



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

**Heterogeneidad arquitectónica y microclimática en
forofitos y distribución espacial de *Tillandsia recurvata*
en un sistema semiárido**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A:

BIÓL. JORGE ALBERTO ESCUTIA SÁNCHEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

MÉXICO, D. F.

MARZO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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


Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de octubre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **ESCUTIA SANCHEZ JORGE ALBERTO** con número de cuenta **95188861** con la tesis titulada **"HETEROGENEIDAD ARQUITECTÓNICA Y MICROCLIMÁTICA EN FOROFITOS Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Tillandsia recurvata* EN UN SISTEMA SEMIÁRIDO"**, realizada bajo la dirección del **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente: DR. MARK EARL OLSON
Vocal: DRA. SILVIA AGUILAR RODRIGUEZ
Secretario: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Suplente: DR. JOSE GUADALUPE GARCIA FRANCO
Suplente: DR. VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de febrero de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

A mi familia:
Saraí Montes
Ana María de la Luz Sánchez Gómez,
mis compañeras de vuelo: *Paola Escutia, Ana Escutia y Pilar Sánchez*
esos locos bajitos: *Kiaw, Anita, Mary y Romy*

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto se realizó en Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, UNAM, con el apoyo económico de la Conacyt (Contrato 189329).

Agradezco a los miembros del comité tutorial su apoyo y su disponibilidad. Gracias a su colaboración y empeño es posible presentar este trabajo. Gracias Doctor Barradas por su trato tan cálido y sobre todo por el apoyo técnico. Su participación ha sido fundamental para la realización de este proyecto. Gracias Mark por el interés y el entusiasmo en mi trabajo, tus comentarios y observaciones permitieron conducir a buen término este proyecto. Jorge Meave, te agradezco formar parte de esta empresa. Durante el proceso, he tenido una experiencia académica invaluable. Gracias por las historias y las horas de trabajo. Este trabajo difícilmente hubiera sido posible sin tu aportación.

Las observaciones y comentarios de los miembros del jurado permitieron mejorar notablemente este manuscrito. Mi reconocimiento a la Doctora Silvia Aguilar y al Doctor García Franco por su revisión detallada.

El trabajo de campo se realizó con el apoyo de Saraí Montes, Gimena Pérez, Noemí Escamilla, Rocío Ramírez, Alejandro Vite, Alejandro Marín, Mauricio Mora, Alejandro Frías, José Frías, Hugo Tovar, Rodrigo Campos, Juan Cortés. Edgar González y Nancy Mejía contribuyeron con sus comentarios para la realización del análisis del estadístico.

Mi reconocimiento y cariño para Saraí Montes, Mariana del Olmo, Gimena Pérez, Nancy Mejía, Rocío Ramírez, Noemí Ávila, Nube Estrada, Noemí Escamilla, Maribel Paniagua, Tania Espinosa, Yolanda Xelhuantzi, Alejandro Marín, Alejandro Vite, Othón Alcántara, Argel Aguilar, Carlos Ruiz, Elias Vargas, Omar Gutiérrez, Raúl Contreras, Alejandro Frías, Francisco Olachea. Gracias a ustedes y tantos otros por formar parte de mi equipo de salvamento.

Gracias a mi familia y a mis amigos, en ningún momento y bajo ninguna circunstancia dejaron de apostar y creer en este proyecto inacabado que soy. A cada uno de ustedes les debo un poco del cielo y el infierno, a cada uno de ustedes doy gracias por el fuego.

RESUMEN

El estudio de la distribución espacial y la abundancia de las epifitas y su relación con la heterogeneidad ambiental generada por los forofitos permite entender los factores que determinan la presencia de las plantas que utilizan como sustrato a otras plantas. El objetivo del estudio fue analizar la relación entre la distribución espacial y la abundancia de una especie de epifita (*Tillandsia recurvata*) en dos de sus forofitos, así como la heterogeneidad arquitectónica y microclimática existente en ellos, en un ambiente semiárido y por lo tanto limitante para el desarrollo del epifitismo. Se hipotetizó que la distribución en los forofitos sería más diferencial en la especie con arquitectura más compleja, es decir, en la que tuviera más tipo de ejes y más variación en los diámetros y la amplitud de sus copas, ya que esto se traduciría en una mayor variabilidad de condiciones microclimáticas en el espacio ocupable por la epifita. Se generó un sistema de referencia espacial para las posiciones en las plantas, basado en la combinación de la orientación y la altura relativa. En cada posición se midieron las distancias desde el centro de la planta hacia la rama más cercana y la más lejana, así como sus respectivos perímetros. Durante la temporadas de lluvias y la de secas frías y en tre horarion durante el día se midieron la radiación fotosintéticamente activa (RFA), la temperatura del aire, la humedad relativa (HR) y el déficit de presión de vapor (DPV). Se encontró que *P. praecox* es un hábitat para la epifita más regular en cuanto al tamaño de las ramas y la amplitud de la copa, además de presentar una arquitectura relativamente simple. En contraste, *D. viscosa* resultó ser un forofito mucho más variable en cuanto a los tamaños de las ramas y las dimensiones de la copa, lo que se refleja en una mayor complejidad arquitectónica. En la copa de *P. praecox* hubo una mayor RFA, un mayor DPV y una temperatura más alta; en contraste, la copa de *D. viscosa* fue más húmeda y en general más variable en cuanto sus condiciones microclimáticas. El modelo general linearizado que mejor explicó la abundancia de esta epifita y la distribución de *T. recurvata* incluyó la interacción entre la altura relativa y la radiación fotosintéticamente activa. En *D. viscosa* la distribución en la copa de individuos tanto solitarios como agregados fue más diferencial. Los resultados muestran una respuesta clara en la distribución de *T. recurvata* a estas dos especies de forofito, mediada por sus arquitecturas y las condiciones microclimáticas que éstos le ofrecen.

Palabras clave: complejidad arquitectónica, distribución vertical, epifitismo, matorral xerófilo, morfología de la copa, Pedregal de San Ángel, radiación fotosintéticamente activa.

ABSTRACT

The study of the spatial distribution and abundance of epiphytes, and their relationship with the environmental heterogeneity produced by their phorophytes, allows understanding those factors that determine the occurrence of plants that have other plants as living substrate. The aim of this study was to analyze the relationship between the spatial distribution and abundance of an epiphytic species (*Tillandsia recurvata*) in two of its phorophytes, as well as the architectural and microclimatic heterogeneity existing in them, in a semi-arid environment, which is limiting for the existence of epiphytism. It was hypothesized that the distribution of the epiphyte on its phorophytes is more differential in the species with a more complex architecture, i.e. in the species having more types of growth axes and a larger variation in branch sizes and crown width, as this would result in a larger heterogeneity of microclimatic conditions in the usable space by the epiphyte. A spatial reference system was designed, based on the combination of orientation and relative height in the plant. At each position distances from the plant's center to the closest and the farthest branches were measured, together with their respective diameters. In both the rainy and the cold dry seasons photosynthetic active radiation (PAR), air temperature, relative humidity of the air (RH), and water vapor deficit (WVD) were measured at three times during the day. *P. praecox* was found to be a more homogeneous habitat for the epiphyte regarding branch size and crown width, and to have a relatively simple architecture. Contrastingly, *D. viscosa* turned out to be a more variable phorophyte regarding the same variables, reflecting a more complex architecture. In the crown of *P. praecox* PAR, WVD and temperature were higher, whereas microclimatic conditions in the crown of *D. viscosa* were more humid and overall more variable. The generalized linear model that best explained the abundance and distribution of the epiphyte on its phorophytes included the interaction of relative height with PAR. The largest densities of solitary and aggregated individuals of *T. recurvata* was observed in *D. viscosa*. The results of this study show a clear response of the distribution of *T. recurvata* to the species of phorophyte, mediated through their architecture and the microclimatic conditions provided by them.

Key words: architectural complexity, crown morphology, epiphytism, Pedregal de San Ángel, photosynthetic active radiation, vertical distribution, water vapor deficit, xerophytic scrub.

ÍNDICE

RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 El estudio del epifitismo en distintos ambientes	1
1.3 Efecto de los factores microclimáticos	2
1.4 Papel de la arquitectura de los forofitos	3
1.5 Planteamiento del problema y preguntas de investigación	5
1.6 Hipótesis	5
1.7 Objetivos	6
CAPÍTULO 2. ÁREA Y ESPECIES DE ESTUDIO	7
2.1 Área de estudio	7
2.2 Especies de estudio: los forofitos	9
2.3. Especie de estudio: la epifita	11
CAPÍTULO 3. MÉTODOS	13
3.1 Obtención de datos de campo	13
3.1.1 Sistema de referencia espacial	13
3.1.2 Heterogeneidad arquitectónica de los forofitos	14
3.1.3 Heterogeneidad microclimática en los forofitos	14
3.1.4 Distribución y abundancia de <i>Tillandsia recurvata</i>	16
3.2 Análisis de datos	17
3.2.1 Arquitectura	17
3.2.2 Microclima	18
3.2.2 Abundancia y distribución de <i>Tillandsia</i> y su relación con la arquitectura y el microambiente de la copa de los forofitos.	18
CAPÍTULO 4. RESULTADOS	20
4.1 Caracterización arquitectural de los forofitos y su variación	20
4.2 Microclima en la copa de los forofitos	23
4.3 Abundancia y distribución de <i>Tillandsia</i> en los forofitos	27
4.5 Definición del hábitat preferente de <i>Tillandsia</i> : arquitectura y microclima	30
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	31
5.1 Arquitectura del forofito como componente del hábitat para <i>Tillandsia recurvata</i>	31
5.2 Condiciones microclimáticas de las copas de los forofitos	32
5.3 Modelo de abundancia y distribución de <i>Tillandsia recurvata</i>	35
LITERATURA CITADA	38

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

El fenómeno del epifitismo ha llamado la atención de los ecólogos vegetales desde hace mucho tiempo (Schimper, 1888; Pittendrigh, 1948; Johansson, 1975; Sanford, 1968; Benzing, 1990). Desde el punto de vista de la evolución de las plantas, las epifitas representan un claro ejemplo de las posibilidades de adaptación de este enorme grupo biológico y de su capacidad de colonización de un hábitat completamente nuevo, representado precisamente por otras plantas. Como este hábitat se caracteriza en general por una baja disponibilidad de agua (Lüttge, 1989; Benzing, 1990; Andrade, 2003; Andrade *et al.*, 2004), el epifitismo tiene su máxima expresión en regiones donde la humedad relativa del aire es elevada. En consecuencia, la mayoría de los estudios sobre plantas epifitas se ha concentrado en comunidades presentes en regiones de climas húmedos (Rzedowski, 1978; Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990).

