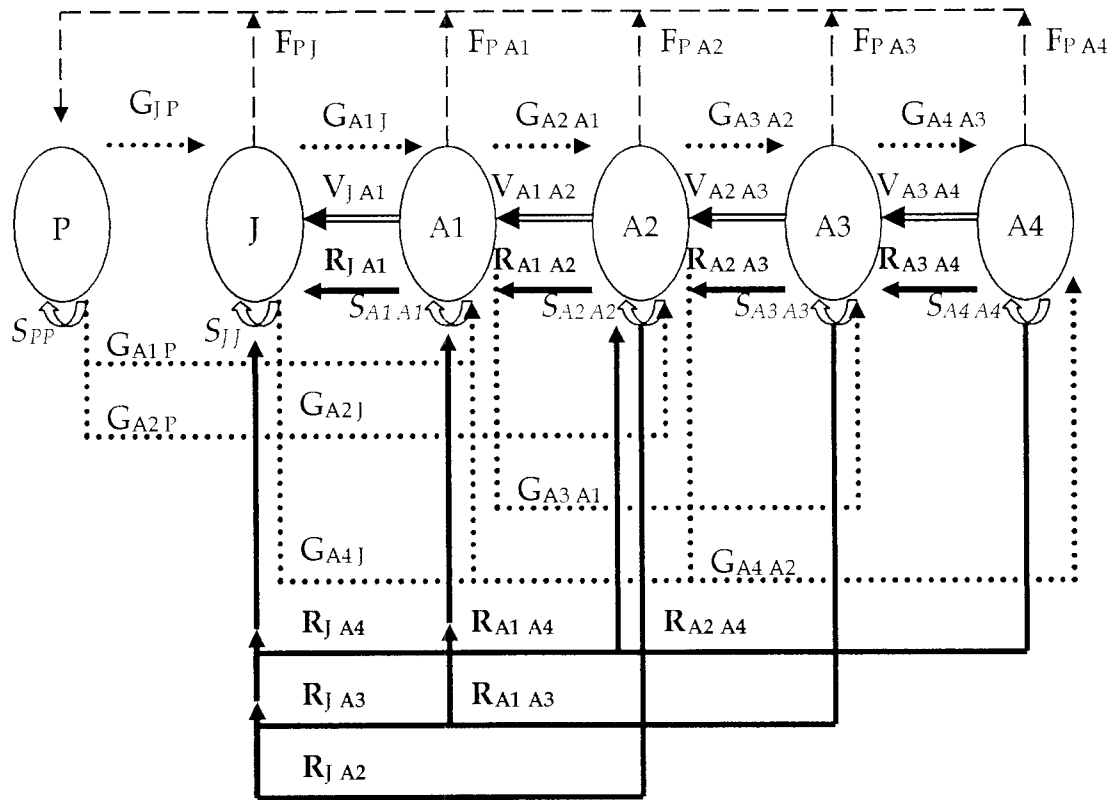


Fig. 12. Diagrama del ciclo de vida de *T. makoyana* en la selva baja caducifolia de la Sierra de Huautla, Morelos. Los nodos representan las categorías de la población y las flechas indican las transiciones entre las diferentes categorías, estas transiciones están representadas con letras a manera de subíndices y representan las entradas de la matriz. S_{ij} = representa la probabilidad de permanencia en la misma categoría; F_{ij} = es la contribución de la reproducción vía semilla de la categoría j a la categoría i ; G_{ij} = representa la probabilidad de transición de la categoría j a la categoría i ; R_{ij} = indica la probabilidad de retroceder de la categoría j a la categoría i y V_{ij} = es la contribución a través del crecimiento clonal de la categoría j a la categoría i .

El diagrama del ciclo de vida de *T. makoyana* se puede representar en una matriz de proyección A (Cuadro 2). Los elementos de la matriz A se ubican de la siguiente manera: a) en la primera fila o renglón se encuentra la fecundidad promedio (F_{ij}) en las diferentes clases de tamaño; b) en la diagonal principal se ubican las probabilidades de que los individuos en cualquier clase de tamaño sobrevivan y permanezca en la misma categoría del tiempo t al $t+1$, es decir,

representa la estasis o permanencia (P_{ij}); c) en las subdiagonales se registra la probabilidad de transitar a la(s) categoría(s) siguiente(s) (conocido como crecimiento) (G_{ij}), y d) en las supradiagonales, se encuentra el retroceso a categorías inferiores (decrecimiento o retroceso) (R_{ij}). Finalmente, el reclutamiento por propagación clonal (V_{ij}) se anexa en el segundo renglón de la matriz. Los subíndices representan la contribución que un individuo de la categoría de tamaño i hace a la categoría j . Cada entrada de la matriz representa la contribución de una clase a otra en el intervalo de tiempo t al tiempo $t+1$ (Caswell, 1989).

Cuadro 2. Matriz de proyección de 6 x 6, correspondiente a una población de *T. makoyana* estructurada por categorías de tamaños. Los elementos $a_{j A1}$ y $a_{j A2}$ contienen dos procesos, la probabilidad de retroceder de las categorías A1 y A2 a la categoría J, así como la producción de hijuelos a través de la clonalidad.

	P	J	A1	A2	A3	A4
P	S_{PP}	F_{PJ}	F_{PA1}	F_{PA2}	F_{PA3}	F_{PA4}
J	G_{JP}	$S_{JJ} + R_{JJ}$	$R_{JA1} + V_{JA1}$	$R_{JA2} + V_{JA2}$	V_{JA3}	V_{JA4}
A1	0	G_{A1J}	S_{A1A1}	R_{A1A2}	R_{A1A3}	R_{A1A4}
A2	0	G_{A2J}	G_{A2A1}	S_{A2A2}	R_{A2A3}	R_{A2A4}
A3	0	G_{A3J}	G_{A3A1}	G_{A3A2}	S_{A3A3}	R_{A3A4}
A4	0	G_{A4J}	G_{A4A1}	G_{A4A2}	G_{A4A3}	S_{A4A4}

2.6 CONSTRUCCIÓN DE LA MATRIZ DE TRANSICIÓN

2.6.1 MATRIZ DE PROBABILIDADES DE TRANSICIÓN

Para construir la matriz de transición de la población de *T. makoyana* se elaboró una tabla de frecuencias, tomando en cuenta el número de individuos en cada categoría de tamaño al tiempo t y su destino en el tiempo $t + 1$. Los valores en negritas del cuadro 3 (diagonal principal) corresponden a la permanencia, los valores por debajo de esta diagonal representan al crecimiento o progresión, los valores por encima de la diagonal principal (supradiagonal) indican el retroceso a categorías anteriores; q_x es la mortalidad y N_t es el número total de individuos por categoría de tamaño.

Cuadro 3. Tabla de frecuencias para *T. makoyana*.

$t + 1$	t					
	P	J	A1	A2	A3	A4
P	12	0	0	0	0	0
J	5	16	1	1	0	0
A1	1	4	10	1	1	0
A2	1	1	9	10	0	0
A3	0	0	1	14	6	3
A4	0	1	0	0	8	17
q_x	58	19	13	12	17	14
N_t	77	41	34	38	32	34

Con la tabla de frecuencias, el siguiente paso es construir la matriz de transiciones. Para ello se calcula la proporción de los individuos en cada categoría

que comparten un mismo destino respecto al total de individuos en esa categoría, anexando los valores de fecundidad y clonalidad para cada categoría de tamaño.

2.6.2 MORTALIDAD

El porcentaje de mortalidad se calculó como el número de individuos muertos en cada categoría de tamaño entre el número de individuos presentes en la misma categoría por cien.

2.6.3 SEMILLAS POR CATEGORÍA DE TAMAÑO

Debido a que *T. makoyana* no forma un banco de semillas en el campo, no se incorporó la categoría de semilla en las matrices de proyección. Para estimar la fecundidad de *T. makoyana* se dividió el número de plántulas encontradas en el campo entre el número promedio de semillas producidas por individuo en cada categoría de tamaño (Cuadro 5).

2.6.4 CLONALIDAD

Para estimar la clonalidad de *T. makoyana* se determinó el número promedio de clones o ramets producidos en cada categoría de tamaño (Cuadro 4). Los valores de clonalidad obtenidos fueron ubicados en la segunda fila de la matriz de proyección (V_{JA1} , V_{JA2} , V_{JA3} y V_{JA4}).

Cuadro 4. Valores de la clonalidad por categoría de tamaño para la población de *T. makoyana*.

Categoría de tamaño	Clonalidad
P	0.0000
J	0.0488
A1	0.0000
A2	0.2632
A3	0.5000
A4	0.7059

Para obtener la matriz de proyección (Cuadro 5) de la población de *T. makoyana*, se agregaron los valores de fecundidad y clonalidad a la matriz de probabilidades de transición. Se utilizó el programa Poptools versión 2.4 (Hood, 2000) para estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de *T. makoyana* y la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}).

Se hicieron dos matrices de proyección, una para la población de *T. makoyana* que se encontraba en las lomas y otra para la que se localizaba en las cañadas. Debido a que no mostraron diferencias significativas las λ de ambos sitios, se agruparon los valores de ambos sitios para hacer una sola matriz de proyección de *T. makoyana*.

Cuadro 5. Matriz de proyección de *T. makoyana*; en el segundo renglón existen valores combinados de clonalidad y de retroceso, para el elemento a_{jj} el 11.12% del valor corresponde a la clonalidad y el restante a permanencia; para el elemento a_{jA2} el 90.90% del valor pertenece a la clonalidad y el restante al retroceso; los elementos a_{jA3} y a_{jA4} contienen valores exclusivamente de clonalidad.

	<i>t</i>					
<i>t + 1</i>	P	J	A1	A2	A3	A4
P	0.1558	1.3800	0.0000	3.1570	10.8500	28.6000
J	0.0649	0.4390	0.0294	0.2895	0.5000	0.7059
A1	0.0130	0.0976	0.2941	0.0263	0.0313	0.0000
A2	0.0130	0.0244	0.2647	0.2632	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0294	0.3684	0.1875	0.0882
A4	0.0000	0.0244	0.0000	0.0000	0.2500	0.5000

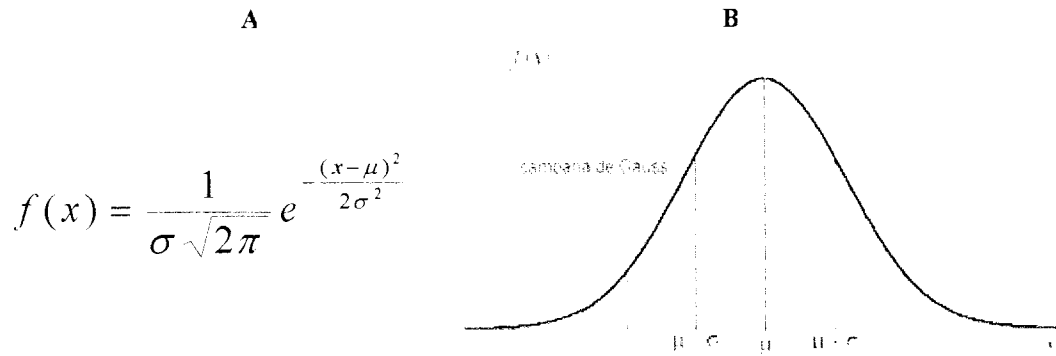
2.7 ESTABLECIMIENTO DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS EN CAMPO

Para conocer si *T. makoyana* tiene una preferencia para germinar y establecerse sobre un hospedero determinado se llevaron a cabo dos tipos de experimentos en el campo. El primero de germinación de semillas y el segundo de establecimiento de plántulas, ambos llevados a cabo sobre diferentes especies de árboles hospederos. Las hipótesis planteadas para llevar a cabo los experimentos fueron las siguientes: $H_0 = T. makoyana$ germina y se establece indistintamente en cualquier especie de hospedero. $H_a = T. makoyana$ germina y se establece en un hospedero determinado.

Se registraron e identificaron todas las especies arbóreas (que midieran a partir de un metro de altura) presentes en las parcelas de estudio en la selva baja caducifolia de Morelos. Se identificaron los árboles hospederos sobre los cuales se establece *T. makoyana* y se cuantificó el número de individuos. Con esta información se obtuvo un listado de las especies hospederas de *T. makoyana* que se localizaban en el área de estudio.

La lista de especies hospederas se clasificó en tres categorías: *hospederos raros*, *intermedios* y *exitosos* (la clasificación fue realizada en función del porcentaje, de especies de árboles totales muestreados, que presentaban bromelias). La denominación de *hospedero raro* se aplicó a todas aquellas especies de árboles con menos del 20% de hospederos. La denominación de *hospedero intermedio* se aplicó a todas aquellas especies de árboles con más de 20% y menos de 50% de hospederos. Finalmente, la denominación de *hospedero exitoso* se aplicó a todas aquellas especies de árboles con un 50% o más de hospederos.

Para determinar, si las diferentes categorías de hospederos presentaban diferencias significativas (en cuanto al número de bromelias por hospedero), se realizó una prueba estadística (*t* de Student) apropiada. Dicho análisis requirió que los datos (número de bromelias por árbol muestreado) tuvieran una distribución normal, es decir, que su distribución estuviera definida por la función de densidad Gaussiana; que se define (A) y se representa gráficamente (B) como...



... donde x (para nuestro caso) es el número de bromelias por hospedero; μ , la media aritmética de los datos; σ , la desviación estándar de los mismos; $\pi=3.14159\dots$ y e la base del logaritmo natural. Por tal motivo, antes de aplicar la prueba estadística a los datos de la presente investigación, se tuvo que probar si estos presentaban una distribución normal.

Para corroborar lo anterior, se tomó una muestra aleatoria de 94 árboles (contabilizando el número de bromelias que presentaban cada uno de ellos), y se aplicó la función de densidad. La gráfica obtenida no se mostró totalmente como una campana Gaussiana, para lograrlo, la teoría dice que el número de datos empleados en su construcción debió ser aproximadamente de 700, y no de 94 como fue el caso nuestro.

Por lo tanto, basándonos en el gráfico anterior y en el teorema del límite central (El teorema del límite central dice que si una muestra es lo bastante grande (número de datos > 30), sea cual sea la distribución de la variable de interés, la distribución de la media muestral será aproximadamente una normal. Además, la media será la misma que la de la variable de interés, y la desviación típica de la media muestral será

aproximadamente el error estándar), se puede suponer que el número de bromelias por hospedero se distribuye normalmente.