Debido a esta asociación común –y lógica– entre epifitismo y hábitats másicos, es notable que las comunidades vegetales propias de ambientes más secos también suelen tener un componente epifito, a pesar de que las condiciones ambientales en ellos son muy limitantes para estas plantas (Rzedowski, 1954, 1978, 2001; Andrade, 2003; García-Suárez *et al.*, 2003; Hernández, 2003; Bernal *et al.*, 2004). El estudio del epifitismo en sistemas semiáridos puede ser muy valioso, al permitir examinar características de este fenómeno en condiciones marginales para su existencia.

1.2. El estudio del epifitismo en distintos ambientes

La abundancia y la diversidad de epifitas dependen de manera fundamental del clima, sobre todo de la precipitación y la humedad atmosférica, en particular de su variación a largo del año (Gentry y Dodson, 1987; Lüttge, 1989; Benzig, 1990; Nieder *et al.*, 1997). El análisis de la distribución espacial y la abundancia de las epifitas y su relación con la heterogeneidad ambiental generada por los forofitos, permiten aproximarse a los factores que influyen sobre la presencia de este tipo de plantas en sitios específicos de la comunidad vegetal (Sanford, 1968; Johansson, 1975; Benzing, 1986, 1987, 1990; Freiberg, 1996; Rudolph *et al.*, 1998; Nieder *et al.*, 1997).

Una de las causas principales de la escasez de estudios sobre la distribución espacial de epifitas es la dificultad de acceso al dosel (Benzing, 1990; Freiberg, 1996; Nieder *et al.*, 1997, 2000). La mayor parte de los trabajos que analizan la distribución de las epifitas sobre los forofitos se han llevado a cabo en sitios con una alta riqueza de especies epifitas, como es el caso de los bosques húmedos tropicales y subtropicales. En contraste, aún son muy escasos los estudios en otras comunidades, como los encinares y los matorrales propios de zonas templadas, donde al parecer las condiciones climáticas no son tan limitantes para el establecimiento de estas comunidades (Rzedowski, 1978).

En el caso de los sistemas áridos, por su parte, las causas del establecimiento y mantenimiento de la sinusia epifítica han sido poco estudiadas (Andrade, 2003; García-Suárez *et al.*, 2003; Hernández, 2003; Bernal *et al.*, 2004). A pesar de que se ha enfatizado la importancia de los factores microclimáticos y su efecto sobre las comunidades de epifitas, pocos estudios describen con precisión la influencia de la variación microclimática que generan los forofitos y su relación con la distribución espacial y la abundancia de epifitas.

1.3 Efecto de los factores microclimáticos sobre la comunidad epifítica

Las condiciones ambientales, en particular los elementos del clima, están relacionadas de forma compleja y variable con la vegetación (Jones, 1992; Parker, 1995). Cada planta está expuesta a las condiciones microclimáticas particulares donde vive (Chelle, 2005). Por ejemplo, en las zonas áridas y semiáridas los elementos de mayor porte de la vegetación (arbustos y árboles) crean condiciones de sombra, modificando la temperatura, la radiación y la humedad a su alrededor (Kotzen, 2003). Estos cambios microambientales generan una heterogeneidad ambiental estrechamente relacionada con la forma de la copa, el número y la disposición de las hojas en la copa, y la altura de los individuos (Jarman y Kantvilas, 1995; Sillet, 1999; Campbell y Coxson, 2001; Sillet y Bailey, 2003; de Souza y do Espírito-Santo, 2002; Flores-Palacios y García-Franco, 2006).

Entre los principales factores ambientales determinantes de la distribución de las epifitas en los forofitos se encuentran la luz, la temperatura y la humedad (Sanford, 1968; Johannson, 1975; Valdivia, 1977; Catling y Lefkovitch, 1989; Benzing, 1990; Freiberg, 1996). Estos elementos climáticos presentan variaciones en distintas escalas de tiempo. Cuando se trata de periodos de tiempo corto, como la duración de un día, ocurren variaciones en función de la exposición a la radiación solar, mientras que si se consideran variaciones estacionales se hacen evidentes otro tipo de oscilaciones climáticas, como las diferencias entre la temporada de lluvias y la de secas, o los veranos cálidos y los inviernos fríos (Jones, 1992; Barradas, 1994;

Parker, 1995). A continuación se presenta una revisión breve del papel de los factores microclimáticos en el hábitat epifito.

Radiación fotosintéticamente activa. La luz es un recurso fundamental que determina el crecimiento de las epifitas, por lo que su abundancia y disponibilidad depende de la zona del forofito en la que se encuentren este tipo de plantas (Benzing, 1986, 1990; Lüttge, 1989; Parker, 1995). La radiación es importante para la vida vegetal debido a su efecto térmico, por ser fuente de energía para realizar la fotosíntesis, por inducir el desarrollo y crecimiento y por tratarse de un agente mutagénico (Jones, 1992). Por ello, es necesario considerar la influencia de la arquitectura del dosel en la estimación del patrón de radiación (Kotzen, 2003).

Temperatura del aire. La temperatura afecta de manera importante los procesos metabólicos de las plantas, pudiendo acelerarlos o retrasarlos (Jones, 1992). Dependiendo de la zona que ocupan las epifitas sobre el forofito, éstas estarán expuestas a diferentes condiciones de temperatura, lo que en algunos casos llega a ser determinante de la presencia y el desarrollo de tipos particulares de epifitas (Benzing, 1986, 1990; Lüttge, 1989; Parker, 1995; Hernández, 2003).

Humedad del aire. Uno de los factores de mayor importancia para la vida de las plantas es la disponibilidad y la distribución de la humedad (Jones, 1992; Ramos Vázquez, 1998). Debido a la baja disponibilidad de agua en los hábitats que ofrecen los forofitos, las plantas epifitas muestran adaptaciones especiales que les permiten sobrevivir a las condiciones de sequía que allí imperan. La mayor parte de las epifitas capturan agua a partir del aire; por lo tanto, es necesario contar con mediciones de la humedad atmosférica para describir las condiciones en las que se desarrollan (Benzing, 1986, 1990; Lüttge, 1989). El *déficit de presión de vapor (DPV)* es una variable que permite estimar el grado de humedad del aire y se define como la cantidad de vapor de agua que le falta al aire para saturarse (Barradas, 1994).

1.4 Papel de la arquitectura de los forofitos

Los forofitos representan el espacio potencialmente ocupable por las epifitas (Jarman y Kantvilas, 1995; Sillet, 1999; Campbell y Coxson, 2001; Flores-Palacios y García-Franco, 2006). Por lo tanto, la arquitectura de los forofitos es un atributo muy importante porque de él depende fundamentalmente la heterogeneidad microambiental que se genera en sus copas. Los estudio de la distribución de epifitas en el forofito han enfatizado la importancia de las características del

forofito, tales como la altura, el tipo de corteza y sobre todo características arquitectónicas como son el tipo y grado de ramificación, y la forma de la copa (Valdivia, 1977; Rudolph *et al.*, 1998). A partir del estudio de los modelos arquitectónicos se ha podido describir y comprender el desarrollo y la organización de las copas de los árboles, y se han planteado interrogantes interesantes relacionadas con la conformación y el desarrollo en las comunidades vegetales (Hallé y Oldeman, 1970; Ingrouille, 1992; Vester, 2002).

Las diferencias arquitectónicas de las especies pueden ser analizadas a partir de los distintos tipos de ejes de crecimiento (e.g. plagiótropos vs. ortótropos), la disposición del follaje (en capas del interior al exterior), la variación de tamaño en los mismos órganos (cambios en el grosor de las ramas), los ángulos de inclinación de las distintas ramas (desde una inserción vertical hasta la horizontalidad) (Hallé y Oldeman, 1970; Ingrouille, 1992; Velázquez, 2000; Vester, 2002). Algunas características arquitectónicas de los árboles que se han utilizado para caracterizar a los forofitos y que determinan la forma y dimensiones de sus copas son el número de ramas, su longitud y grosor, los ángulos de bifurcación, los patrones de ramificación y la manera en que se arregla el follaje (Sanford, 1968; Johannson, 1975; Valdivia, 1977; Madison, 1979; Benzing, 1990; Freiberg, 1996; Nieder *et al.*, 1997; García-Suárez *et al.*, 2003).