Finalmente, se aplicó la prueba estadística t de Student, establecida como...

$$t_{cal} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{S \sqrt{\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}}} \quad \text{g.l. (grados de libertad) = } (n_1 - 1) + (n_2 - 1)$$

donde S está definida por

$$S^2 = \frac{\left(\sum x_1^2 - \frac{(\sum x_1)^2}{n_1} \right) + \left(\sum x_2^2 - \frac{(\sum x_2)^2}{n_2} \right)}{(n_1 - 1) + (n_2 - 1)}$$

..., al número de bromelias presentes en las diferentes categorías de hospederos.

De cada categoría se seleccionaron dos especies de árboles hospederos y de cada especie se eligieron cinco individuos, para tener una muestra de 30 hospederos sobre los cuales llevar a cabo los experimentos de campo.

En el laboratorio se llevaron a cabo pruebas de germinación de *T. makoyana* para saber cuántas semillas sería conveniente llevar al campo para los experimentos de germinación. Para lo anterior, se colectaron frutos de *T. makoyana* durante diciembre del 2001, llevándolos al laboratorio para cuantificar el número

de semillas, colocando cada cápsula (fruto) en una bolsa de papel de estraza, con la fecha de colecta y el número de semillas que poseía.

El 12 de abril del 2002 se seleccionaron diez frutos al azar, de los cuales se extrajeron diez semillas de cada uno para colocarlas en una caja petri con papel filtro (Figs. 13 y 14). En total se sembraron 100 semillas de *T. makoyana* en 10 cajas de petri y se mantuvieron en el laboratorio bajo las condiciones ambientales prevalecientes en él. Las cajas se regaron con agua destilada cada tercer día hasta que empezaron a germinar (Figs. 15 y 16). El experimento se mantuvo en observación durante dos meses.

Debido a que el 74% de las semillas germinaron en condiciones de laboratorio, se determinó llevar 900 semillas de *T. makoyana* y sembrarlas directamente en la corteza de las ramas de los hospederos previamente seleccionados. Las semillas previamente colectadas se colocaron en una bolsa de estraza para que se mezclaran y de esta manera obtener semillas al azar para la siembra en los hospederos en el campo. A mediados de mayo del 2002 (la fecha donde empieza la época de lluvias en la zona) las semillas se sembraron sobre las seis especies seleccionadas, en cada árbol se colocaron 30 semillas sobre la corteza de sus ramas; cada semilla tenía una etiqueta de color rojo con números consecutivos y se pegaba de su apéndice plumoso con ayuda de pegamento Uhu para evitar que se desprendiera por el viento. Dependiendo de la arquitectura del hospedero, en algunos casos se colocaban las 30 semillas en diferentes ramas o en algunas ocasiones en una sola rama en forma de hilera (Fig. 17).

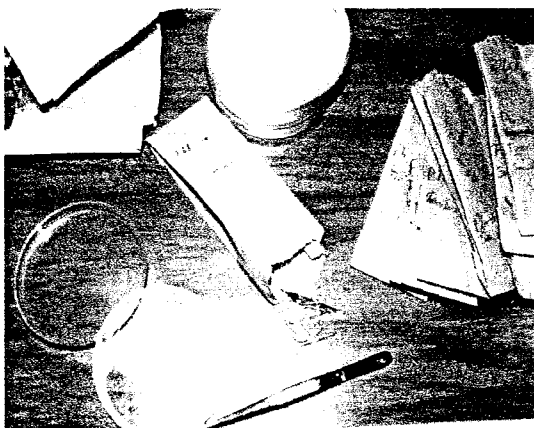


Fig. 13. Material utilizado para la germinación de semillas en el laboratorio.

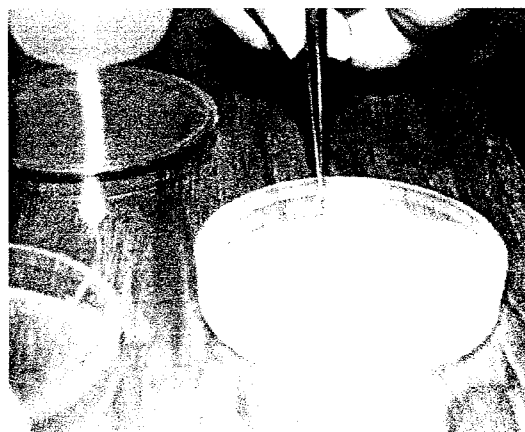


Fig. 14. Siembra de semillas de *T. makoyana* en cajas de petri.



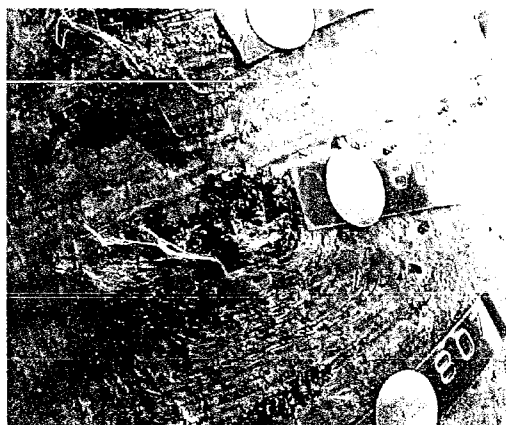
Fig. 15. Germinación de semillas en las cajas petri del laboratorio.

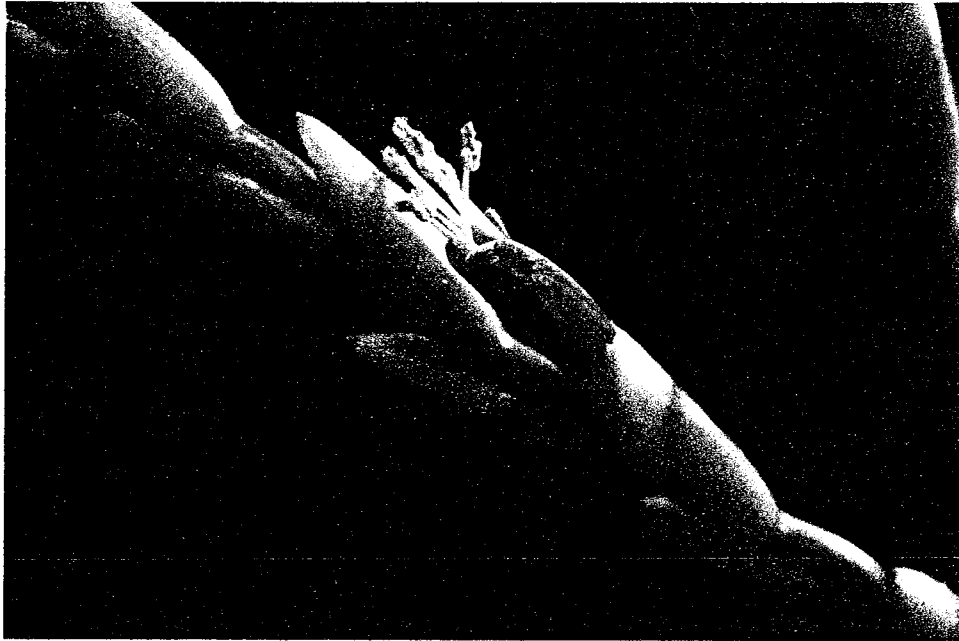


Fig. 16. Semillas de *T. makoyana* germinando en el laboratorio.



Fig. 17. Colocación de las semillas de *T. makoyana* sobre *Bursera aloexylon* (olinalé) durante mayo del 2002, para los experimentos de campo.





3. RESULTADOS



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

3.1 DINÁMICA POBLACIONAL DE *TILLANDSIA MAKOYANA* BAKER

3.1.1 TASA FINITA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL (λ)

La tasa finita de crecimiento poblacional en cada uno de los dos sitios elegidos fue $\lambda = 1.623 \pm 0.926$ en la loma y $\lambda = 0.9341 \pm 0.254$ en la cañada; ambas lambdas no mostraron ser significativamente diferentes entre sí. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para *T. makoyana* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla fue de 1.059 ± 0.102 .

3.1.2 ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN

La categoría de tamaño con una mayor cantidad de individuos presentes tanto en la estructura observada como en la estructura estable (w), fue la categoría de plántulas (Fig. 18). La prueba de verosimilitud (log-likelihood ratio) (Zar, 1984) mostró, con un nivel de significancia del 95%, que existía diferencias significativas entre la estructura poblacional observada y la estructura estable (w) proyectada por el modelo ($G = 163.17$, g. l. = 5, $P < 0.05$). El número de plántulas en la estructura estable de tamaño (w) es más alto que el número observado; mientras que en las otras categorías de tamaño el número de individuos observado es mayor que lo que predice el modelo (Fig. 18).

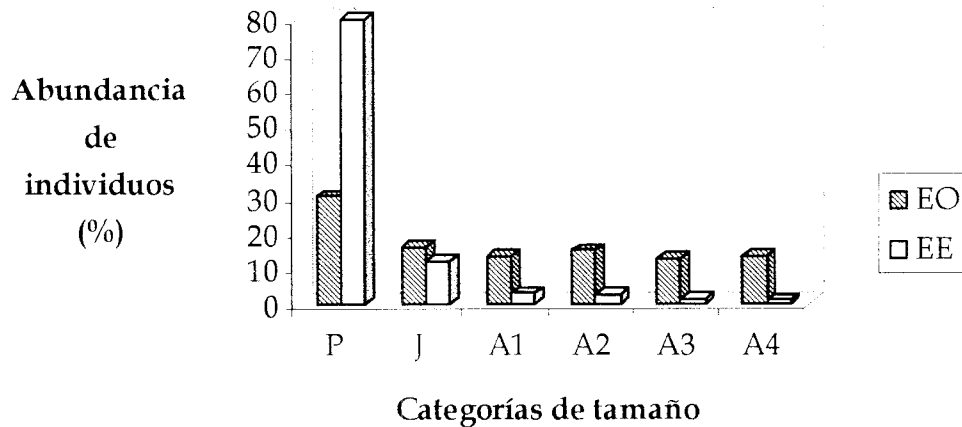


Fig. 18. Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable de tamaños (w) de la población de *T. makoyana*.

3.1.3 ELASTICIDADES POR CATEGORÍA DE TAMAÑO Y POR PROCESOS DEMOGRÁFICOS

La matriz de elasticidad de *T. makoyana* aparece en el Cuadro 6. La suma de los valores de elasticidad por categoría de tamaño mostró que la categoría de juveniles es la que más aporta a λ (23%), mientras que la categoría de tamaño que menos aporta a la elasticidad es A1 (0.07%) (Fig. 19).

Cuadro 6. Matriz de elasticidad de *T. makoyana* dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos.

$t + 1$	P	J	A1	A2	A3	A4
P	0.0306	0.0411	0.0000	0.0208	0.0360	0.0795
J	0.0927	0.0951	0.0016	0.0139	0.0121	0.0143
A1	0.0249	0.0284	0.0215	0.0017	0.0010	0.0000
A2	0.0599	0.0171	0.0466	0.0408	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0079	0.0871	0.0223	0.0088
A4	0.0000	0.0479	0.0000	0.0000	0.0547	0.0916

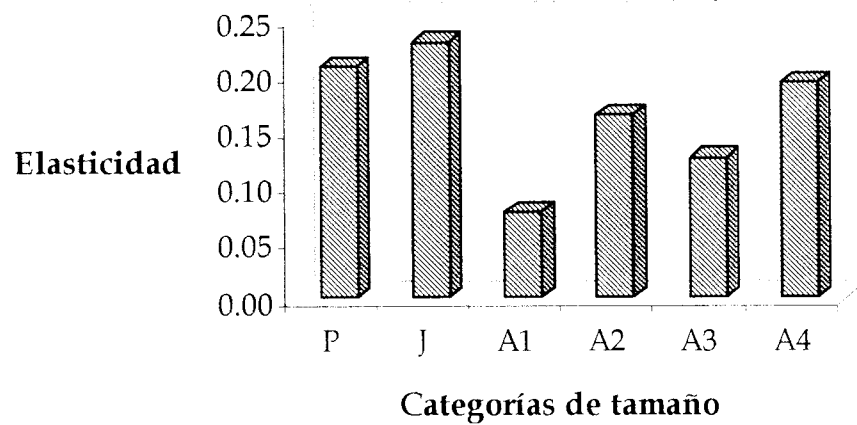


Fig. 19. Valores de elasticidad por categorías de tamaño de *T. makoyana*.

Por otro lado, los valores de elasticidad sumados por proceso demográfico mostraron que el crecimiento presenta el mayor valor (47%), seguido de la permanencia, la fecundidad y la clonalidad. El valor más bajo se encontró en el retroceso con un aporte de 0.01% (Fig. 20).

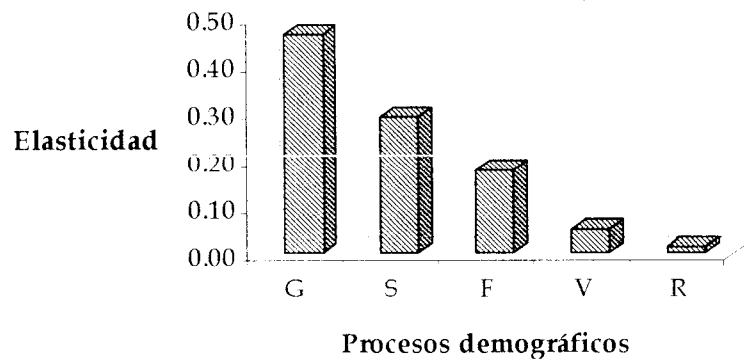


Fig. 20. Valores de elasticidad obtenidos por proceso demográfico para la población de *T. makoyana*, donde G = crecimiento, S = permanencia, F = fecundidad, V = clonalidad y R = retroceso.

3.1.4 PORCENTAJE DE MORTALIDAD

La categoría de tamaño que presenta el mayor porcentaje de mortalidad es la de plántula con 44%. Las categorías J, A1, A2, A3 y A4 presentan una mortalidad similar (Fig. 21).

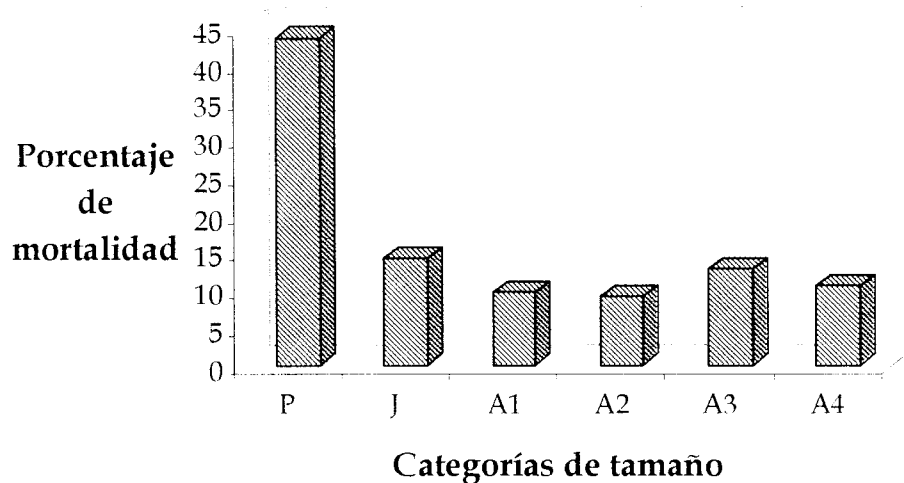


Fig. 21. Porcentaje de mortalidad de *T. makoyana* por categoría de tamaño.

3.1.5 CRECIMIENTO CLONAL

Los individuos de *T. makoyana* tienen hijuelos en casi todas las categorías de tamaño, excepto en la de plántulas. De todas las categorías de tamaño sobresalen A2 y A3, por ser las categorías de tamaño que tienen una mayor producción de ramets (Fig. 22).

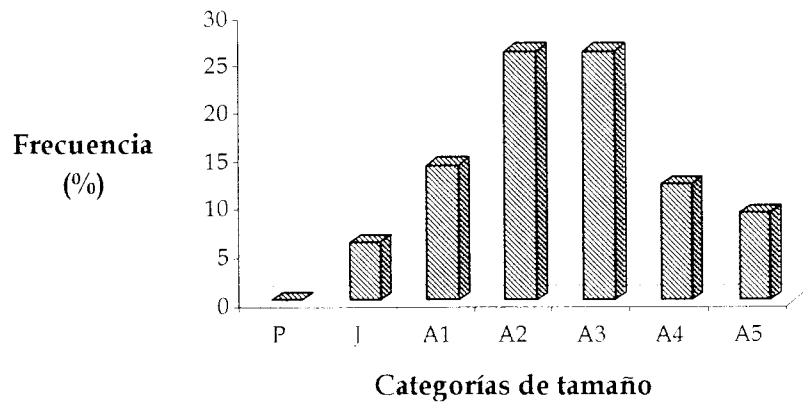


Fig. 22. Distribución de frecuencias de la propagación clonal por categoría de tamaño de la bromelia *T. makoyana*.

3.2 COMUNIDAD ARBÓREA

3.2.1 ESPECIES ARBÓREAS

Dentro de las cuatro parcelas se localizaron un total de 709 individuos arbóreos que pertenecían a 29 especies, las cuales se agrupaban en 15 familias. Dos familias fueron las más abundantes con respecto al número de especies que poseen, una fue la familia Fabaceae, con siete especies que representaba el 25% del total de la muestra y la otra fue la familia Burseraceae, con cuatro especies (15%) (Cuadro 7).

De la población arbórea encontrada en el área de estudio, destacaron seis especies de árboles que eran los más abundantes con relación al número de individuos presentes: *Lysiloma divaricata* (21%), *Pachycereus grandis* (18%), *Bursera*

aloexylon (14%), *Ipomoea pauciflora* (10%); *Amphipterygium adstringens* (9%) y *Haematoxylum brasiletto* (7.05%). Estas especies representaban el 79% de todos los individuos arbóreos encontrados en el área de estudio (Cuadro 7).

3.2.2 HOSPEDEROS DE *TILLANDSIA MAKOYANA*

Con relación a las especies de árboles que funcionaban como hospederos o forófitos de *T. makoyana*, éstas pertenecen a ocho familias: Anacardiaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Cactaceae, Fabaceae, Julianaceae y Malpighiaceae (Cuadro 7).

De las especies registradas en la zona de estudio, el 55% son hospederos de *T. makoyana* (Cuadro 7). Sin embargo, del total de individuos presentes en el área de estudio, sólo el 13% de éstos son hospederos de *T. makoyana*.

Cuatro especies agrupaban más del 64% del total de individuos hospederos: *Bursera aloexylon* (22 individuos), *Haematoxylum brasiletto* (17 individuos), *Amphipterygium adstringens* (12 individuos) y *Crescentia alata* (10 individuos). En estas especies es donde estaba aproximadamente el 80% de la población de *T. makoyana*.

De la categorización de hospederos los *Hospederos raros*, presentaron una alta densidad poblacional en la zona de estudio, pero el número de individuos que funcionaba como hospederos de *T. makoyana*, era bajo. Los *Hospederos intermedios* fueron especies que aproximadamente la mitad de los individuos encontrados funcionaban como hospederos. Dentro de los *Hospederos exitosos* las especies

presentaban una baja densidad poblacional en el área; de esta categoría sobresalen *Bursera copallifera*, *Acacia cochliacantha*, *Malpighia mexicana* y *Bunchosia canescens* debido a que todos los individuos de la zona de estudio eran hospederos de *T. makoyana* (Cuadro 8).

Cuadro 7. Comunidad arbórea presente en la zona de estudio.

Familia	Especie	Nombre Común	No. total de individuos
Anacardiaceae	<i>Comocladia engleriana</i> Loes	Hinchahuevos	1
	<i>Spondias purpurea</i> L. *	Ciruelo	4
Apocynaceae	<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	Ayoyote	1
	<i>Stemmadenia obovata</i> (Benth.) Woodson	Chiclillo	1
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i> Kunth. *	Cuatecomate	32
Bombacaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (HBK.) Britt. & Baker *	Pochote	3
	<i>Ceiba parvifolia</i> Rose *	Pochote de mayo	18
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i> (Sesse & Moc. ex DC.) *	Copal	2
	<i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.	Copal liso	5
	<i>Bursera aloexylon</i> Engl. *	Olinalé	97
	<i>Bursera grandifolia</i> (Schlecht.) Engl.	Palo mulato	2
Cactaceae	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart.) Console	Garambuyo	5
	<i>Pachycereus grandis</i> Rose *	Organo	128
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	Bonete	2
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i> Martens & Galeotti.	Cazahuate blanco	69
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. *	Cubata	5
	<i>Conzattia multiflora</i> (Robinson) Standley. *	Guayacán	9
	<i>Haematoxylum brasiletto</i> Karst. *	Palo de brasil	50
	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	Palo dulce	1
	<i>Lonchocarpus eryophyllus</i> Kunth *	Quebracha	37
	<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth. *	Tepeguaje	2
	<i>Lysiloma divaricata</i> Hook. et Jackson *	Tepemezquite	148
Julianaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i> Schiede ex Schltdl. *	Cuachalalate	65
Malpighiaceae	<i>Malpighia mexicana</i> Juss. *	Guachocote	1
	<i>Bunchosia canescens</i> (Aiton) DC. *	Nanche de perro	1
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i> Fern.	Guayabillo	1
Rubiaceae	<i>Randia echinocarpa</i> Moc. & Sessé.	Granjel	14
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> (Kunth) K. Schum.	Cuahuilote	3
Verbenaceae	<i>Vitex mollis</i> Kunth.	Cuayotomate	2

* Especies hospederas

Cuadro 8. Categorización de especies de acuerdo con la proporción de individuos hospederos de *T. makoyana*.

Especie	Porcentaje de hospederos	Categoría de hospedero
<i>Pachycereus grandis</i> *	1.56	raro
<i>Ceiba parvifolia</i> *	5.55	raro
<i>Lysiloma divaricata</i>	6.08	raro
<i>Amphipterygium adstringens</i>	18.46	raro
<i>Lonchocarpus eryophyllus</i>	18.91	raro
<i>Conzattia multiflora</i>	22.22	intermedio
<i>Bursera aloexylon</i> *	22.68	intermedio
<i>Spondias purpurea</i>	25.00	intermedio
<i>Crescentia alata</i>	31.25	intermedio
<i>Haematoxylum brasiletto</i> *	34.00	intermedio
<i>Lysiloma acapulcense</i>	50.00	exitoso
<i>Ceiba aesculifolia</i> *	66.66	exitoso
<i>Bursera copallifera</i>	100.00	exitoso
<i>Acacia cochliacantha</i> *	100.00	exitoso
<i>Malpighia mexicana</i>	100.00	exitoso
<i>Bunchosia canescens</i>	100.00	exitoso

* Especies elegidas para los experimentos de campo

Con relación al resultado del análisis estadístico de las categorías de hospederos de bromelias, se comparó la categoría raros vs intermedios $g.l. = 586$, $T_{cal} = 5.573$, $T_{tab} = 2.586$; la categoría intermedios vs exitosos $g.l. = 204$, $T_{cal} = 3.026$, $T_{tab} = 2.601$ y de la categoría raros vs exitosos $g.l. = 408$, $T_{cal} = 7.200$, $T_{tab} = 2.061$. Encontrando diferencias significativas en cuanto al número de bromelias presentes en las diferentes categorías de hospederos (Cuadro 9 y Fig. 23).

Cuadro 9. Resultado de la prueba estadística de las categorías de hospederos.

Categoría de hospedero	\bar{X} (número de bromelias por hospedero) \pm E. S. (error estándar)
Raros	0.1616 \pm 0.0410
Intermedios	1.083 \pm 0.2222
Exitosos	4.6429 \pm 3.2082

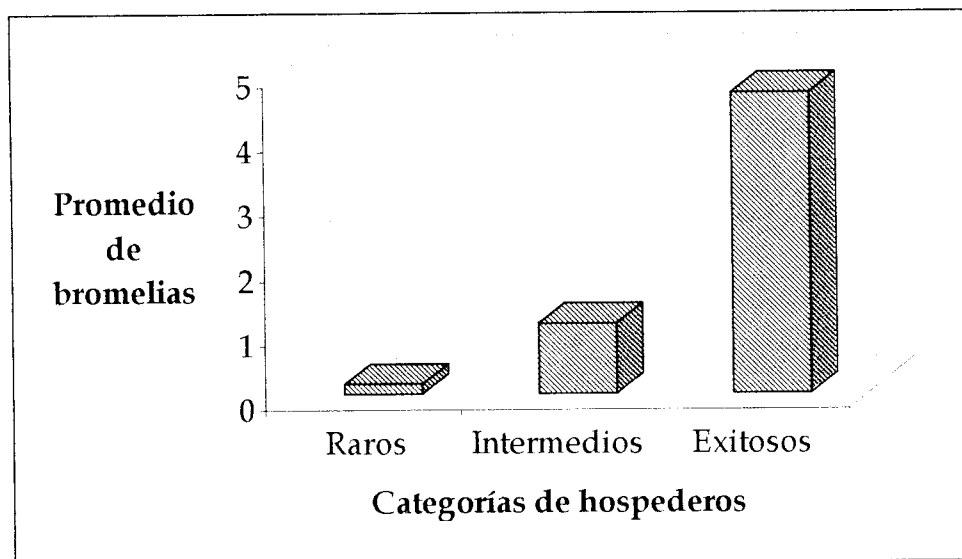


Fig. 23. Promedio de individuos de *T. makoyana* por categoría de hospedero.

3.2.3 GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS

Para llevar a cabo los experimentos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas de *T. makoyana* en el campo, se eligieron de la categoría de hospederos denominados como raros a las especies: *Pachycereus grandis* y *Ceiba parvifolia*, de los intermedios a *Bursera aloexylon* y *Haematoxylum brasiletto* y de los exitosos a *Ceiba aesculifolia* y *Acacia cochliacantha* (Cuadro 8).

Las semillas que se colocaron en los hospederos elegidos, lamentablemente fueron depredadas por hormigas y no se pudo obtener valores para cuantificar si

existía una preferencia por parte de la bromelia para germinar y establecerse en un hospedero determinado (Fig. 24); por lo que el año siguiente se determinó llevar plántulas previamente germinadas en el laboratorio; además de las semillas, para establecerlas en los mismos individuos del año anterior y así conocer si existía o no una preferencia; pero en esta ocasión el porcentaje de germinación fue muy bajo (5%) en comparación con el recabado el año anterior (74%), con esto se infirió que la viabilidad que tenían las semillas era solamente de un año, por este motivo no se tuvo semillas ni plántulas viables para los experimentos de campo.



Fig. 24. Establecimiento de una plántula de *T. makoyana* sobre la corteza de *Bursera aloexylon*.



4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

4.1 ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE *Tillandsia makoyana*

La tasa de crecimiento poblacional de *Tillandsia makoyana* en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla fue de 1.16, lo que muestra que la población estable en la zona de estudio. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Mondragón *et al.*, (2004), Bernal (2006) y Zotz y Schmidt (2006) que indican que las bromelias *T. brachycaulos* en Yucatán, *T. recurvata* en Puebla y la orquídea *Aspasia principissa* en Panamá tienen tasas de crecimiento poblacional de 0.87 ± 0.241 , 0.96 y de 0.92, respectivamente, lo cual muestra que las poblaciones se encuentran en decremento. Mondragón (2004) atribuye este resultado al hecho de que los individuos en todos los estadios presentan una elevada tasa de mortalidad, y una baja fecundidad vía semilla, la cual se refleja en el bajo reclutamiento de las plántulas. Bernal (2006), por su parte, asume que el decremento poblacional de la bromelia *T. recurvata* se debe al alto riesgo de mortalidad en las fases de semilla y plántula. Resultados similares fueron encontrados por Zotz y Schmidt (2006) quienes asumen que la población de *Aspasia principissa* está decreciendo debido a la baja tasa de supervivencia de las plántulas, asociada principalmente con la baja precipitación pluvial que afecta el reclutamiento y el crecimiento de las mismas. Situación que se observó en *T. makoyana* durante los experimentos de campo; al obtener bajos porcentajes de germinación de las semillas debido a la falta de agua; ya que una vez que germinan, las plántulas necesitan el aporte constante de agua para que se mantengan vivas (Hernández, 1992; Larson, 1992; Hietz, 1997; Tremblay, 1997;

Zotz, 1998; Bernal *et al.*, 2005 y Bernal, 2006). De la misma manera, se ha reportado que la sobrevivencia de las plántulas de la bromelia *T. eizii* en el campo disminuía con el tiempo debido a dos causas, la primera se refiere a la caída ocasionada por el golpe de la lluvia y la segunda por falta de agua durante el periodo de sequía (Toledo, 1998). Benzing (1981b) y Freiberg (1996) encontraron una preferencia de parte de las epifitas por establecerse en las ramas que están más cercanas al tronco, ya que son lugares que están protegidos y menos expuestos a la desecación; y al parecer la humedad juega un papel muy importante en la sobrevivencia de las especies. Zotz (2005) reporta que la tasa de la mortalidad de la bromelia *Werauhia sanguinolenta*, era mayor en los sitios más secos, en comparación a los sitios más húmedos. García-Franco y Rico-Gray (1988) mencionan que la dificultad para encontrar micrositios seguros con condiciones microambientales adecuadas es probablemente la causa de las bajas tasas de supervivencia de plántulas.