Uno de los factores que más influyen sobre la dinámica temporal de la comunidad de epifitas es la edad del forofito. En general, se ha observado que los forofitos de mayor edad soportan una mayor cantidad de biomasa epifita y varias poblaciones de diferentes especies (Madison, 1979; Merwin *et al.*, 2003). Además, el tiempo de exposición para la colonización no sólo refleja un incremento de la biomasa de las epifitas, sino también en la biomasa foliar de los forofitos; este incremento se ha interpretado como un indicio de que las epifitas juegan un papel clave en la dinámica del ecosistema (Benzing, 1990; Merwin *et al.*, 2003; Zotz y Vollrath, 2003).

Con respecto al tamaño de los forofitos, se ha intentado predecir mediante el uso de modelos matemáticos el número de especies y la biomasa de epifitas a partir de algunas variables morfológicas, como la altura o el grosor de las ramas, o de las relaciones alométricas entre ellas. Sin embargo, el hecho de que los árboles más grandes sostengan una comunidad más rica de epifitas tal vez se deba simplemente a que su área de corteza expuesta para la colonización es mayor (Catling y Lefkivith, 1989; Rudolph *et al.*, 1998; Nieder *et al.*, 2000; Sillet y Bailey, 2003). Por ejemplo, las ramas de mayor diámetro presentan a las epifitas de mayor tamaño, aunque en ellas también disminuye el número de individuos (Freiberg, 1996; Rudolph *et al.*, 1998).

1.5 Planteamiento del problema y preguntas de investigación

Hasta ahora se desconoce la manera en que se distribuyen las plantas epifitas en sus forofitos en las comunidades vegetales del Pedregal de San Ángel, las cuales tienen un carácter xerofítico por su desarrollo en un sustrato rocoso con poco desarrollo de suelo. Tampoco se ha estudiado cómo esta distribución es afectada por la variación microclimática dentro de las copas de los forofitos, *Pittocaulon praecox* y *Dodonaea viscosa*, y a su vez cómo las características de los forofitos como su arquitectura determinan el grado de variación microambiental en el volumen ocupable por las epifitas. La selección de estas especies de forofitos se basó en los siguientes criterios: (1) durante recorridos prospectivos realizados en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) se observó que sobre esas dos especies de forofitos crecía la epifita *Tillandsia recurvata* y que eran suficientemente abundantes los individuos solitarios de ambas especies para la realización del estudio; (2) había grandes contrastes en sus características, sobre todo en su arquitectura, talla y fenología foliar, pero también en otros aspectos menos obvios como el tipo de corteza. Estas razones condujeron a pensar que estas dos especies constituyen un sistema de estudio adecuado para analizar la heterogeneidad microclimática en sus individuos en función de la forma y estructura que éstos presentan.

En este estudio se abordaron las siguientes preguntas. ¿Qué relación existe entre la distribución espacial y la abundancia de *Tillandsia recurvata* con la complejidad arquitectónica y la heterogeneidad microclimática de estos forofitos? ¿Qué tan variable es la distribución espacial de *T. recurvata* en forofitos que difieren en arquitectura y tamaño? ¿De qué magnitud es la influencia de las variables microclimáticas sobre la distribución y la abundancia de *T. recurvata*?

1.6 Hipótesis

La hipótesis general de este estudio es que en las copas de dos forofitos de las epifitas presentes en el Pedregal de San Ángel existe una gran heterogeneidad microclimática, y que esta variación tiene un efecto sobre la distribución y la abundancia de la epifita *Tillandsia recurvata*. Por otra parte, considerando las grandes diferencias morfológicas observadas entre las especies de forofitos, las cuales se deben fundamentalmente (pero no únicamente) a su modelo arquitectónico de crecimiento, se espera que la distribución de esta epifita en los forofitos muestre un mayor grado de heterogeneidad en la especie que tenga una arquitectura más compleja, es decir, que presente un mayor número de tipos de ejes, mayor variación en los

diámetros y longitudes de las ramas, etc., ya que esto debería traducirse en una mayor variabilidad de condiciones microclimáticas en el espacio ocupable por esta epífita.

1.2 Objetivos

El objetivo general del estudio es analizar la relación entre la distribución espacial y la abundancia de las epifitas en sus forofitos y la heterogeneidad arquitectónica y la microclimática existente en ellos, en un ambiente semiárido y por lo tanto limitante para el desarrollo del epifitismo.

Para alcanzar este objetivo general, se hizo el siguiente desglose de objetivos particulares:

(1) Examinar si las características arquitectónicas de dos forofitos (*Dodonaea viscosa* y *Pittocaulon praecox*), en particular el grosor de ramas y las dimensiones de la copa, constituyen componentes importantes de la variabilidad del hábitat de *Tillandsia recurvata*, afectando su distribución espacial y su abundancia en dichos forofitos.

(2) Evaluar el grado de heterogeneidad microclimática, en términos de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), la temperatura del aire (T_a), la humedad relativa (HR) y el déficit de presión de vapor (DPV), en el espacio ocupable por las epifitas en los dos forofitos seleccionados (*Dodonaea viscosa* y *Pittocaulon praecox*), los cuales contrastan fuertemente en características tales como sus tallas (altura y dimensiones de la copa), arquitectura, tipo de corteza y fenología foliar, entre otras.

(3) Determinar qué tan heterogénea es la distribución espacial de *Tillandsia recurvata* en estos dos forofitos y relacionar esta distribución espacial con la heterogeneidad microambiental presente en ellos.

CAPÍTULO 2. ÁREA Y ESPECIES DE ESTUDIO

2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), localizado en la Delegación Tlalpan, en el sur del Distrito Federal, México. El PECM, ubicado en el SO de la cuenca hidrográfica denominada Valle de México, ocupa la porción de altitud intermedia de un derrame de lava conocido como Pedregal de San Ángel producido por una serie de erupciones del volcán Xitle hace unos 2,400 años (Rzedowski, 1954; González-Hidalgo *et al.*, 2001). En la actualidad el derrame de lava está cubierto casi en su totalidad por la mancha urbana de la ciudad de México, de modo que este parque ecológico, junto con la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y otras áreas sin régimen de protección son los últimos remanentes importantes de este peculiar sistema ecológico. El manto original, equivalente a una superficie aproximada de 80 km² (Rzedowski, 1954), ocupaba porciones de las delegaciones Álvaro Obregón, Coyoacán, Tlalpan y Magdalena Contreras (Castillo-Argüedo *et al.*, 2004), y abarcaba un gradiente altitudinal de casi 1,000 m (2,240 m s.n.m. en el borde del antiguo lago de Texcoco hasta 3,200 m s.n.m. en la cima del Xitle).

El PECM –también conocido como Reserva Ecológica Lomas del Seminario– tiene las siguientes coordenadas extremas: 19°10'00"– 19°14'30" N y 99°16'40"– 99°13'00" O); ocupa el intervalo altitudinal de 2,360 a 2,860 m y tiene una superficie aproximada de 727 ha (González-Hidalgo *et al.*, 2001) (Figura 2.1). Para controlar al máximo la variación mesoclimática asociada al gradiente altitudinal, el estudio se concentró en la porción del parque comprendida entre las cotas altitudinales de 2,500 y 2,700 m, cuya vegetación corresponde a un matorral xerófilo. En esta comunidad predominan *Buddleja cordata* (tepozán), *Buddleja parviflora* (tepozancillo), *Dodonaea viscosa* (chapulixtle) y *Pittocaulon praecox* (palo loco).

Por su ubicación geográfica en una región tropical de gran elevación, el clima del PECM es de tipo templado húmedo, isotermal, y fuertemente estacional, representado por la fórmula climática Cb'(w₂)(w)ig. Las temperaturas medias del mes más caliente y del más frío son 13.9 y 9.1 °C, respectivamente, lo que representa una oscilación térmica promedio de 4.7 °C. La estacionalidad climática está dada por una diferencia notable entre la época seca (de octubre a mayo) y la de lluvias (de mayo a octubre). La precipitación promedio mensual oscila entre 8.9

mm y 229.5 mm, con un porcentaje de lluvia invernal de apenas 3.9 % (García, 1988; González-Hidalgo *et al.*, 2001).

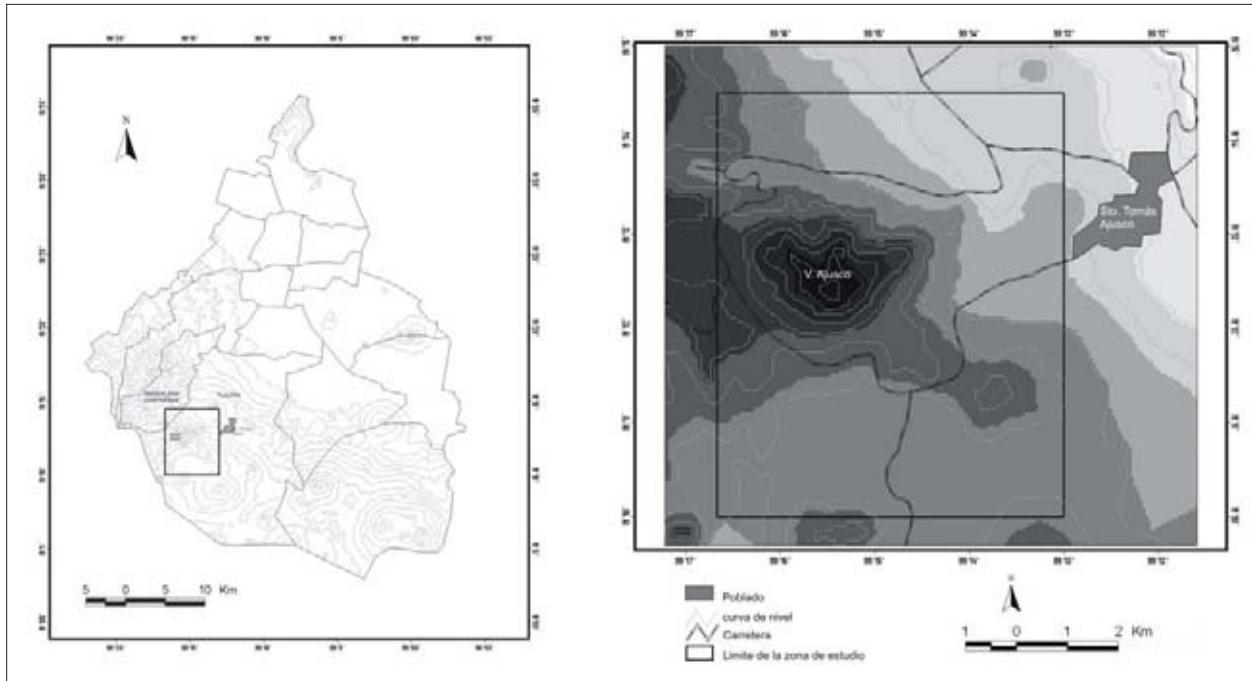


Figura 2.1 Mapa de ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Se representan las coordenadas extremas. Los tonos oscuros representan las altitudes mayores.