Aunado a la mortalidad relacionada con la falta de agua en el campo las plántulas de *T. makoyana* sufrieron de herbivoría por parte de hormigas; un hecho que aumenta la probabilidad de muerte de los individuos (Oyama y Mendoza, 1990). El ataque por parte de los herbívoros se presenta en otras poblaciones de epifitas, como es el caso de *T. pauciflora* donde fue notoria la depredación de algunos individuos (Benzing, 1981b). También se ha reportado que los cangrejos de la especie *Gecarcinus laterales* han llegado a consumir el 100% de semillas y plántulas de la bromelia terrestre *Bromelia pinguin* (García-Franco y Rico-Gray,

1995). Mientras que en la orquídea no epífita *Cypripedium reginae* la herbivoría se presentó en el 50% de los ramets (Kery y Gregg, 2004).

Por otro lado, otro evento que obstaculiza el establecimiento de las epífitas en el campo; es el tiempo en que empiezan a germinar las semillas, ya que cambia en comparación a los valores obtenidos en laboratorio. Por ejemplo, *T. paucifolia* (Benzing, 1990) y *T. eizzi* en laboratorio germinan a los 15 días; al igual que *T. makoyana*, pero en condiciones de campo *T. eizzi* la germinación tarda hasta 100 días (Toledo, 1998). Por otro lado, la germinación de *T. recurvata* en campo muestra que el porcentaje de germinación no presenta grandes fluctuaciones, lo que si es una constante, es la baja proporción de germinación de semillas en los hospederos; para *Prosopis laevigata* es del 4.94%, para *Acacia bilimekii* es del 3.87% y para *Cercidium praecox* es del 3.05% (Hernández, 2003). Incluso Bernal *et al.*, (2005) y Bernal (2006) han reportado para este último hospedero que existen diferencias si se divide en diferentes estratos el árbol, ya que se ha reportado hasta el 0.83% de germinación de las semillas que se colocaron en la parte media de la copa. Incluso para otras poblaciones de bromelias se ha reportado porcentajes más bajos de germinación como el reportado para *T. paucifolia* que fue de <0.0001 (Benzing, 1990). Estos mínimos porcentajes difieren, si se colocan a germinar las semillas en condiciones de laboratorio, ya que para *T. eizii* dependiendo del sustrato donde se coloca germina desde el 23.3% hasta el 90.0% de las semillas. Mismo caso observado para *T. makoyana* ya que tiene el 74% de germinación en laboratorio y en campo fue tan bajo que no se pudo cuantificar. Con esto, se puede inferir que la

viabilidad de las semillas de las epifitas con condiciones controladas es elevada, no así en campo. Con lo anterior se puede suponer que el establecimiento de las plántulas en el hospedero es la etapa más difícil en el ciclo de vida de las epifitas como *T. makoyana*; aunque la tendencia de encontrar una mayor mortalidad de individuos en la categoría de plántulas se presenta en la mayoría de las poblaciones, ya que por investigaciones previas se sabe que esta categoría de tamaño presenta una alta tasa de mortalidad en comparación con las otras (Sarukhán y Harper, 1973; Harper, 1967; Benzing, 1981b; Hernández, 1992; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Se asume que la población de *T. makoyana* se encuentra de manera estable por tener dos tipos de reproducción: la sexual y la clonal; siendo éstas una característica común de los integrantes de la Familia Bromeliaceae. La primera es una estrategia exitosa de perpetuar la especie ya que promueve la diversidad genética de los individuos (Wilson, 1979) esta característica aumenta el pool génico de la especie. La ventaja de poseer estas dos estrategias reproductivas es el incrementar el reclutamiento de nuevos individuos en la población, una por vía de semilla (plántulas) y otra por hijuelos. A través del trabajo de campo se observó que el reclutamiento de las bromelias en los hospederos era exitoso, debido a que se localizaron una gran cantidad de éstas en las ramas; lamentablemente no se pudo cuantificar la sobrevivencia natural de plántulas debido a que se presentaron algunos factores no controlados en el campo.

En algunas plantas clónales el reclutamiento de plántulas obtenidas por reproducción sexual es relativamente raro o esporádico (Eriksson, 1993; Clark *et al.*, 2005); por lo que el tener un crecimiento clonal ayuda a maximizar la adecuación de los genets ya establecidos (Wilson, 1979). Para *T. makoyana* la mayoría de las plantas adultas producen más de un hijuelo antes de efectuar la reproducción sexual, sobre todo en las categorías de mayor tamaño; con esta acción *T. makoyana* se asegura dejar un individuo que los reemplace en la población. Aunado a lo anterior, todas las categorías de tamaño de *T. macoyana*, excepto las plántulas, tienen propagación clonal, estrategia similar que se presenta en otras especies del género *Tillandsia*; como es el caso para *T. pauciflora* (Benzing, 1981b), *T. paucifolia* (Benzing, 1990), *T. deppeana* (García-Franco y Rico-Gray, 1988), *Bromelia pinguin* (García-Franco y Rico-Gray, 1995), *T. achyrostachys*, *T. caput-medusae*, *T. ionantha*, *T. schiedeana* (Martínez-García, 1999), *T. recurvata* (Hernández, 2003; Martínez-García, 1999) *T. brachycaulos* (Mondragón, 2000) y para especies de orquídeas como es el caso de *Orchis militaris* (Hutchings *et al.*, 1998) y *Dimerandra emarginata* (Zotz, 1998), entre otras.

El reclutamiento de los hijuelos de *T. makoyana* eran de diferentes categorías de tamaños, pero la que predominaba la categoría de tamaño más pequeña. Resultados similares fueron reportados por Hernández (1992), Zotz, (1995) y Mondragón (2000), quienes encontraron que la categoría más pequeña de tamaño de hijuelos era la mejor representada en las poblaciones de las orquídeas epífitas

Laelia speciosa, *Dimerandra emarginata* con un 50% ambas y con un 80% para *T. brachycaulos*.

El reclutamiento de hijuelos por parte de los genets ya establecidos en un lugar se denomina reclutamiento repetitivo de plántulas, que es una estrategia que tienen muchas especies (Eriksson, 1993); como *T. makoyana*, donde las categorías de tamaño que presentan una mayor producción de hijuelos son las clases intermedias del ciclo de vida de la epífita, ya que están plenamente establecidas en el hospedero y pueden invertir sus recursos en la propagación clonal. Ya que el reclutamiento de los hijuelos tiene que ocurrir después del pleno establecimiento de la cohorte inicial Eriksson (1993); en un micrositio favorable para asegurar que el individuo pueda establecerse en un lugar con condiciones microambientales propicias para su desarrollo y con un genotipo que ha sido exitoso y así permanecer en el ecosistema (Benzing, 1978a). Esta estrategia le asegura el permanente establecimiento de las epifitas en el hospedero, evitando la etapa de plántula que implica muchos riesgos y que es crítica en el ciclo de vida de la planta, es decir, la propagación clonal es un mecanismo exitoso de regenerar la población (Mandujano *et al.*, 2001).

Las otras categorías de tamaño de *T. makoyana* están representadas por cantidades similares de individuos, debido a que, es probable que una vez superado el estadio de plántula, estas categorías de tamaño presenten una tasa de mortalidad relativamente constante, ya que a medida que las plántulas pasan a categorías mayores, su probabilidad de muerte se reduce (Silvertown *et al.*, 1993;

Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). La mortalidad de *T. makoyana* en las categorías de adultos probablemente se deba tanto a factores intrínsecos como extrínsecos a la planta. La reproducción *per se* es un factor importante de mortalidad en esta especie ya que, por ser una planta monocárpica, una vez que se produce el evento reproductivo, el individuo muere (Morales, 1999). Dentro de los factores extrínsecos que ocasionan que se incrementen los riesgos de muerte para los adultos, se puede mencionar el aumento en el peso de las bromelias, el cual ocasiona que las ramas se rompan, especialmente si éstas son delgadas y si los individuos, además, se encuentran localizados en los extremos de las ramas. Este mismo patrón se ha observado en otras especies de epifitas (Mondragón, 2000; Bernal, 2006; Zotz, 1998; Zotz y Schmidt, 2006). Otros factores de mortalidad de *T. makoyana* son la tala de árboles con fines agropecuarios y la extracción de las cortezas de los árboles hospederos. Estas actividades son llevadas a cabo por los pobladores que viven en la reserva, quienes utilizan las cortezas de los hospederos para usos medicinales o para extraer resinas y usarlas con fines religiosos.

Durante el ciclo de vida de *T. makoyana* la categoría de juveniles tiene la contribución más importante a λ , con un valor de elasticidad de 0.23. Estos resultados sugieren que posiblemente los juveniles tienen que asignar sus recursos energéticos a la producción del sistema radicular que les permita fijarse definitivamente en el árbol y así asegurar su permanencia. Es probable que en esta etapa las raíces dejen de ser funcionales para transformarse en órganos fijadores (Smith y Downs, 1974; Benzing, 1981a; Benzing, 1990). Por otro lado,

también en esta etapa las bromelias tienen que invertir recursos en producir tricomas los cuales se encuentran distribuidos en las hojas y tienen la función de absorber el agua y nutrientes (Smith y Downs, 1974; Valvidia, 1977; Benzing, 1978b; Recagno de Rouse, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995, Crayn, *et al.*, 2004), en comparación con las bromelias terrestres quienes usan esencialmente su raíz para tomar los nutrientes y agua del suelo (Endres y Mercier, 2003). Además, algunos juveniles de *T. makoyana* asignan recursos para reproducirse precozmente por vía sexual y (o) clonal.

Los análisis de elasticidad muestran que el proceso demográfico que tiene el mayor impacto en la tasa de crecimiento poblacional de *T. makoyana* es el crecimiento, lo que podría indicar que la bromelia asigna sus recursos para alcanzar el tamaño mínimo para reproducirse, ya sea por la vía sexual o la clonal. Se ha reportado que el crecimiento que tienen las plantas monocárpicas, como lo es *T. makoyana*, es más rápido que el de las plantas policárpicas (Benzing, 1990), debido quizás a que estas últimas invierten mayor cantidad de recursos a la permanencia. Silvertown *et al.*, (1993) mencionan que una de las características de las plantas herbáceas perennes es el invertir sus recursos al crecimiento, *T. makoyana* siendo también una hierba se comporta de la misma manera y lo hace para poder reproducirse rápidamente.

4.2 HOSPEDEROS DE *T. makoyana*

En la selva baja caducifolia las familias Fabaceae (Lott, 1987) y Burseraceae (Lott, 1987; Trejo y Hernández, 1996; Dorado, 1997) son las que tienen el mayor número de especies (el 40% del total) y por lo tanto, son las mejor representadas; en el área de estudio.

Lysiloma divaricata, *Pachycereus grandis*, *Bursera aloexylon*, *Ipomoea pauciflora*, *Amphipterygium adstringens* y *Haematoxylum brasiletto* son las especies de árboles que tuvieron una alta densidad poblacional y debería ser más fácil que las semillas de las epifitas puedan llegar a sus cortezas y establecerse en ellos (García-Franco, 1996). Aunque Fontoura (1995); Martínez-García (1999) y Bernal *et al.*, (2005) sugieren que la distribución de las bromelias en los hospederos está influenciada por diversos factores que son independientes de la densidad poblacional, es decir, existen diferentes características en la corteza de los árboles que permiten que las semillas germinen y permanezcan en ellos; como pueden ser las cortezas fisuradas, la capacidad para almacenar agua, el pH, la porosidad, el contenido de nutrientes, entre otros (Valvidia, 1977; Benzing, 1978b; Yeaton y Gladstone, 1982; ter Steege y Cornelissen, 1989; Zimmerman y Olmsted, 1992; Dejean *et al.*; 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Toledo, 1998). Madison (1979) y Callaway *et al.* (2001) señalan que, además de las características propias del hospedero, la interacción con otras especies de epifitas como los líquenes que viven en las cortezas de los árboles, puede influir en la germinación de las semillas.

Por otro lado, existen estudios que muestran que existe una gran variación en el número de especies hospederas para diferentes integrantes de la familia Bromeliaceae. Por ejemplo, Dejean *et al.*, (1995) encontraron siete especies de hospederos para *T. dasyliriifolia*, cuatro para *T. bulbosa*, una para *T. balbisiana* y tres para *T. streptophylla*. Por su parte, García-Franco (1996) reporta una especie de hospedero para *T. streptophylla*, 11 especies para *T. circinata* y para *T. recurvata* 18 especies. Martínez-García (1999) reportó en el área de estudio seis especies de árboles que eran hospederos para la epifita *T. makoyana*; sin embargo, en la presente investigación se encontraron 16 especies de árboles, que tenían a *T. makoyana* viviendo sobre de ellos.

A pesar de que existe una amplia gama de hospederos para las especies de bromelias, existen algunos sobre los cuales se encuentran la mayor densidad poblacional de epifitas. Bernal (2006) encontró dos especies: *Prosopis laevigata* y *Acacia bilimekii* que alojaron el 63% de la población de *T. recurvata*. De igual manera García-Franco y Rico-Gray (1988), descubren que más del 50% de la población de *T. deppiana* prefiere establecerse sobre *Liquidambar styraciflua*. Por su parte *T. achyrostachys* prefiere establecerse en la copa de *Bursera copallifera* (Martínez-García, 1999). Y Callaway *et al.*, (2001) señalan que *T. usneoides* se le localiza principalmente viviendo en las ramas de *Quercus virginiana* y *Celtis laevigata*; patrones similares se han reportado en otras epifitas como es el caso de la orquídea *Dimerandra emarginata* la cual crece comúnmente sobre *Annona glabra* un mangle dulceacuícola que habita a lo orilla de los pantanos (Zotz, 1995).

Caso similar sucedió en la zona de estudio ya que destacaron cuatro especies de hospederos (*B. aloexylon*, *H. brasiletto*, *A. adstringens* y *Crescentia alata*) debido a que en sus ramas albergaban aproximadamente el 80% del total de individuos de la población de *T. makoyana*. Por lo anterior, se puede deducir que existe evidencia de la “preferencia” por parte de las epifitas por establecerse en ciertos hospederos. Este tipo de asociaciones o preferencia por un hospedero determinado, ya ha sido establecido anteriormente en la zona de estudio, ya que Martínez-García (1999) reportó que *T. achyrostachys* prefiere establecerse sobre *B. copallifera*.