En congruencia con estos datos climáticos, en la región sur del Valle de México se presentan diferentes tipos de bosques de carácter méxico (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001). Sin embargo, el desarrollo incipiente del suelo en la región del Pedregal de San Ángel hace que la mayor parte del agua no sea retenida, lo que provoca condiciones marcadas de sequía edáfica (Rzedowski, 1954; Cano-Santana y Meave, 1996; Carrillo-Trueba, 1995). Esta situación se refleja en la vegetación; la parte más baja y cálida del Pedregal está dominada por una comunidad que Rzedowski (1954) llamó *Senecionetum praecocis* o matorral de *Pittocaulon* (= *Senecio*) *praecox*, y éste es reemplazado gradualmente hacia las partes más altas por diferentes tipos de bosque, entre los que destaca el bosque dominado por el encino *Quercus rugosa*, ampliamente distribuido arriba de 2,400 m s.n.m. y en sitios con suelos relativamente más profundos. El PECEM corresponde precisamente a la zona transicional entre los matorrales de la parte baja y los bosques más altos (González-Hidalgo *et al.*, 2001).

2.2 Especies de estudio: los forofitos

Para la evaluación de la distribución y la abundancia de *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) se eligieron dos especies de forofitos: *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. (Sapindaceae) y *Pittocaulon* (= *Senecio*) *praecox* (Cav.) Rob. et Brettell (Asteraceae).

Dodonaea viscosa es conocida localmente como “chapulixctli” u “ocotillo” (Sánchez-Sánchez, 1979), es un arbusto o árbol pequeño que alcanza alturas de 8 m en el PECM. En estas plantas por lo general se reconoce un eje principal aunque también hay individuos que ramifican desde la base. Una de las características más llamativas de la especie es que sus hojas, de color verde claro, son pegajosas o viscosas al tacto por la presencia de glándulas que secretan sustancias resinosas en el haz. Además, es una de las pocas especies que mantiene sus hojas durante todo el año en el Pedregal de San Ángel. La floración ocurre en de septiembre a octubre. Fuera de esta región, generalmente crece en comunidades secundarias o con cierto nivel de disturbio humano; en el PECM es uno de los elementos arbóreos más abundantes (Figura 2.2a).

Los individuos de *D. viscosa* son monocaulscentes, aunque no es raro que se presente la policaulescencia. El eje de crecimiento tanto de tallos y ramas es principalmente ortótropo (vertical); sin embargo, las ramas principales en un principio tienen un crecimiento plagiótropo (horizontal) y posteriormente se orientan verticalmente. La orientación de las hojas es también vertical. La forma de la copa desde una vista de perfil es elipsoidal.

Pittocaulon praecox es conocido comúnmente como “palo loco”. Este arbusto llega a medir hasta 5 m de alto en el PECM. Sus tallos son engrosados, de consistencia suculenta, y están adaptados para el almacenamiento de agua; sin embargo, por la misma razón son muy flexibles y frágiles, debido al escaso desarrollo de tejido de sostén; su corteza es muy delgada, de color gris claro, algo brillante (García-Pérez, 2001). Las hojas tienen una característica forma palmatífida y se concentran en las puntas de los ejes de crecimiento, dejando descubiertas grandes áreas de la planta. En el PECM esta especie presenta una marcada estacionalidad en su fenología foliar y reproductiva; el follaje cae cuando inicia la época seca y vuelve a producirse hasta el mes de mayo del siguiente año, una vez que hubo pasado la floración en los meses cálidos y secos del año (Meave *et al.*, 1994). Su sistema radicular poco extenso le permite crecer en sitios de suelo muy escaso (García-Pérez, 2001), e incluso en ocasiones como epífita facultativa (Rzedowski, 1954) (Figura 2.2b).



Figura 2.2 Aspecto de la arquitectura de los individuos de dos especies de forofitos de *Tillandsia recurvata* en el PECM. *Dodonaea viscosa* (arriba) y *Pittocaulon praecox* (abajo).

Pérez Ishiwara y Franco Baqueiro (2000) describieron la arquitectura de esta especie. Los individuos adultos florecen y fructifican todos los años una vez que alcanzan su madurez sexual, lo cual ocurre cuando tienen entre 10 y 15 años de edad. El crecimiento discreto anual del tallo permite estimar la edad, ya que se produce una cicatriz anular debido a los pulsos de crecimiento de las hojas producidas en un año.

El patrón de ramificación en esta especie está determinado por la aparición de una inflorescencia terminal del tallo, de modo que para reiniciar el crecimiento en la siguiente temporada se activan uno o más meristemos laterales. También se producen nuevos tallos a

partir de la raíz, uno o varios años después de alcanzar la madurez sexual, los cuales tienen su primera floración a una edad temprana (entre 3 y 6 años). Todos estos eventos resultan en una forma típica de “candelabro”, la cual corresponde con el modelo arquitectural de Leewenberg (Hallé *et al.*, 1978), de acuerdo con Pérez Ishiwara y Franco Baqueiro (2000).

2.3 Especies de estudio: la epífita

Tillandsia recurvata es una especie perteneciente a la familia Bromeliaceae conocida localmente como “heno pequeño”. Está ampliamente distribuida en el Valle de México, sobre todo en las partes bajas y más secas. Tiene una distribución muy amplia en el continente americano, desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina y Chile (Fernández *et al.*, 1989; Victoria-Hernández, 2001). En el Pedregal de San Ángel se distribuye entre 2,250 y 2,900 msnm. Su hábito de crecimiento generalmente es epifítico, aunque en ocasiones crece como rupícola, sobre todo en matorrales xerófilos y bosques de encino; no es raro encontrarla sobre una serie muy diversa de sustratos desde el arbolado hasta el cableado de las ciudades, esto último en regiones muy húmedas (Benzing, 1990; Victoria-Hernández, 2001) (Figura 2.3).



Figura 2.3 Individuos de *Tillandsia recurvata* creciendo sobre los forofitos seleccionadas en el PECM. *Dodonaea viscosa* (izquierda) y *Pittocaulon praecox* (derecha).

Esta planta acaule o cortamente caulescente no llega a superar una altura de 15 cm. Entre sus atributos más peculiares está su crecimiento vegetativo abundante, el cual genera parches o agregados en forma de masas esféricas; su raíz está poco desarrollada y las hojas están cubiertas por una alta densidad de tricomas que le confieren un color plateado. Estas estructuras están asociadas con la captación de agua y reflejo de la radiación (Benzing, 1990).

En el PECM, esta especie es la epífita más común y casi siempre se encuentra sobre las plantas leñosas de la zona, principalmente sobre las dos especies de forofitos seleccionadas,

aunque no exclusivamente. Por lo general crece en forma de agregados que en algunos casos llegan a cubrir una proporción importante de la superficie de estos forofitos. Al parecer, esta especie no tiene restricciones respecto a su colonización o establecimiento; sin embargo, es poco frecuente encontrarla sobre especies cuya corteza puede tener propiedades alelopáticas, como es el caso de *Buddleja cordata*, o bien sobre árboles de especies introducidas, como es el caso de *Eucalyptus* spp., las cuales son elementos abundantes en el Parque.

CAPÍTULO 3. MÉTODOS

3.1 Obtención de datos de campo

3.1.1 Sistema de referencia espacial

Se diseñó un sistema de referencia espacial común para la toma de datos arquitectónicos y microclimáticos de las copas de los forofitos (*Dodonaea viscosa* y *Pittocaulon praecox*, denominados de aquí en adelante sólo por su epíteto genérico), así como para evaluar la distribución y la abundancia de la epifita (*Tillandsia recurvata*, referida a partir de aquí por su epíteto genérico). Este sistema se generó, por un lado, a partir de dividir el espacio vertical de la copa del forofito en segmentos equivalentes a la décima parte de la altura total del forofito, y por el otro, el espacio horizontal consideró la orientación de las distintas caras de la copa, generándose dos planos a un tercio de centro de ésta (norte-centro-sur y oeste-centro-este). Con este esquema quedaron definidas 50 posiciones conformadas por la combinación de los segmentos de altura relativa y la orientación (Figura 3.1).

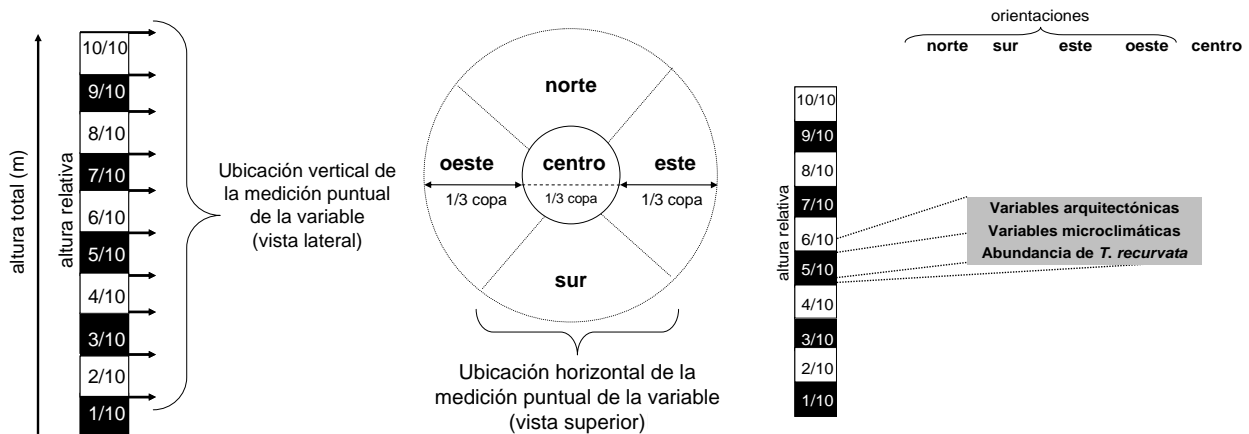


Figura 3.1 Esquema del sistema de referencia espacial empleado en la toma de datos arquitectónicos microclimáticos y de abundancia de *Tillandsia recurvata*. Este sistema se basa en la posición combinación de la orientación (incluida la región centro) y la altura relativa.

3.1.2 Heterogeneidad arquitectónica de los forofitos

Para la caracterización de la heterogeneidad arquitectónica se eligieron 30 individuos de cada especie de forofito que estuvieran aislados y que tuvieran sobre ellos agregados (colonias) o individuos de *Tillandsia*. A cada individuo se midió la altura total (m), el diámetro mayor de la

copa (m), el diámetro menor de la copa (m) y el diámetro basal del tallo principal a la altura del suelo (cm).

Para el estudio de la arquitectura de los forofitos se propuso trabajar a partir de la medición de variables que sintetizaran de forma sencilla el hábitat de la epífita. Para ello, en cada una de las posiciones se midieron dos distancias (cm), una entre el centro de la planta y la rama más cercana ($d1$), y otra entre dicho centro y la rama más lejana ($d2$). Para ambas ramas se midieron (cm) sus respectivos perímetros ($p1$ y $p2$; Figura 3.2).

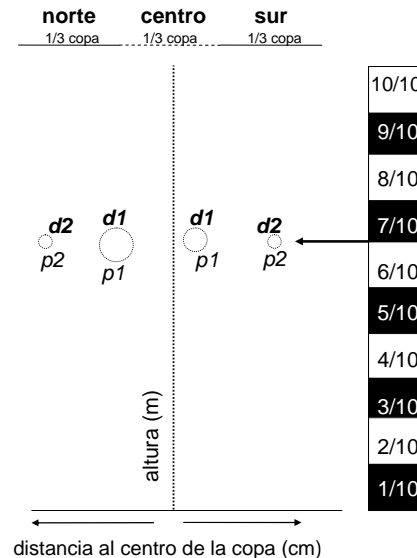


Figura 3.2 Esquema del método de muestreo empleado en la caracterización de la heterogeneidad arquitectónica de los forofitos. Se representa el plano norte - centro - sur. $p2$ = rama más lejana al centro de la copa, $p1$ = rama más cerca al centro de la copa, $d2$ = distancia más lejana al centro de la copa, $d1$ = distancia más cercana al centro de la copa. Los círculos punteados representan a los perímetros de las ramas. El tamaño de los círculos equivale a la dimensión de la rama. La posición de los círculos en el plano horizontal representa la distancia del centro de la copa hacia una orientación. La ubicación vertical de los círculos corresponde al segmento sexto de altura relativa del forofito.

3.1.3 Heterogeneidad microclimática en los forofitos

La caracterización de la heterogeneidad microclimática presente en los forofitos se hizo en cuatro individuos de cada especie de forofito (todos ellos parte del conjunto en el que se hizo la caracterización arquitectónica). Tomando como base el sistema de referencia espacial arriba descrito se colocaron los sensores a lo largo del plano vertical, en cada segmento de un décimo de la altura total. Esto permitió obtener perfiles verticales para cada una de las cuatro orientaciones y para el centro de la copa. En el plano horizontal de cada segmento vertical, los sensores fueron colocados a una distancia del centro equivalente a un tercio del diámetro mayor de la copa (Figura 3.3). El registro de los datos microclimáticos se midió en cada una de

las 50 posiciones obtenidas por la combinación de los segmentos de la altura relativa, las orientaciones y el centro de la copa.

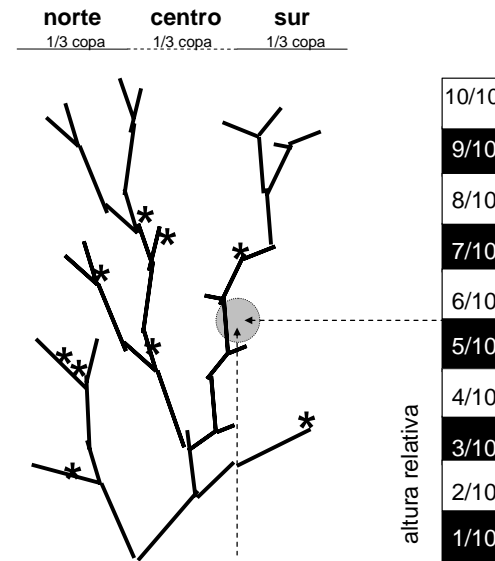


Figura 3.3 Esquema del método de muestreo empleado para la caracterización de la heterogeneidad microclimática generada por las copas de los forofitos. Se representa el plano norte - centro - sur. El círculo gris corresponde a la ubicación puntual de los sensores en la posición: orientación sur – quinto segmento. Los asteriscos representan individuos de *Tillandsia recurvata*.

Los datos microclimáticos se recabaron a través de un sistema de registro de datos (“*datalogger*”, modelo 21X Campbell Scientific Inc., Utah, EUA). La radiación fotosintéticamente activa (*RFA*) se registró en unidades de $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con radiómetro cuántico (LI-COR, Ltd, Lincoln, Nebraska, EUA); la temperatura del aire (*Ta*) se midió en $^{\circ}\text{C}$ y la humedad relativa (*HR*) está expresada en porcentaje (%). Estas variables se cuantificaron con un sensor de temperatura y humedad relativa modelo HMP35C-L (Campbell Scientific Inc., Utah, EUA). Asimismo, se calculó el déficit de presión de vapor (*DPV*) en kpa, a partir de los valores de la temperatura del aire y la humedad relativa.

Con la intención de apreciar la variación a lo largo del día, el registro de datos microclimáticos se realizó en tres horarios: mañana (entre 9:30 y 11:00 h), medio día (entre 12:00 y 13:30 h), y tarde (entre 15:30 y 17:00 h). Esta actividad se llevó a cabo durante la temporada de lluvias (28 de septiembre - 10 de noviembre de 2005) y durante la temporada fría seca (30 de diciembre de 2005 - 6 de enero 2006). Los datos microclimáticos para cada individuo seleccionado se tomaron durante dos días por temporada.

3.1.4 Distribución y abundancia de *Tillandsia* en los forofitos

La distribución de *Tillandsia* es el resultado de la ubicación de sus individuos o agregados en función de su posición en los forofitos. La posición de un individuo o agregado está determinada por la combinación de la orientación y la altura relativa (Figura 3.4).

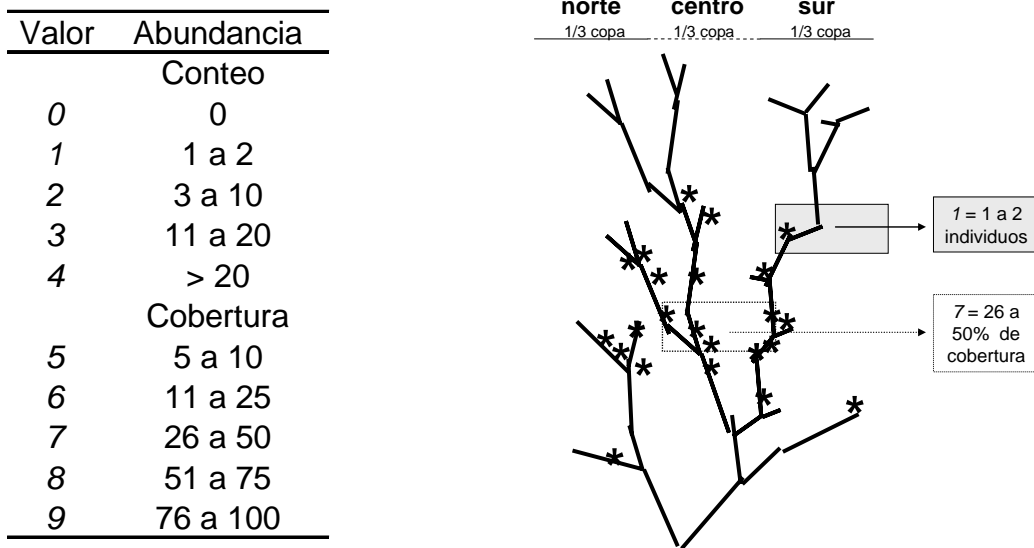


Figura 3.4 Escala de Westhoff y van der Maarel (1973) empleada para cuantificar la abundancia de *Tillandsia recurvata*. Esquema del método de muestreo empleado. Se representa el plano norte - centro - sur. El rectángulo gris corresponde a la posición: sur – séptimo segmento. El rectángulo en líneas punteadas corresponde a la posición: centro – quinto segmento. Los asteriscos representan individuos de *T. recurvata*.