Además de que existen hospederos que albergan una alta densidad poblacional de la bromelia *T. makoyana*, se localizaron especies clasificados como hospederos clave para la población de la bromelia, ya que todos los individuos de estas especies localizados en el área de estudio eran hospederos de la bromelia: *Bursera copallifera*, *Acacia cochliacantha*, *Malpighia mexicana* y *Bunchosia canecens*. Estas especies de hospederos tienen diferentes características en su corteza que favorecen el establecimiento de *T. makoyana* sobre ellos; como lo es la presencia de manchones de musgo y líquenes, lo que permite la acumulación de agua y pueden ofrecer un sitio seguro para la germinación de las semillas, ya que se llegan a formar microambientes propicios para tal fin (García-Franco y Rico-Gray, 1988; Hernández, 1992); Otra particularidad sería el tener una corteza áspera donde pueden anclarse el apéndice plumoso de las semillas de *T. makoyana*; ya que hay evidencia de que las cortezas lisas y exfoliantes que poseen ciertos hospederos no

permiten un gran reclutamiento de epifitas sobre ellos (Zimmerman y Olmsted, 1992). Por lo anterior, estos hospederos tienen un papel fundamental (Merwin *et al.*, 2003) en la conservación de *T. macoyana*.

Por otro lado, también se sabe que en la dentro de la zona de estudio existen comunidades, las cuales hacen uso de los recursos naturales; como es el caso de la vegetación y en particular de los hospederos de *T. makoyana*. Los usos antropogénicos de los hospederos son diversos, por ejemplo el olinalé (*Bursera aloexylon*) lo usan las personas de la comunidades de la reserva para obtener las resinas que las extraen de su corteza; el tallo y las ramas del palo de Brasil (*Haematoxylum brasiletto*) lo utilizan en té por tener propiedades medicinales para aliviar problemas del hígado; la corteza del cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*) presenta propiedades medicinales para curar quemaduras de la piel y para problemas de úlcera gástrica, por lo que la extraen del tronco y de las ramas más grandes; el cuatecomate (*Crescentia alata*) es una especie de la cual ocupan los frutos que se encuentran a lo largo del árbol, además de utilizarlo como madera y para la elaboración de postes para la construcción de sus casas (Maldonado, 1997). Del hospedero conocido como copal (*Bursera copallifera*) en la zona de estudio se obtiene la resina que se usa como parte del ritual del día de muertos y para obtenerla se dañan la corteza del árbol donde se establecen las bromelias; la cubata (*Acacia cochliacantha*) el ganado vacuno la utiliza como alimento y siendo un arbusto de talla pequeña esta actividad afectan directamente las ramas donde se establecen las bromelias (obs. pers.); el guachocote (*Malpighia mexicana*) es una

especie de la cual se aprovecha el fruto debido a que es comestible y además de tener propiedades medicinales para aliviar problemas digestivos; el nanche de perro (*Bunchosia canescens*) es medicinal y se usa para mitigar problemas de la próstata (Juárez, 1998), de estas dos últimas especies lo que se utiliza son las ramas.

Es probable que el uso frecuente de estos árboles, afecte indirectamente a la población de *T. makoyana*, al reducir las probabilidades de germinación de semillas y establecimiento de plántulas. Asimismo, el utilizar frecuentemente a los hospederos tiene como consecuencia la fragmentación del hábitat de la bromelia, aislando y reduciendo el tamaño de su población (Oostermeijer *et al.*, 2003; Flores-Palacios, 2003). El éxito de la permanencia de *T. makoyana* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla depende entonces, en gran medida, de la persistencia de sus hospederos. Por lo tanto, un manejo adecuado de estas especies de permitiría el establecimiento exitoso de las bromelias de *T. makoyana*, siendo necesario que la información generada en este tipo de estudios, tenga una influencia en los planes de manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.



3. RESULTADOS



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
U N A M

3.1 DINÁMICA POBLACIONAL DE *TILLANDSIA MAKOYANA* BAKER

3.1.1 TASA FINITA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL (λ)

La tasa finita de crecimiento poblacional en cada uno de los dos sitios elegidos fue $\lambda = 1.623 \pm 0.926$ en la loma y $\lambda = 0.9341 \pm 0.254$ en la cañada; ambas lambdas no mostraron ser significativamente diferentes entre sí. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para *T. makoyana* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla fue de 1.059 ± 0.102 .

3.1.2 ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN

La categoría de tamaño con una mayor cantidad de individuos presentes tanto en la estructura observada como en la estructura estable (\mathbf{w}), fue la categoría de plántulas (Fig. 18). La prueba de verosimilitud (log-likelihood ratio) (Zar, 1984) mostró, con un nivel de significancia del 95%, que existía diferencias significativas entre la estructura poblacional observada y la estructura estable (\mathbf{w}) proyectada por el modelo ($G = 163.17$, g. l. = 5, $P < 0.05$). El número de plántulas en la estructura estable de tamaño (\mathbf{w}) es más alto que el número observado; mientras que en las otras categorías de tamaño el número de individuos observado es mayor que lo que predice el modelo (Fig. 18).

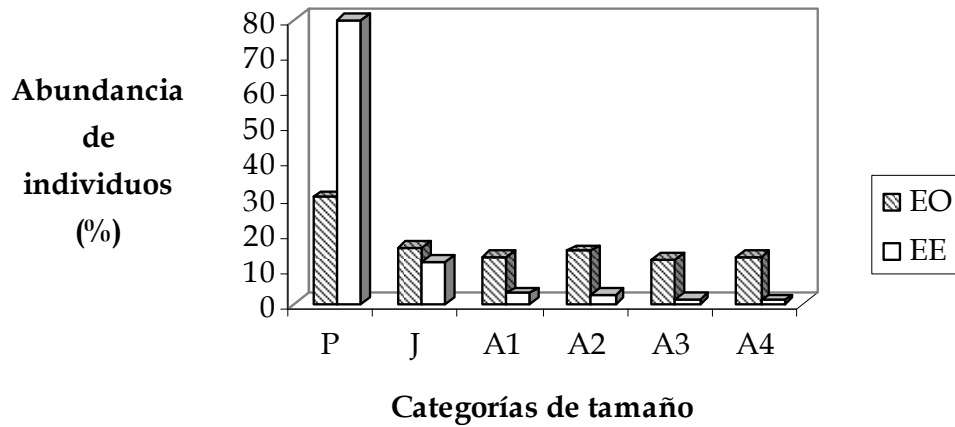


Fig. 18. Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable de tamaños (w) de la población de *T. makoyana*.

3.1.3 ELASTICIDADES POR CATEGORÍA DE TAMAÑO Y POR PROCESOS DEMOGRÁFICOS

La matriz de elasticidad de *T. makoyana* aparece en el Cuadro 6. La suma de los valores de elasticidad por categoría de tamaño mostró que la categoría de juveniles es la que más aporta a λ (23%), mientras que la categoría de tamaño que menos aporta a la elasticidad es A1 (0.07%) (Fig. 19).

Cuadro 6. Matriz de elasticidad de *T. makoyana* dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos.

$t + 1$	P	J	A1	A2	A3	A4
P	0.0306	0.0411	0.0000	0.0208	0.0360	0.0795
J	0.0927	0.0951	0.0016	0.0139	0.0121	0.0143
A1	0.0249	0.0284	0.0215	0.0017	0.0010	0.0000
A2	0.0599	0.0171	0.0466	0.0408	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0079	0.0871	0.0223	0.0088
A4	0.0000	0.0479	0.0000	0.0000	0.0547	0.0916

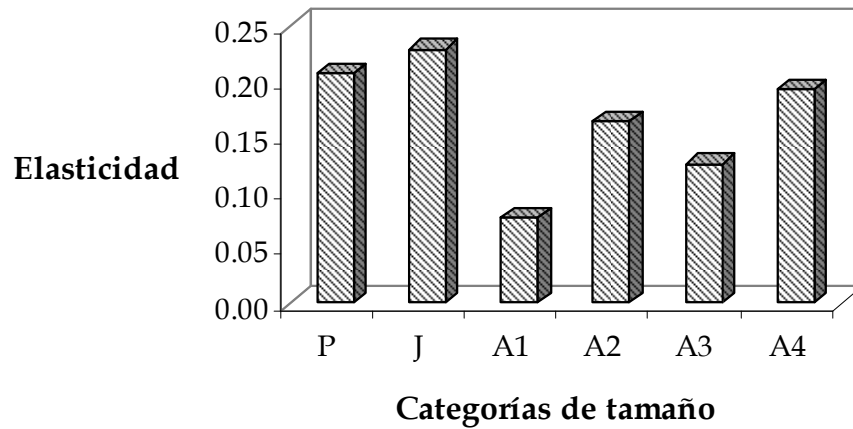


Fig. 19. Valores de elasticidad por categorías de tamaño de *T. makoyana*.

Por otro lado, los valores de elasticidad sumados por proceso demográfico mostraron que el crecimiento presenta el mayor valor (47%), seguido de la permanencia, la fecundidad y la clonalidad. El valor más bajo se encontró en el retroceso con un aporte de 0.01% (Fig. 20).

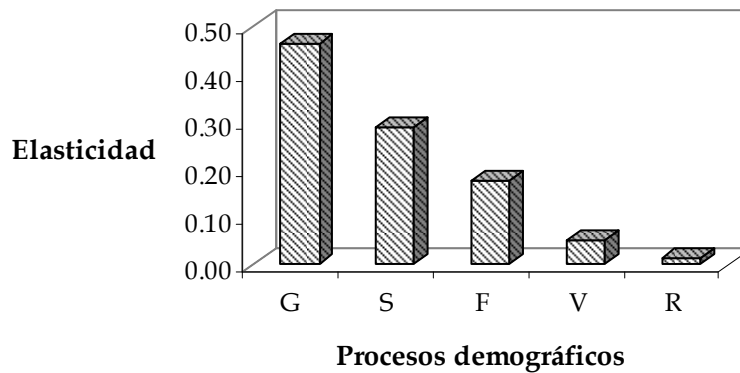


Fig. 20. Valores de elasticidad obtenidos por proceso demográfico para la población de *T. makoyana*, donde G = crecimiento, S = permanencia, F = fecundidad, V = clonalidad y R = retroceso.

3.1.4 PORCENTAJE DE MORTALIDAD

La categoría de tamaño que presenta el mayor porcentaje de mortalidad es la de plántula con 44%. Las categorías J, A1, A2, A3 y A4 presentan una mortalidad similar (Fig. 21).

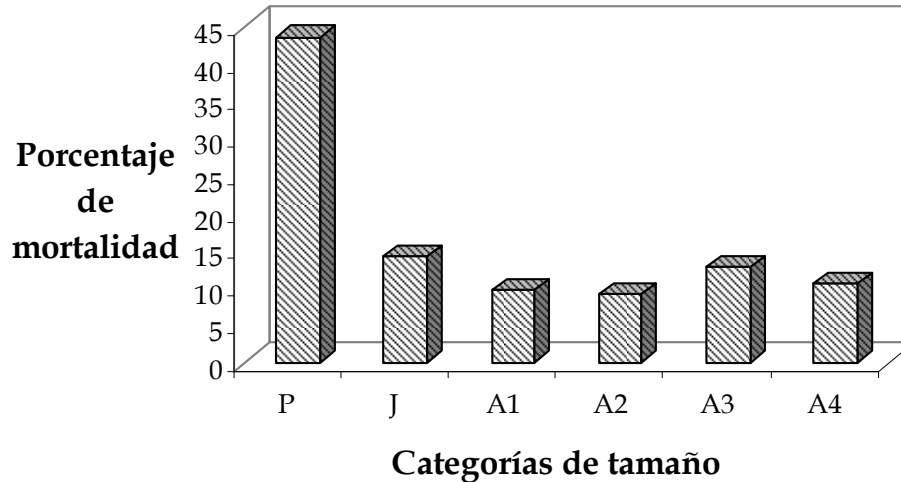


Fig. 21. Porcentaje de mortalidad de *T. makoyana* por categoría de tamaño.

3.1.5 CRECIMIENTO CLONAL

Los individuos de *T. makoyana* tienen hijuelos en casi todas las categorías de tamaño, excepto en la de plántulas. De todas las categorías de tamaño sobresalen A2 y A3, por ser las categorías de tamaño que tienen una mayor producción de ramets (Fig. 22).

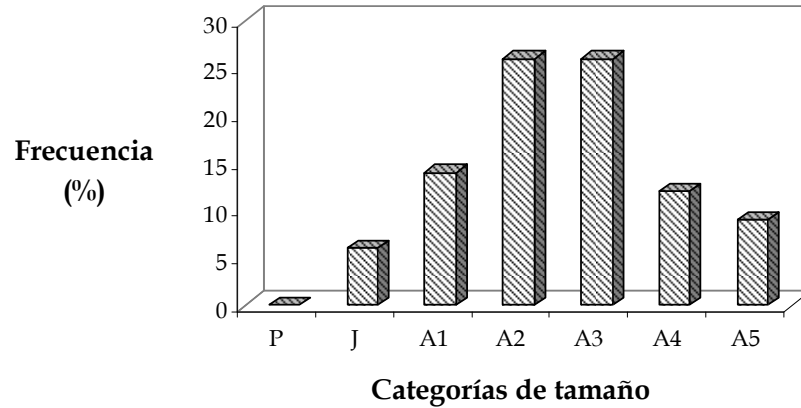


Fig. 22. Distribución de frecuencias de la propagación clonal por categoría de tamaño de la bromelia *T. makoyana*.

3.2 COMUNIDAD ARBÓREA

3.2.1 ESPECIES ARBÓREAS

Dentro de las cuatro parcelas se localizaron un total de 709 individuos arbóreos que pertenecían a 29 especies, las cuales se agrupaban en 15 familias. Dos familias fueron las más abundantes con respecto al número de especies que poseen, una fue la familia Fabaceae, con siete especies que representaba el 25% del total de la muestra y la otra fue la familia Burseraceae, con cuatro especies (15%) (Cuadro 7).

De la población arbórea encontrada en el área de estudio, destacaron seis especies de árboles que eran los más abundantes con relación al número de individuos presentes: *Lysiloma divaricata* (21%), *Pachycereus grandis* (18%), *Bursera*

aloexylon (14%), *Ipomoea pauciflora* (10%); *Amphipterygium adstringens* (9%) y *Haematoxylum brasiletto* (7.05%). Estas especies representaban el 79% de todos los individuos arbóreos encontrados en el área de estudio (Cuadro 7).

3.2.2 HOSPEDEROS DE *TILLANDSIA MAKOYANA*

Con relación a las especies de árboles que funcionaban como hospederos o forófitos de *T. makoyana*, éstas pertenecen a ocho familias: Anacardiaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Cactaceae, Fabaceae, Julianaceae y Malpighiaceae (Cuadro 7).

De las especies registradas en la zona de estudio, el 55% son hospederos de *T. makoyana* (Cuadro 7). Sin embargo, del total de individuos presentes en el área de estudio, sólo el 13% de éstos son hospederos de *T. makoyana*.

Cuatro especies agrupaban más del 64% del total de individuos hospederos: *Bursera aloexylon* (22 individuos), *Haematoxylum brasiletto* (17 individuos), *Amphipterygium adstringens* (12 individuos) y *Crescentia alata* (10 individuos). En estas especies es donde estaba aproximadamente el 80% de la población de *T. makoyana*.

De la categorización de hospederos los *Hospederos raros*, presentaron una alta densidad poblacional en la zona de estudio, pero el número de individuos que funcionaba como hospederos de *T. makoyana*, era bajo. Los *Hospederos intermedios* fueron especies que aproximadamente la mitad de los individuos encontrados funcionaban como hospederos. Dentro de los *Hospederos exitosos* las especies

presentaban una baja densidad poblacional en el área; de esta categoría sobresalen *Bursera copallifera*, *Acacia cochliacantha*, *Malpighia mexicana* y *Bunchosia canescens* debido a que todos los individuos de la zona de estudio eran hospederos de *T. makoyana* (Cuadro 8).

Cuadro 7. Comunidad arbórea presente en la zona de estudio.

Familia	Especie	Nombre Común	No. total de individuos
Anacardiaceae	<i>Comocladia engleriana</i> Loes	Hinchahuevos	1
	<i>Spondias purpurea</i> L. *	Ciruelo	4
Apocynaceae	<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	Ayoyote	1
	<i>Stemmadenia obovata</i> (Benth.) Woodson	Chiclillo	1
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i> Kunth. *	Cuatecomate	32
Bombacaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (HBK.) Britt. & Baker *	Pochote	3
	<i>Ceiba parvifolia</i> Rose *	Pochote de mayo	18
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i> (Sesse & Moc. ex DC.) *	Copal	2
	<i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.	Copal liso	5
	<i>Bursera aloexylon</i> Engl. *	Olinalé	97
	<i>Bursera grandifolia</i> (Schlecht.) Engl.	Palo mulato	2
Cactaceae	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart.) Console	Garambuyo	5
	<i>Pachycereus grandis</i> Rose *	Organo	128
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	Bonete	2
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i> Martens & Galeotti.	Cazahuate blanco	69
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. *	Cubata	5
	<i>Conzattia multiflora</i> (Robinson) Standley. *	Guayacán	9
	<i>Haematoxylum brasiletto</i> Karst. *	Palo de brasil	50
	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	Palo dulce	1
	<i>Lonchocarpus eryophyllus</i> Kunth *	Quiebracha	37
	<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth. *	Tepeguaje	2
	<i>Lysiloma divaricata</i> Hook. et Jackson *	Tepemezquite	148
Julianaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i> Schiede ex Schtdl. *	Cuachalalate	65
Malpighiaceae	<i>Malpighia mexicana</i> Juss. *	Guachocote	1
	<i>Bunchosia canescens</i> (Aiton) DC. *	Nanche de perro	1
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i> Fern.	Guayabillo	1
Rubiaceae	<i>Randia echinocarpa</i> Moc. & Sessé.	Granjel	14
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> (Kunth) K. Schum.	Cuahuilote	3
Verbenaceae	<i>Vitex mollis</i> Kunth.	Cuayotomate	2

* Especies hospederas

Cuadro 8. Categorización de especies de acuerdo con la proporción de individuos hospederos de *T. makoyana*.

Espece	Porcentaje de hospederos	Categoría de hospedero
<i>Pachycereus grandis</i> *	1.56	raro
<i>Ceiba parvifolia</i> *	5.55	raro
<i>Lysiloma divaricata</i>	6.08	raro
<i>Amphipterygium adstringens</i>	18.46	raro
<i>Lonchocarpus eryophyllus</i>	18.91	raro
<i>Conzattia multiflora</i>	22.22	intermedio
<i>Bursera aloexylon</i> *	22.68	intermedio
<i>Spondias purpurea</i>	25.00	intermedio
<i>Crescentia alata</i>	31.25	intermedio
<i>Haematoxylum brasiletto</i> *	34.00	intermedio
<i>Lysiloma acapulcense</i>	50.00	exitoso
<i>Ceiba aesculifolia</i> *	66.66	exitoso
<i>Bursera copallifera</i>	100.00	exitoso
<i>Acacia cochliacantha</i> *	100.00	exitoso
<i>Malpighia mexicana</i>	100.00	exitoso
<i>Bunchosia canescens</i>	100.00	exitoso

* Especies elegidas para los experimentos de campo

Con relación al resultado del análisis estadístico de las categorías de hospederos de bromelias, se comparó la categoría raros vs intermedios $g.l. = 586$, $T_{cal} = 5.573$, $T_{tab} = 2.586$; la categoría intermedios vs exitosos $g.l. = 204$, $T_{cal} = 3.026$, $T_{tab} = 2.601$ y de la categoría raros vs exitosos $g.l. = 408$, $T_{cal} = 7.200$, $T_{tab} = 2.061$. Encontrando diferencias significativas en cuanto al número de bromelias presentes en las diferentes categorías de hospederos (Cuadro 9 y Fig. 23).

Cuadro 9. Resultado de la prueba estadística de las categorías de hospederos.

Categoría de hospedero	\bar{X} (número de bromelias por hospedero) \pm E. S. (error estándar)
Raros	0.1616 \pm 0.0410
Intermedios	1.083 \pm 0.2222
Exitosos	4.6429 \pm 3.2082

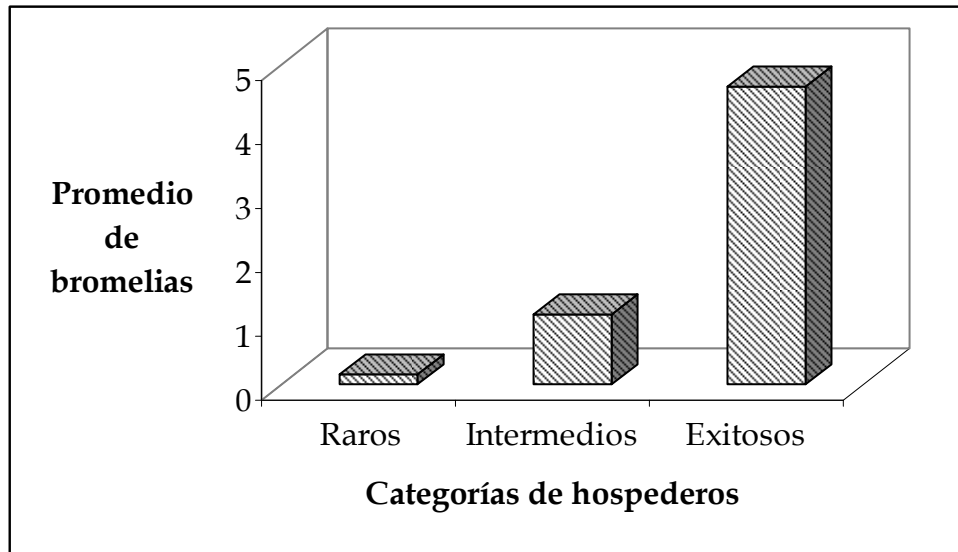


Fig. 23. Promedio de individuos de *T. makoyana* por categoría de hospedero.

3.2.3 GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS

Para llevar a cabo los experimentos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas de *T. makoyana* en el campo, se eligieron de la categoría de hospederos denominados como raros a las especies: *Pachycereus grandis* y *Ceiba parvifolia*, de los intermedios a *Bursera aloexylon* y *Haematoxylum brasiletto* y de los exitosos a *Ceiba aesculifolia* y *Acacia cochliacantha* (Cuadro 8).

Las semillas que se colocaron en los hospederos elegidos, lamentablemente fueron depredadas por hormigas y no se pudo obtener valores para cuantificar si

existía una preferencia por parte de la bromelia para germinar y establecerse en un hospedero determinado (Fig. 24); por lo que el año siguiente se determinó llevar plántulas previamente germinadas en el laboratorio; además de las semillas, para establecerlas en los mismos individuos del año anterior y así conocer si existía o no una preferencia; pero en esta ocasión el porcentaje de germinación fue muy bajo (5%) en comparación con el recabado el año anterior (74%), con esto se infirió que la viabilidad que tenían las semillas era solamente de un año, por este motivo no se tuvo semillas ni plántulas viables para los experimentos de campo.



Fig. 24. Establecimiento de una plántula de *T. makoyana* sobre la corteza de *Bursera aloexylon*.



4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

4.1 ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE *Tillandsia makoyana*

La tasa de crecimiento poblacional de *Tillandsia makoyana* en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla fue de 1.16, lo que muestra que la población estable en la zona de estudio. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Mondragón *et al.*, (2004), Bernal (2006) y Zotz y Schmidt (2006) que indican que las bromelias *T. brachycaulos* en Yucatán, *T. recurvata* en Puebla y la orquídea *Aspasia principissa* en Panamá tienen tasas de crecimiento poblacional de 0.87 ± 0.241 , 0.96 y de 0.92, respectivamente, lo cual muestra que las poblaciones se encuentran en decremento. Mondragón (2004) atribuye este resultado al hecho de que los individuos en todos los estadios presentan una elevada tasa de mortalidad, y una baja fecundidad vía semilla, la cual se refleja en el bajo reclutamiento de las plántulas. Bernal (2006), por su parte, asume que el decremento poblacional de la bromelia *T. recurvata* se debe al alto riesgo de mortalidad en las fases de semilla y plántula. Resultados similares fueron encontrados por Zotz y Schmidt (2006) quienes asumen que la población de *Aspasia principissa* está decreciendo debido a la baja tasa de supervivencia de las plántulas, asociada principalmente con la baja precipitación pluvial que afecta el reclutamiento y el crecimiento de las mismas. Situación que se observó en *T. makoyana* durante los experimentos de campo; al obtener bajos porcentajes de germinación de las semillas debido a la falta de agua; ya que una vez que germinan, las plántulas necesitan el aporte constante de agua para que se mantengan vivas (Hernández, 1992; Larson, 1992; Hietz, 1997; Tremblay, 1997;

Zotz, 1998; Bernal *et al.*, 2005 y Bernal, 2006). De la misma manera, se ha reportado que la sobrevivencia de las plántulas de la bromelia *T. eizii* en el campo disminuía con el tiempo debido a dos causas, la primera se refiere a la caída ocasionada por el golpe de la lluvia y la segunda por falta de agua durante el periodo de sequía (Toledo, 1998). Benzing (1981b) y Freiberg (1996) encontraron una preferencia de parte de las epifitas por establecerse en las ramas que están más cercanas al tronco, ya que son lugares que están protegidos y menos expuestos a la desecación; y al parecer la humedad juega un papel muy importante en la sobrevivencia de las especies. Zotz (2005) reporta que la tasa de la mortalidad de la bromelia *Werauhia sanguinolenta*, era mayor en los sitios más secos, en comparación a los sitios más húmedos. García-Franco y Rico-Gray (1988) mencionan que la dificultad para encontrar micrositios seguros con condiciones microambientales adecuadas es probablemente la causa de las bajas tasas de supervivencia de plántulas.

Aunado a la mortalidad relacionada con la falta de agua en el campo las plántulas de *T. makoyana* sufrieron de herbivoría por parte de hormigas; un hecho que aumenta la probabilidad de muerte de los individuos (Oyama y Mendoza, 1990). El ataque por parte de los herbívoros se presenta en otras poblaciones de epifitas, como es el caso de *T. pauciflora* donde fue notoria la depredación de algunos individuos (Benzing, 1981b). También se ha reportado que los cangrejos de la especie *Gecarcinus laterales* han llegado a consumir el 100% de semillas y plántulas de la bromelia terrestre *Bromelia pinguin* (García-Franco y Rico-Gray,

1995). Mientras que en la orquídea no epífita *Cypripedium reginae* la herbivoría se presentó en el 50% de los ramets (Kery y Gregg, 2004).

Por otro lado, otro evento que obstaculiza el establecimiento de las epífitas en el campo; es el tiempo en que empiezan a germinar las semillas, ya que cambia en comparación a los valores obtenidos en laboratorio. Por ejemplo, *T. paucifolia* (Benzing, 1990) y *T. eizzi* en laboratorio germinan a los 15 días; al igual que *T. makoyana*, pero en condiciones de campo *T. eizzi* la germinación tarda hasta 100 días (Toledo, 1998). Por otro lado, la germinación de *T. recurvata* en campo muestra que el porcentaje de germinación no presenta grandes fluctuaciones, lo que si es una constante, es la baja proporción de germinación de semillas en los hospederos; para *Prosopis laevisgata* es del 4.94%, para *Acacia bilimekii* es del 3.87% y para *Cercidium praecox* es del 3.05% (Hernández, 2003). Incluso Bernal *et al.*, (2005) y Bernal (2006) han reportado para este último hospedero que existen diferencias si se divide en diferentes estratos el árbol, ya que se ha reportado hasta el 0.83% de germinación de las semillas que se colocaron en la parte media de la copa. Incluso para otras poblaciones de bromelias se ha reportado porcentajes más bajos de germinación como el reportado para *T. paucifolia* que fue de <0.0001 (Benzing, 1990). Estos mínimos porcentajes difieren, si se colocan a germinar las semillas en condiciones de laboratorio, ya que para *T. eizii* dependiendo del sustrato donde se coloca germina desde el 23.3% hasta el 90.0% de las semillas. Mismo caso observado para *T. makoyana* ya que tiene el 74% de germinación en laboratorio y en campo fue tan bajo que no se pudo cuantificar. Con esto, se puede inferir que la

viabilidad de las semillas de las epifitas con condiciones controladas es elevada, no así en campo. Con lo anterior se puede suponer que el establecimiento de las plántulas en el hospedero es la etapa más difícil en el ciclo de vida de las epifitas como *T. makoyana*; aunque la tendencia de encontrar una mayor mortalidad de individuos en la categoría de plántulas se presenta en la mayoría de las poblaciones, ya que por investigaciones previas se sabe que esta categoría de tamaño presenta una alta tasa de mortalidad en comparación con las otras (Sarukhán y Harper, 1973; Harper, 1967; Benzing, 1981b; Hernández, 1992; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Se asume que la población de *T. makoyana* se encuentra de manera estable por tener dos tipos de reproducción: la sexual y la clonal; siendo éstas una característica común de los integrantes de la Familia Bromeliaceae. La primera es una estrategia exitosa de perpetuar la especie ya que promueve la diversidad genética de los individuos (Wilson, 1979) esta característica aumenta el pool génico de la especie. La ventaja de poseer estas dos estrategias reproductivas es el incrementar el reclutamiento de nuevos individuos en la población, una por vía de semilla (plántulas) y otra por hijuelos. A través del trabajo de campo se observó que el reclutamiento de las bromelias en los hospederos era exitoso, debido a que se localizaron una gran cantidad de éstas en las ramas; lamentablemente no se pudo cuantificar la sobrevivencia natural de plántulas debido a que se presentaron algunos factores no controlados en el campo.