La abundancia en este estudio fue definida como una medida combinada del número de individuos o agregados y de la proporción del forofito cubierta en cada una de sus partes. Esta variable fue evaluada a partir de una modificación de la escala propuesta por Westhoff y van der Maarel (1973), la cual permite considerar de forma integral las dos estrategias de crecimiento de esta epífita: los individuos aislados que resultan de la dispersión de semillas, así como los agregados derivados de la reproducción vegetativa o la germinación cerca de la planta madre. La escala utilizada tiene dos componentes: los números del 1 al 4 se usan para evaluar individuos aislados con cobertura pequeña (< 5 %), y los números del 5 al 9 se usan para estimar la cobertura de los agregados más grandes de la epífita con respecto a esa sección del árbol (Figura 3.4).

3.2 Análisis de datos

3.2.1 Arquitectura

Para obtener una síntesis arquitectónica de los forofitos y de sus copas se obtuvieron los intervalos de la altura total, la cobertura y el diámetro basal del tallo principal de los individuos de las dos especies de forofitos. Los valores de esas tres variables se compararon a través de la prueba de U de Mann-Whitney. A partir de los valores promedio y el coeficiente de variación se hizo un resumen de las variables arquitectónicas: perímetro de la rama más cercana ($p1$), distancia de la rama más cercana ($d1$), perímetro de la rama más lejana ($p2$) distancia de la rama más lejana ($d2$). La distribución vertical de las variables arquitectónicas se describió por medio de gráficas de barras de los valores promedio, las cuales permitieron representar perfiles verticales de las variables arquitectónicas en función de la altura relativa.

Para evaluar el efecto de la especie de forofito y de la posición sobre las variables arquitectónicas se aplicó un análisis de devianza por medio de modelos lineales generalizados (Crawley, 1993; Illoldi *et al.*, 2002). Los niveles de los factores considerados fueron para la especie de forofito (dos niveles), la orientación (cinco niveles) y la altura relativa (10 niveles). Para realizar este análisis se utilizó el módulo *Rcmdr Generalized Linear Model Dialog* (Fox, 2008) del Programa R versión 2.6.2 (The R Foundation for Statistical Computing, 2008) [<http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Misc/Rcmdr>], así como el módulo *Generalized Linear/Nonlinear Models* del Programa Statistica version 6.0 (StatSoft, 2001).

Para obtener una medida de la complejidad arquitectónica de cada forofito se propusieron y calcularon índices de adelgazamiento, los cuales tienen la intención de comparar de manera integral y sucinta las relaciones de tamaño entre las ramas de una planta. Los cálculos de este índice se basaron en el tamaño de los perímetros de las ramas más cercana ($p1$) y lejana ($p2$) en las distintas posiciones (Figura 3.2). Para cada individuo se calcularon tres índices de adelgazamiento, de la siguiente manera. (1) El *índice de adelgazamiento por posición* se calculó a partir de una secuencia de ramas ordenadas en función de la altura relativa en una orientación determinada; se obtuvo a partir del cociente del perímetro de la altura relativa n entre el perímetro de la altura relativa $n+1$. Este índice es una medición de la variabilidad de la copa en función de la posición que guarda el perímetro de una rama, es decir, estima el grado de la heterogeneidad al interior de la copa. (2) El *índice de adelgazamiento extremo* se calculó a partir del conjunto total de los perímetros que presenta un forofito, por medio del cociente del perímetro mínimo entre el perímetro máximo. Este índice cuantifica la magnitud de la variación que podría existir entre la rama más longeva, que estaría representada por la rama con el perímetro máximo, y la rama más joven, equivalente a la rama con el

perímetro mínimo. (3) El *índice de adelgazamiento global* se calculó a partir del conjunto total de los perímetros de un forofito ordenados en una secuencia de menor a mayor; fue el resultado de dividir el perímetro n de la secuencia entre el perímetro $n+1$. Esta medida cuantifica el cambio gradual en secuencia ordenada del conjunto perímetros de una planta.

3.2.2 Microclima

Para cada especie de forofito se obtuvo una síntesis microclimática de su copa. Para ello se estimaron los valores promedio y el coeficiente de variación en el tiempo (temporada y horario) de las variables microclimáticas: (1) radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), (2) temperatura del aire (*Ta*), (3) humedad relativa del aire (*HR*) y (4) déficit de presión de vapor (*DPV*). Para cada una de las variables microclimáticas se analizó los efectos de la temporada y del horario a través de las pruebas de *U* de Mann-Whitney de Kruskal-Wallis, respectivamente.

El efecto sobre las variables microclimáticas de las tres variables predictoras (especie de forofito, posición en el forofito) se analizó por medio de un modelo lineal generalizado para cada temporada (lluvias y secas frías). La distribución vertical de las variables microclimáticas se analizó por medio de los perfiles verticales que corresponden a los valores promedio anualizados que comprende la totalidad de los valores registrados durante las dos temporadas.

3.2.3 Abundancia y distribución de *Tillandsia* y su relación con la arquitectura y el microambiente de la copa de los forofitos

Para evaluar la abundancia de *Tillandsia* en la copa de los forofitos, en primer lugar se hizo un resumen de los valores de la escala de abundancia considerando la frecuencia, la suma y el coeficiente de variación en función de la altura relativa y las orientaciones. El efecto de la especie de forofito y de la posición en sus copas sobre la abundancia de *Tillandsia* se analizó por medio de un modelo lineal generalizado.

Para analizar la distribución vertical de la abundancia de *Tillandsia* se diseñaron índices de su abundancia y se representaron en perfiles verticales por especie de forofito en función de la altura relativa. Para ello, en primer lugar se obtuvieron los valores totales de abundancia por segmento de altura relativa. A partir de este índice, para cada especie de forofito se definió una "zona de abundancia de la epífita" como aquella región en el perfil vertical comprendida por segmentos verticales adyacentes que acumularan $\geq 50\%$ de la suma de los valores de abundancia. A continuación, se estimó el *número de posiciones con individuos agregados* a partir de la frecuencia de valores de cobertura de la escala de abundancia que presenta un segmento de altura relativa. El *número de posiciones con individuos solitarios* que presenta un

nivel de la altura relativa corresponde a la frecuencia de valores de conteo de la escala de abundancia. Estas *estrategias de crecimiento* se contrastaron entre las dos especies de forofitos por medio de la prueba de χ^2 .

La distribución vertical de la abundancia también se estimó a partir de graficar los valores de dos índices de abundancia calculados para cada segmento de la altura relativa. (1) El *índice de densidad de la abundancia* es el cociente de la suma de la abundancia entre la distancia de la rama lejana promedio en un nivel de altura relativa. (2) El *índice de la abundancia ponderada* corresponde al cociente de la suma de la abundancia y el número de posiciones con presencia de *Tillandsia* en un segmento particular de la altura relativa.

El grado de agregación de individuos de *Tillandsia* en una especie de forofito se cuantificó a partir del conjunto total de los valores de la escala de abundancia a través del *índice de dispersión* ($ID = \text{varianza}/\text{media}$). La interpretación de este índice es la siguiente: (1) $ID < 1$ corresponde a un patrón uniforme; (2) $ID = 1$ corresponde a un patrón al azar; y (3) $ID > 1$ representan un patrón agregado. La prueba de significancia para este índice (ID) es:

$$d = \sqrt{[2 ID (N-1)]} - \sqrt{[2 (N-1) - 1]}$$

donde ID = índice de dispersión, y N = número de posiciones con presencia de *Tillandsia*. Las reglas de decisión son: (1) si $|d| < 1.96$, el patrón es aleatorio, (2) si $d < -1.96$ se tiene un patrón regular, y (3) si $d > 1.96$ el patrón es agregado (Cabrera *et al.* 2003).

Los determinantes de la distribución y la abundancia de *Tillandsia* se definieron a partir de un modelo lineal generalizado basado en los valores promedio de las variables arquitectónicas y microclimáticas, considerando como factores a la especie de forofito y la posición (orientación y altura).

CAPÍTULO 4. RESULTADOS

4.1 Caracterización arquitectural de los forofitos y su variación

La altura media (\pm e.e.) de los individuos de *Pittocaulon* fue 2.55 ± 0.47 m (intervalo: 1.20-3.60 m). Los individuos de *Dodonaea* fueron en promedio significativamente más altos (media \pm e.e. = 3.75 ± 0.66 m; intervalo: 1.50 a 6.00 m) (U de Mann-Whitney = 189, $P < 0.001$). En el caso de las coberturas, la diferencia fue mucho mayor, ya que en *Pittocaulon* la media fue de 2.92 ± 0.53 m² (intervalo: 0.41 a 12.57 m²), mientras que para *Dodonaea* fue de 8.22 ± 1.50 m² (intervalo: 0.25 a 27.34 m²) (U de Mann-Whitney = 241, $P < 0.005$). En contraste, aunque el diámetro basal promedio del tallo principal *Dodonaea* (7.17 ± 1.31 cm; intervalo: 1.91-13.37 cm) fue mayor que el de *Pittocaulon* (6.63 ± 1.21 cm; intervalo: 2.39-10.82 cm), la diferencia no fue significativa (U de Mann-Whitney = 408, n.s.).

Los valores promedio de los perímetros de las ramas $p1$ y $p2$ fueron mayores en *Pittocaulon* que en *Dodonaea*, pero el mayor coeficiente de variación para esta última especie muestra que en ella las ramas son más variables en tamaño. En cuanto a las amplitudes de las copas, medidas a través de las distancias del centro de la planta a la rama cercana ($d1$) y la rama lejana ($d2$), fueron en promedio mayores y más variables en *Dodonaea* (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1 Síntesis y comparación de la variabilidad arquitectónica de dos forofitos de *Tillandsia recurvata* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. C.V. = coeficiente de variación. $p1$ = perímetro de la rama más cercana al centro de la copa, $d1$ = distancia de la rama más cercana al centro de la copa, $p2$ = perímetro de la rama más lejana al centro de la copa, $d2$ = distancia de la rama más lejana al centro de la copa. * = el perímetro de la rama más cercana al centro incluye los valores de las ramas o tallos centrales.

Variable	<i>Pittocaulon praecox</i>			<i>Dodonaea viscosa</i>		
	No. de posiciones	Promedio (cm)	C.V. (%)	No. de posiciones	Promedio (cm)	C.V. (%)
$p1^*$	1032	9.64	60	972	5.05	148
$d1$	919	26.52	74	813	43.23	87
$p2$	672	7.89	56	653	1.83	210
$d2$	672	63.55	64	653	109.56	62

Para *Pittocaulon*, los perímetros de las ramas cercanas ($p1$) y lejanas ($p2$) fueron más pequeños en la parte superior de la copa y de mayor tamaño en los segmentos de altura más cercanos a la base. En el caso de la amplitud de la copa, el perfil muestra que las distancias mayores a la rama cercana ($d1$) se concentran en la parte más alta de la planta, mientras que la mayoría de las distancias mayores a la rama lejana ($d2$) correspondieron a la mitad superior de la copa. Este patrón arquitectónico es diferente del de *Dodonaea*, ya que si bien en ésta los perímetros de las ramas más cercanas ($p1$) y más lejanas ($p2$) también tuvieron sus mayores dimensiones cerca de la base de la copa, las distancias mayores a las ramas lejanas ($d2$) se concentraron en su parte central. Esto significa que las formas de las copas de *Pittocaulon* tienden a ser como un cono invertido, mientras que las de *Dodonaea* se asemejan más a una esfera (Figura 4.1).

Las variables arquitectónicas estuvieron afectadas significativamente por el factor especie (en mayor medida), seguido por la altura relativa y la orientación. Ninguna de las interacciones resultó tener efecto significativo en el caso del perímetro de la rama más cercana al centro de la copa ($p2$). Por otro lado, la interacción especie \times altura fue significativa para el perímetro de la rama más cercana ($p1$), distancia de la rama más cercana ($d1$) y de la rama más lejana ($d2$); es decir, la variación de un segmento de altura relativa a otro depende de la especie de forofito. La interacción especie \times orientación fue significativa únicamente para $p1$ y $d2$, lo cual implica que la variación entre las orientaciones dependen de la especie, mientras que la interacción orientación \times altura relativa únicamente fue significativa para $p1$, es decir, que la variación entre los segmentos de altura relativa depende de la orientación (Cuadro 4.2).

La especie con mayor complejidad arquitectónica en función de las diferencias de tamaño de sus ramas, medidas a través de los índices de adelgazamiento calculados para los dos forofitos, fue *Dodonaea*. Esta mayor complejidad es muy evidente tanto para el *índice por posición* (que compara ramas relativamente cercanas en la copa) como para el *índice extremo* (que compara las ramas medidas más diferentes en la copa), aunque los valores del *índice global* fueron similares (Cuadro 4.3). La comparación de estos tres índices calculados para las ramas cercanas y lejanas muestra que hay una mayor heterogeneidad en la zona interna de las copas de *Dodonaea*, lo cual se aprecia en los valores obtenidos para el índice por posición (4.65 vs. 2.28 para $p1$ y $p2$, respectivamente) y el índice extremo (0.026 vs. 0.202 para $p1$ y $p2$, respectivamente).

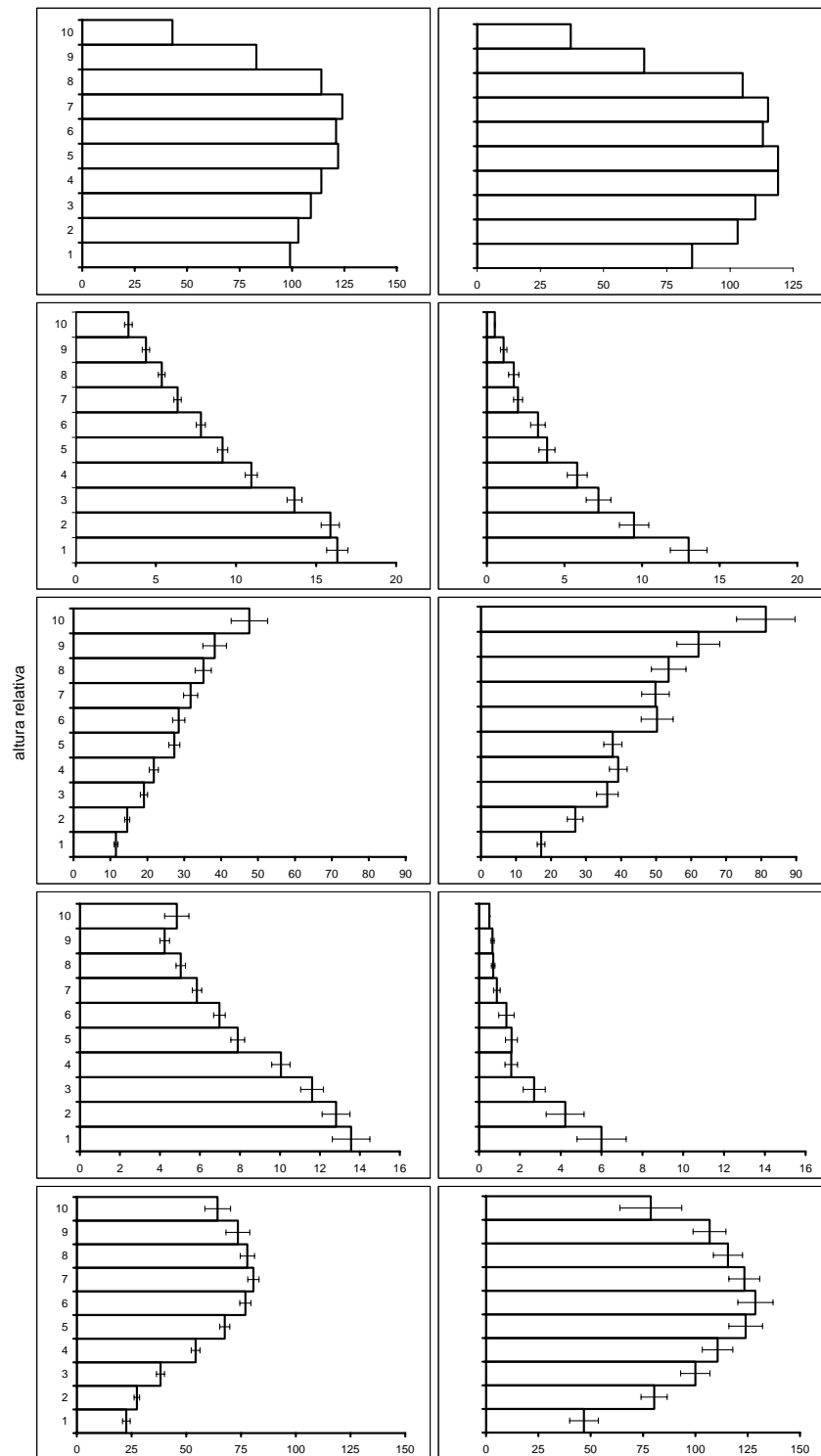


Figura 4.1 Distribución vertical de las variables arquitectónicas en los forofitos *Pittocaulon praecox* (izquierda) y *Dodonaea viscosa* (derecha). El número de ramas medidas corresponde a posiciones con ramas. Se grafican los valores promedio en centímetros de los perímetros de ramas (p_1 y p_2) y las distancias al centro de la planta (d_1 y d_2) de cada segmento de altura relativa. Se muestra la barra del error estándar (\pm).

Cuadro 4.2 Análisis del efecto de la especie y la posición (orientación y la altura relativa) en las variables arquitectónicas de los forofitos a partir de un modelo lineal generalizado. Para generar el modelo se utilizó la distribución de error Gamma y la función de ligamiento inversa. Cada modelo comprende el conjunto total de datos de cada variable. g.l. = grados de libertad. $p1$ = perímetro de la rama más cercana al centro de la copa, $d1$ = distancia de la rama más cercana al centro de la copa, $p2$ = perímetro de la rama más lejana al centro de la copa, $d2$ = distancia de la rama más lejana al centro de la copa. El perímetro de la rama más cercana al centro incluye los valores de las ramas o tallos ubicados en el eje central de la planta. E = especie, O = orientación, A = altura relativa. Significancia: $P < 0.05 = *$, $P < 0.01 = **$, $P < 0.001 = ***$.

	g.l.	Variable			
		$p1$	$d1$	$p2$	$d2$
Devianza					
nula		2690.20	1950.70	1037.80	647.37
residual		1598.30	869.00	687.68	413.12
explicada (%)		41	55	34	36
Factor					
E	1	***	***	***	***
O	4	**	*	**	***
A	9	***	***	***	***
ExO	4	***	n.s.	n.s.	**
ExA	9	***	***	n.s.	***
OxA	36	*	n.s.	n.s.	n.s.
ExOxA	36	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Cuadro 4.3 Análisis de la heterogeneidad arquitectónica a partir de los índices de adelgazamiento de las ramas más cercanas ($p1$) y las más lejanas ($p2$). Se calcularon los índices de cada uno de los individuos y se presentan los valores promedios por especie de forofito.