En algunas plantas clónales el reclutamiento de plántulas obtenidas por reproducción sexual es relativamente raro o esporádico (Eriksson, 1993; Clark *et al.*, 2005); por lo que el tener un crecimiento clonal ayuda a maximizar la adecuación de los genets ya establecidos (Wilson, 1979). Para *T. makoyana* la mayoría de las plantas adultas producen más de un hijuelo antes de efectuar la reproducción sexual, sobre todo en las categorías de mayor tamaño; con esta acción *T. makoyana* se asegura dejar un individuo que los reemplace en la población. Aunado a lo anterior, todas las categorías de tamaño de *T. macoyana*, excepto las plántulas, tienen propagación clonal, estrategia similar que se presenta en otras especies del género *Tillandsia*; como es el caso para *T. pauciflora* (Benzing, 1981b), *T. paucifolia* (Benzing, 1990), *T. deppeana* (García-Franco y Rico-Gray, 1988), *Bromelia pinguin* (García-Franco y Rico-Gray, 1995), *T. achyrostachys*, *T. caput-medusae*, *T. ionantha*, *T. schiedeana* (Martínez-García, 1999), *T. recurvata* (Hernández, 2003; Martínez-García, 1999) *T. brachycaulos* (Mondragón, 2000) y para especies de orquídeas como es el caso de *Orchis militaris* (Hutchings *et al.*, 1998) y *Dimerandra emarginata* (Zotz, 1998), entre otras.

El reclutamiento de los hijuelos de *T. makoyana* eran de diferentes categorías de tamaños, pero la que predominaba la categoría de tamaño más pequeña. Resultados similares fueron reportados por Hernández (1992), Zotz, (1995) y Mondragón (2000), quienes encontraron que la categoría más pequeña de tamaño de hijuelos era la mejor representada en las poblaciones de las orquídeas epífitas

Laelia speciosa, *Dimerandra emarginata* con un 50% ambas y con un 80% para *T. brachycaulos*.

El reclutamiento de hijuelos por parte de los genets ya establecidos en un lugar se denomina reclutamiento repetitivo de plántulas, que es una estrategia que tienen muchas especies (Eriksson, 1993); como *T. makoyana*, donde las categorías de tamaño que presentan una mayor producción de hijuelos son las clases intermedias del ciclo de vida de la epífita, ya que están plenamente establecidas en el hospedero y pueden invertir sus recursos en la propagación clonal. Ya que el reclutamiento de los hijuelos tiene que ocurrir después del pleno establecimiento de la cohorte inicial Eriksson (1993); en un micrositio favorable para asegurar que el individuo pueda establecerse en un lugar con condiciones microambientales propicias para su desarrollo y con un genotipo que ha sido exitoso y así permanecer en el ecosistema (Benzing, 1978a). Esta estrategia le asegura el permanente establecimiento de las epifitas en el hospedero, evitando la etapa de plántula que implica muchos riesgos y que es crítica en el ciclo de vida de la planta, es decir, la propagación clonal es un mecanismo exitoso de regenerar la población (Mandujano *et al.*, 2001).

Las otras categorías de tamaño de *T. makoyana* están representadas por cantidades similares de individuos, debido a que, es probable que una vez superado el estadio de plántula, estas categorías de tamaño presenten una tasa de mortalidad relativamente constante, ya que a medida que las plántulas pasan a categorías mayores, su probabilidad de muerte se reduce (Silvertown *et al.*, 1993;

Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). La mortalidad de *T. makoyana* en las categorías de adultos probablemente se deba tanto a factores intrínsecos como extrínsecos a la planta. La reproducción *per se* es un factor importante de mortalidad en esta especie ya que, por ser una planta monocárpica, una vez que se produce el evento reproductivo, el individuo muere (Morales, 1999). Dentro de los factores extrínsecos que ocasionan que se incrementen los riesgos de muerte para los adultos, se puede mencionar el aumento en el peso de las bromelias, el cual ocasiona que las ramas se rompan, especialmente si éstas son delgadas y si los individuos, además, se encuentran localizados en los extremos de las ramas. Este mismo patrón se ha observado en otras especies de epifitas (Mondragón, 2000; Bernal, 2006; Zotz, 1998; Zotz y Schmidt, 2006). Otros factores de mortalidad de *T. makoyana* son la tala de árboles con fines agropecuarios y la extracción de las cortezas de los árboles hospederos. Estas actividades son llevadas a cabo por los pobladores que viven en la reserva, quienes utilizan las cortezas de los hospederos para usos medicinales o para extraer resinas y usarlas con fines religiosos.

Durante el ciclo de vida de *T. makoyana* la categoría de juveniles tiene la contribución más importante a λ , con un valor de elasticidad de 0.23. Estos resultados sugieren que posiblemente los juveniles tienen que asignar sus recursos energéticos a la producción del sistema radicular que les permita fijarse definitivamente en el árbol y así asegurar su permanencia. Es probable que en esta etapa las raíces dejen de ser funcionales para transformarse en órganos fijadores (Smith y Downs, 1974; Benzing, 1981a; Benzing, 1990). Por otro lado,

también en esta etapa las bromelias tienen que invertir recursos en producir tricomas los cuales se encuentran distribuidos en las hojas y tienen la función de absorber el agua y nutrientes (Smith y Downs, 1974; Valvidia, 1977; Benzing, 1978b; Recagno de Rouse, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995, Crayn, *et al.*, 2004), en comparación con las bromelias terrestres quienes usan esencialmente su raíz para tomar los nutrientes y agua del suelo (Endres y Mercier, 2003). Además, algunos juveniles de *T. makoyana* asignan recursos para reproducirse precozmente por vía sexual y (o) clonal.

Los análisis de elasticidad muestran que el proceso demográfico que tiene el mayor impacto en la tasa de crecimiento poblacional de *T. makoyana* es el crecimiento, lo que podría indicar que la bromelia asigna sus recursos para alcanzar el tamaño mínimo para reproducirse, ya sea por la vía sexual o la clonal. Se ha reportado que el crecimiento que tienen las plantas monocárpicas, como lo es *T. makoyana*, es más rápido que el de las plantas policárpicas (Benzing, 1990), debido quizás a que estas últimas invierten mayor cantidad de recursos a la permanencia. Silvertown *et al.*, (1993) mencionan que una de las características de las plantas herbáceas perennes es el invertir sus recursos al crecimiento, *T. makoyana* siendo también una hierba se comporta de la misma manera y lo hace para poder reproducirse rápidamente.

4.2 HOSPEDEROS DE *T. makoyana*

En la selva baja caducifolia las familias Fabaceae (Lott, 1987) y Burseraceae (Lott, 1987; Trejo y Hernández, 1996; Dorado, 1997) son las que tienen el mayor número de especies (el 40% del total) y por lo tanto, son las mejor representadas; en el área de estudio.

Lysiloma divaricata, *Pachycereus grandis*, *Bursera aloexylon*, *Ipomoea pauciflora*, *Amphipterygium adstringens* y *Haematoxylum brasiletto* son las especies de árboles que tuvieron una alta densidad poblacional y debería ser más fácil que las semillas de las epifitas puedan llegar a sus cortezas y establecerse en ellos (García-Franco, 1996). Aunque Fontoura (1995); Martínez-García (1999) y Bernal *et al.*, (2005) sugieren que la distribución de las bromelias en los hospederos está influenciada por diversos factores que son independientes de la densidad poblacional, es decir, existen diferentes características en la corteza de los árboles que permiten que las semillas germinen y permanezcan en ellos; como pueden ser las cortezas fisuradas, la capacidad para almacenar agua, el pH, la porosidad, el contenido de nutrientes, entre otros (Valvidia, 1977; Benzing, 1978b; Yeaton y Gladstone, 1982; ter Steege y Cornelissen, 1989; Zimmerman y Olmsted, 1992; Dejean *et al.*; 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Toledo, 1998). Madison (1979) y Callaway *et al.* (2001) señalan que, además de las características propias del hospedero, la interacción con otras especies de epifitas como los líquenes que viven en las cortezas de los árboles, puede influir en la germinación de las semillas.

Por otro lado, existen estudios que muestran que existe una gran variación en el número de especies hospederas para diferentes integrantes de la familia Bromeliaceae. Por ejemplo, Dejean *et al.*, (1995) encontraron siete especies de hospederos para *T. dasyliiriifolia*, cuatro para *T. bulbosa*, una para *T. balbisiana* y tres para *T. streptophylla*. Por su parte, García-Franco (1996) reporta una especie de hospedero para *T. streptophylla*, 11 especies para *T. circinata* y para *T. recurvata* 18 especies. Martínez-García (1999) reportó en el área de estudio seis especies de árboles que eran hospederos para la epífita *T. makoyana*; sin embargo, en la presente investigación se encontraron 16 especies de árboles, que tenían a *T. makoyana* viviendo sobre de ellos.

A pesar de que existe una amplia gama de hospederos para las especies de bromelias, existen algunos sobre los cuales se encuentran la mayor densidad poblacional de epifitas. Bernal (2006) encontró dos especies: *Prosopis laevigata* y *Acacia bilimekii* que alojaron el 63% de la población de *T. recurvata*. De igual manera García-Franco y Rico-Gray (1988), descubren que más del 50% de la población de *T. deppeana* prefiere establecerse sobre *Liquidambar styraciflua*. Por su parte *T. achyrostachys* prefiere establecerse en la copa de *Bursera copallifera* (Martínez-García, 1999). Y Callaway *et al.*, (2001) señalan que *T. usneoides* se le localiza principalmente viviendo en las ramas de *Quercus virginiana* y *Celtis laevigata*; patrones similares se han reportado en otras epifitas como es el caso de la orquídea *Dimerandra emarginata* la cual crece comúnmente sobre *Annona glabra* un mangle dulceacuícola que habita a lo orilla de los pantanos (Zotz, 1995).

Caso similar sucedió en la zona de estudio ya que destacaron cuatro especies de hospederos (*B. aloexylon*, *H. brasiletto*, *A. adstringens* y *Crescentia alata*) debido a que en sus ramas albergaban aproximadamente el 80% del total de individuos de la población de *T. makoyana*. Por lo anterior, se puede deducir que existe evidencia de la “preferencia” por parte de las epifitas por establecerse en ciertos hospederos. Este tipo de asociaciones o preferencia por un hospedero determinado, ya ha sido establecido anteriormente en la zona de estudio, ya que Martínez-García (1999) reportó que *T. achyrostachys* prefiere establecerse sobre *B. copallifera*.

Además de que existen hospederos que albergan una alta densidad poblacional de la bromelia *T. makoyana*, se localizaron especies clasificados como hospederos clave para la población de la bromelia, ya que todos los individuos de estas especies localizados en el área de estudio eran hospederos de la bromelia: *Bursera copallifera*, *Acacia cochliacantha*, *Malpighia mexicana* y *Bunchosia canecens*. Estas especies de hospederos tienen diferentes características en su corteza que favorecen el establecimiento de *T. makoyana* sobre ellos; como lo es la presencia de manchones de musgo y líquenes, lo que permite la acumulación de agua y pueden ofrecer un sitio seguro para la germinación de las semillas, ya que se llegan a formar microambientes propicios para tal fin (García-Franco y Rico-Gray, 1988; Hernández, 1992); Otra particularidad sería el tener una corteza áspera donde pueden anclarse el apéndice plumoso de las semillas de *T. makoyana*; ya que hay evidencia de que las cortezas lisas y exfoliantes que poseen ciertos hospederos no

permiten un gran reclutamiento de epifitas sobre ellos (Zimmerman y Olmsted, 1992). Por lo anterior, estos hospederos tienen un papel fundamental (Merwin *et al.*, 2003) en la conservación de *T. macoyana*.

Por otro lado, también se sabe que en la dentro de la zona de estudio existen comunidades, las cuales hacen uso de los recursos naturales; como es el caso de la vegetación y en particular de los hospederos de *T. makoyana*. Los usos antropogénicos de los hospederos son diversos, por ejemplo el olinalé (*Bursera aloexylon*) lo usan las personas de la comunidades de la reserva para obtener las resinas que las extraen de su corteza; el tallo y las ramas del palo de Brasil (*Haematoxylum brasiletto*) lo utilizan en té por tener propiedades medicinales para aliviar problemas del hígado; la corteza del cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*) presenta propiedades medicinales para curar quemaduras de la piel y para problemas de úlcera gástrica, por lo que la extraen del tronco y de las ramas más grandes; el cuatecomate (*Crescentia alata*) es una especie de la cual ocupan los frutos que se encuentran a lo largo del árbol, además de utilizarlo como madera y para la elaboración de postes para la construcción de sus casas (Maldonado, 1997). Del hospedero conocido como copal (*Bursera copallifera*) en la zona de estudio se obtiene la resina que se usa como parte del ritual del día de muertos y para obtenerla se dañan la corteza del árbol donde se establecen las bromelias; la cubata (*Acacia cochliacantha*) el ganado vacuno la utiliza como alimento y siendo un arbusto de talla pequeña esta actividad afectan directamente las ramas donde se establecen las bromelias (obs. pers.); el guachocote (*Malpighia mexicana*) es una

especie de la cual se aprovecha el fruto debido a que es comestible y además de tener propiedades medicinales para aliviar problemas digestivos; el nanche de perro (*Bunchosia canescens*) es medicinal y se usa para mitigar problemas de la próstata (Juárez, 1998), de estas dos últimas especies lo que se utiliza son las ramas.

Es probable que el uso frecuente de estos árboles, afecte indirectamente a la población de *T. makoyana*, al reducir las probabilidades de germinación de semillas y establecimiento de plántulas. Asimismo, el utilizar frecuentemente a los hospederos tiene como consecuencia la fragmentación del hábitat de la bromelia, aislando y reduciendo el tamaño de su población (Oostermeijer *et al.*, 2003; Flores-Palacios, 2003). El éxito de la permanencia de *T. makoyana* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla depende entonces, en gran medida, de la persistencia de sus hospederos. Por lo tanto, un manejo adecuado de estas especies de permitiría el establecimiento exitoso de las bromelias de *T. makoyana*, siendo necesario que la información generada en este tipo de estudios, tenga una influencia en los planes de manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.



5. LITERATURA CITADA



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

- Alvarez-Buylla, E. R. y M. Slatkin. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Montecarlo test of a simple analytical method. *Oikos*, 68: 273-282.
- Alvarez-Buylla, E. R. y M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology*, 72: 852-863.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1997. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Omega, segunda reimpresión. 886 pp.
- Benzing, D. H. 1978a. The life history profile of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana*, 2: 325-337.
- Benzing, D. H. 1978b. The nutritional status of three *Encyclia tampensis* (Orchidaceae) populations in souther Florida as compared with that of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae). *Selbyana*, 2: 224-229.
- Benzing, D. H. 1981a. Bark surfaces ant the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana*, 5: 248-255.
- Benzing, D. H. 1981b. 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.
- Bernal, R. B. 2006. Estudio metapoblacional de *Tillandsia recurvata* L. en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bernal, R., T. Valverde y L. Hernández-Rosas. 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83: 1238-1247.
- Callaway, R. M., K. O. Reinhart, S. C. Tucker y S. C. Pennings. 2001. Effects of epiphytic lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Oikos*, 94 433-441.

- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Caswell, H. 1996. Matrix methods for population models. Pag: 19-58. En: Tuljapurkar, S. y H. Caswell (editores). Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman & Hall.
- Caswell, H., R. M. Nisbet, A. M. de Ross y S. Tuljapurkar. 1996. Structured population models: many methods a few basic concepts. Pag: 3-19. En: Tuljapurkar, S. y H. Caswell (editores). Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman & Hall.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models. Construction, analysis, and interpretation. Second edition, Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- CETENAL, 1976. Carta topográfica 1/50 000: Mapa E14-A-79 Tilzapotla; Mapa E14-A-59 Cuernavaca; Mapa E14-A-69 Jojutla; Mapa E14-B-61 Tepalcingo. Comisión de Estudios del Territorio Nacional, México, D. F.
- Clark-Tapia, R. M. C. Mandujano, T. Valverde, A. Mendoza y F. Molina-Freaner. 2005. How important is clonal recruitment for population dynamics in rare species? The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, (Cactaceae) in Baja California, México. *Biological Conservation* 124: 123-132.
- Cook, R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En : Jackson, J. V. C., L. W. Buss y R. E. Cook (Eds.). Population biology and evolution of clonal organisms. pp. 259-297. Yale University Press. New Haven, Conn.
- Crayn, D.M., K. Winter y J. A. C. Smith. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceeders of the Natural Academy of Sciences*, 101: 3703-3708.

- Cruz-Angon y Rusell. 2005
- de Kroon, H. , J.V. Groenendael y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, 81: 607-618.
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67: 1427-1431.
- de Steven, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* spp. *mapora*, a clonal palm of Panamian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, 77: 579-596.
- Dejean, A., I. Olmsted y R. R. Snelling. 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica*, 27: 57-70.
- Dong, M. y H. de Kroon. 1994. Plasticity in Morphology and Biomass Allocation in *Cynodon dactylon*, a Grass Species Forming Stolons and Rhizomes. *Oikos*, 70: 99-106.
- Dorado, O. 1997. Sustainable development in the tropical deciduos forest of Mexico. Myths and realities. En: K. E. Hoagland and A. Y. Rossman (eds.). Global Genetic Resources. USA. pp: 263-278.
- Dorado, O., B. Maldonado, D. M. Arias, V. Sorani, R. Ramírez, E. Leyva y D. Valenzuela. 2005. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Primera edición. México. pp. 210.
- Dunn, E. R. 1926. The frogs of Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist*: 111-130.
- Eguiarte, E. L., J. Nuñez-Farfán, C. Domínguez y C. Cordero. 1990. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. En: La evolución biológica. Nuñez-Farfán, J. y L. E. Eguiarte (compiladores). Ciencias. UNAM-CONABIO. 117-151 pp.

- Endres, L. y H. Mercier. 2003. Amino acid uptake and profile in bromeliads with different habits cultivated in vitro. *Plant Physiology and Biochemistry*, 41: 181-187
- Eriksson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 55: 231-238.
- Eriksson, O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 313-316
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B. K. Holst, H. E. Luther y W. Till. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25: 33-86.
- Flores-Palacios, A. 2003. Efecto de la fragmentación del bosque mesofilo en la comunidad de plantas epifitas vasculares. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, A.C. , Xalapa, Ver., México.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology*, 173: 259-269.
- Fontoura, T. 1995. Distribution patterns of five Bromeliaceae genera in Atlantic Rainforest, Rio de Janeiro State, Brasil. *Selbyana*, 16: 79-93.
- Freiberg, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica*, 28: 345-355.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- García-Franco, J. G. 1987. Las Bromelias de México. Revisión Bibliográfica y de Herbario. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México.
- García-Franco, J. G. 1996. Distribución de epifitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 37: 1-9.

- García-Franco, J. G. y V. Rico-Gray. 1988. Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes. The case of *Tillandsia deppeana*. Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia*, 65: 73-78.
- García-Franco, J. G. y V. Rico-Gray. 1995. Population structure and clonal growth in *Bromelia pinguin* L. (Bromeliaceae) in dry forests of coastal Veracruz, México. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 30: 27-37.
- Gilmartin A. J. 1983. Evolution of mesic and xeric habits in *Tillandsia* and *Vriesea* (Bromeliaceae). *Systematic Botany*, 3: 233-242.
- Harper, J. L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55: 247-270.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. London Academic Press, London.
- Harper, J. L. 1985. Modules, branches and the capture of resources. En: J. B. C. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (Eds.). Population biology and evolution of clonal organisms. pp. 1-33. Yale University Press. New Haven, Conn.
- Harper, J. L. y J. White. 1971. The dynamics of plant population. In: Den Boer, P.J. y Gradwell, G. R. (editores) Dynamics of populations. Centre for Agricultural publishing and documentation, Wageningen, Netherlands.
- Hernández, A. M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hernández, R. L. 2003. Patrón de germinación establecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata* L. Una contribución al estudio de su dinámica metapoblacional. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*, 85: 767-775.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1994. Epifitas de Veracruz. Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.

- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6: 487-498.
- Hood, G. M. 2000. PopTools. Software for the Analysis of Ecological Models. Version 2.5.5. <http://www.cse.csiro.au/poptools.html>
- Hubbell, S. P. y Werner, P.A. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *American Naturalist*, 113: 277-293.
- Huber, H. y L. Wiggerman. 1996. Shade avoidance in the clonal herb *Trifolium fragiferum*: a field study with experimentally manipulated vegetation height. Department of Plant Ecology and Evolutionary Biology, Utrecht University. The Netherlands. 130: 53-62.
- Hutchings, M. J. y R. Turknton. 1995. Plasticity of branching patterns in the Clonal herbs *Trifolium repens* L. and *Glechoma hederacea* L. (pp. 173-186). En: Hoch, P. C. y A. G. Sterphenson. Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics. Missouri Botanical Garden.
- Hutchings, M. J., A. Mendoza y W. Havers. 1998. Demographic properties of an outlier population of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in England. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126: 95-107.
- INEGI, 1981. Síntesis geográfica de Morelos. Secretaría de Programación y Presupuesto. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática.
- Juárez, D. J. C. 1998. La familia Malpiguiaceae en el estado de Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 90 pp.
- Kery, M. y K. B. Gregg. 2004. Demographic analysis of dormancy and survival in the terrestrial orchid *Cleisthes bifaria*. *Journal of Ecology*, 92: 686-695.
- Krees, W. J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana*, 9: 2-22.

- Lancher, W. 1980. Physiological plant ecology. Springer-Verlag. Berlín. Heidelberg and New York.
- Larson, R.J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana*, 13: 50-56.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21: 1-18.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 35: 183-212.
- Lott, E. J. 1987. Floristic diversity and structure of upland and Arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica*, 19: 228-235.
- Lovett-Doust, L. 1981. Populations dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69: 743-755.
- Lugo, A. E y F. N. Scatena. 1992. Epiphytes and climate change research in the caribbean: a proposal. *Selbyana*, 13: 123-130.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2: 1-13.
- Madison, M. 1979. Distribution of epiphytes in a rubber plantation in Sarawak. *Selbyana*, 5: 207-213.
- Maldonado, A. B. J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82: 344-359.
- Manly, B. F. J. 1990. Stage-structured population. Sampling analysis and simulation. Chapman and Hall. London, New York.

- Martínez-García, E. 1999. Estudio ecológico de las bromelias epifitas y sus hospederos en selva baja caducifolia, de la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Martínez-Ramos M. y R. E. Alvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 121-153.
- McVaugh, R. 1989. Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico. Bromeliaceae to Dioscoreaceae. Volume 15, University of Michigan.
- Mendoza, A. E. 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis* una palma tropical. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Merwin, M. C., S. A. Rentmeester y N. M. Nadkarni. 2003. The influence of host tree species on the distribution of epiphytic bromeliads in experimental monospecific plantations, La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 35: 35-47.
- Mills, S. L., D. F. Doak y M. J. Wisdom. 1999. Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology*, 13: 815-829.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-178.
- Mondragón, Ch. D. M. 2000. Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schtdl. en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Unidad de Recursos Naturales.
- Mondragón, D., R. Durán, G., I. Ramírez y T. Valverde. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 189-200.

- Morales, G. E. 1999. Estrategias de ciclo de vida: ecología y evolución. En: La evolución biológica. Nuñez-Farfán, J. y L. E. Eguiarte (compiladores). Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp 99-115.
- Nadkarni, N. M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical Elfin forest. *Biotropica*, 16: 249-256.
- Nadkarni, N. M. 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana*, 9: 44-51.
- Nadkarni, N. M. y J. T. Longino. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, 22: 266-289.
- Nadkarni, N. M. y T. J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology*, 72: 2071-2082.
- Oostermeijer, J. G. B., S.H. Luijten, J. C. M. den Nijs. 2003. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation*, 113: 389-398.
- Ortega, B. F. P. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Oyama, K. y A. Mendoza. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction and survival of a Neotropical dioecious palm, *Chamaedora tepejilote*. *Biotropica*, 22: 119-123.
- Perreta, M. G. y A. C. Vegetti. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares: una revisión. *Gayana Bot.*, 62: 9-19.
- Recagno de Rouse, A. 1992. Bromelias: Manual Práctico de Cultivo. Fondo Editorial Tropykos, Caracas, Venezuela.
- Reyes, S. J., C. Brachet, I., J. Pérez, C. y A. Gutierrez de la R. 2004. Cactaceae y otras plantas nativas de la cañada Cuicatlán, Oaxaca. Sociedad Mexicana de Cactología, A. C. Primera edición.

- Rhodes, O. E., Jr. R. K. Chesser y M. H. Smith. 1996. Population dynamics in ecological space and time. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Robles, G. P., G. Ceballos, E. Eccardi y R. A. Mittermeier. 1993. Diversidad de Fauna Mexicana. CEMEX. Primera edición, Agrupación Sierra Madre, S. C. México.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, Primera edición. México.
- Sandoval-Bucio, E. N., M. Flores-Cruz y A. Martínez-Bernal. 2004. Bromelias útiles de México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, Tomo XLIX. Año 49. No. 4. 100-115.
- Sarukhán, J. y J. L. Harper. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, 61: 675-716.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.
- Smith, L. B. and R. J. Downs. 1974. Flora Neotropica. Monograph No. 14 (PITCAIRNIOIDEAE) (Bromeliaceae). Hafner Press, New York.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1974. Flora Neotropica. Monografía No. 14. (PITCAIRNIOIDEAE) (Bromeliaceae). Hafner Press, New York.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, New York.
- Stearns, S. C. 1993. The evolution of life histories. Oxford University Press. Primera reimpresión.
- Teixeira, R. L. J: A. P. Schineider and G.I. Almeida. 2002. The occurrence of amphibians in bromeliads from a southeastern brazilian restinga habitat,

- with special reference to *Aparasphenodon brunoi* (Anura, Hylidae). *Braz. J. Biol.* 62: 263-268.
- ter Steege, H. y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in Lowland Rain Forest of Guyana. *Biotropica*, 21: 331-339.
- Thorne, B., M. I. Haverty y D. H. Benzing. 1996. Associations between termites and bromeliads in two dry tropical habitats. *Biotropica*, 28: 781-785.
- Toledo, A. M. T. 1998. Reintroducción de la bromelia epífita *Tillandsia eizii* Lyman B. Smith, en la "Reserva Ecológica Huitepec" los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Trejo, I. y J. Hernández. 1996. Identificación de la selva baja caducifolia en el estado de Morelos, México, mediante imágenes de satélite. En: Investigaciones Geográficas. R. Álvarez (editor) Boletín del Instituto de Geografía. Número especial 5. México.
- Tremblay, R. L. 1997. *Lephantes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future? *Selbyana*, 18: 160-166.
- Valvidia, Q. P. E. 1977. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. No. 4. Las epifitas. *Biotica*, 2: 55-81.
- van Tienderen, P. 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology*, 81: 666-679.
- Victoria, H. A. 1990. Bromeliaceae. En: Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski (Eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México. Volumen III Monocotyledoneae. Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Mich. Publicación 26.
- Vidal, R. 1980. Algunas relaciones clima-cultivos en el Estado de Morelos. Instituto de Geografía. UNAM, México.
- Wikberg, S. 1995. Fitness in clonal plants. *Oikos*, 72: 293-297.
- Wikipedia. 2006. La enciclopedia libre. (Fecha de consulta 15 de junio del 2006). Disponible en <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Demograf%C3>

%ADa&oldid=3564419

- Wilson, M. F. 1979. Sexual selection in plant. *American Naturalist*, 113: 777-790.
- Yeaton, R. I. y D. E. Gladstone. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK) in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica*, 14: 137-140.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Second edition. Prentice Hall, New Jersey, USA
- Zimmerman, J. K. y I. C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in 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 of Tropical Ecology*, 14: 725-741.
- Zotz, G. 2005. Differences in vital demographic rates in three populations of the epiphytic bromeliad, *Werauhia sanguinolenta*. *Acta Oecologica*, 28: 306-312.
- Zotz, G. y G. Schmidt. 2006. Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biological Conservation*, 129: 82-90.
- Zudeima, P. A. y M. Franco. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology*, 89: 995-1005.