Índice de adelgazamiento	<i>Pittocaulon praecox</i>		<i>Dodonaea viscosa</i>	
	$p1$	$P2$	$P1$	$p2$
por posición	1.114	1.115	4.651	2.281
extremo	0.112	0.176	0.026	0.202
global	0.938	0.919	0.906	0.924

4.2 Microclima en la copa de los forofitos

El valor anualizado de radiación fotosintéticamente activa (RFA) de las copas de *Pittocaulon* fue 1.3 veces mayor que el de *Dodonaea*, aunque en esta última especie las copas tuvieron condiciones lumínicas más variables (C.V. = 91%, contra 74% en *Pittocaulon*) (Cuadro 4.4). La especie de forofito tuvo un efecto significativo sobre la RFA (Cuadro 4.5). La orientación y la altura (variables que en conjunto determinan las posiciones en la copa) también tuvieron efectos significativos sobre la RFA (Cuadro 4.5). Los perfiles verticales muestran el aumento de la RFA

con relación la altura relativa (Figura 4.2), lo que significa que existe una clara diferenciación vertical de las condiciones lumínicas en ambas especies.

Cuadro 4.4 Síntesis microclimática de las condiciones que genera la copa de los forofitos . *RFA* = radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), *Ta* = temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$), *HR* = humedad relativa (%), *DPV* = déficit de presión de vapor (kpa). Los números enteros en el segundo renglón corresponden al coeficiente de variación.

	<i>Pittocaulon praecox</i>				<i>Dodonaea viscosa</i>			
	<i>RFA</i>	<i>Ta</i>	<i>HR</i>	<i>DPV</i>	<i>RFA</i>	<i>Ta</i>	<i>HR</i>	<i>DPV</i>
Anual	619.08	20.47	25.77	1.87	484.21	17.39	34.74	1.37
	74	11	62	28	91	22	49	39
Temporada								
lluvias	631.37	21.10	37.93	1.60	484.73	19.20	42.53	1.31
	72	10	35	33	94	11	29	30
secas frías	606.80	19.85	13.62	2.03	483.68	15.59	26.96	1.42
	76	11	44	19	87	28	66	44
Horario								
mañana	733.50	18.06	33.81	1.37	524.37	15.15	42.51	1.06
	63	8	44	22	89	27	44	46
medio día	777.00	21.40	24.01	1.94	656.22	18.18	32.09	1.47
	60	6	60	20	71	19	47	33
tarde	346.75	21.97	19.51	2.14	272.03	18.86	29.64	1.56
	85	7	78	21	102	15	49	30

Hubo diferencias significativas entre los valores de *RFA* medidos en las temporadas de lluvias y de secas frías (U de Mann-Whitney = 682236, $P < 0.05$). Además, difirieron las condiciones lumínicas a lo largo del transcurso del día ($H = 788.9738$, $P < 0.001$). Esto se refleja en el patrón a lo largo del día: (1) la salida del sol (valores intermedios de *RFA*), (2) medio día (valores máximos de *RFA*), y (3) tarde (los valores más bajos de *RFA*) (Cuadro 4.4).

La especie del forofito tuvo un efecto significativo sobre la temperatura del aire (*Ta*) al interior de las copas (Cuadro 4.5). Las condiciones fueron más cálidas en el interior de las copas de *Pittocaulon* que en las de *Dodonaea*, aunque hubo una mayor variación en esta última especie (Cuadro 4.4). Estos resultados implican que las copas de cada forofito ofrecen condiciones térmicas diferentes para las epifitas. En contraste, ni la orientación ni la altura relativa (y tampoco su interacción) tuvieron efectos significativos sobre la temperatura del aire, por lo que no se pudo reconocer una diferenciación vertical ni horizontal en las copas de estas plantas (Cuadro 4.5). A pesar de la falta de significancia, la temperatura mostró una tendencia creciente con la altura relativa en la copa (Figura 4.2).

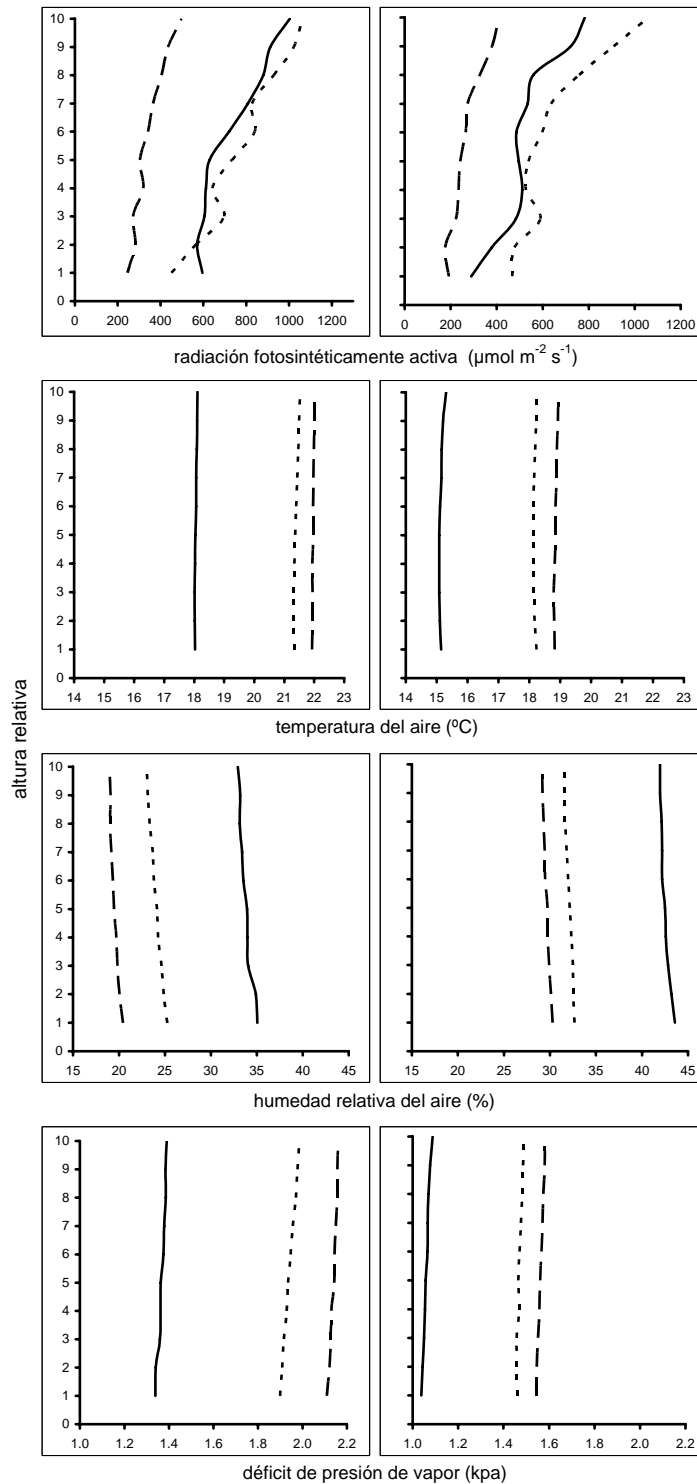


Figura 4.2 Perfiles verticales microclimáticos promedio generados por las copas de los forofitos *Pittocaulon praecox* (izquierda) y *Dodonaea viscosa* (derecha). Cada perfil considera el conjunto total de los datos (temporada de lluvias y secas frías). Se representan los tres horarios de medición: mañana, medio día y tarde. Las líneas continuas corresponden al horario matutino (entre 9:30 y 11:00 h), las líneas punteadas al medio día (entre 12:00 y 13:30 h) y las líneas discontinuas a la tarde (entre 15:30 y 17:00 h).

Cuadro 4.5 Análisis del efecto de la especie y la posición (orientación y la altura relativa) sobre las variables microclimáticas que generan las copas de los forofitos de acuerdo a las temporadas de lluvias de secas frías a partir de un modelo lineal generalizado. Para generar el modelo se utilizó como distribución del error a la distribución Gamma y la función de ligamiento inversa. Cada modelo comprende el conjunto total de datos de cada variable. g.l. = grados de libertad. *RFA* = radiación fotosintéticamente activa, *Ta* = temperatura del aire, *HR* = humedad relativa, *DPV* = déficit de presión de vapor. E = especie, O = orientación, A = altura relativa. x = interacción. Significancia: $P < 0.05 = *$, $P < 0.01 = **$, $P < 0.001 = ***$.

	g.l.	Lluvias				Secas frías			
		<i>RFA</i>	<i>Ta</i>	<i>HR</i>	<i>DPV</i>	<i>RFA</i>	<i>Ta</i>	<i>HR</i>	<i>DPV</i>
Devianza									
nula		3223.20	31.76	315.59	275.31	2128.70	164.52	1004.70	447.27
residual		2806.80	26.34	306.16	251.90	1872.00	129.30	729.20	368.83
explicada (%)		13	17	3	9	12	21	27	18
Factor									
E	1	***	***	***	***	***	***	***	***
O	4	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	n.s.
A	9	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	n.s.
ExO	4	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	n.s.
ExA	9	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
OxA	36	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
ExOxA	36	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

La variación temporal hizo evidente las diferencias entre las condiciones térmicas entre las temporadas de lluvias y de secas frías (U de Mann-Whitney = 1912555.5, $P < 0.001$). Asimismo, se encontró que durante el transcurso del día se presentan condiciones térmicas significativamente diferentes, que corresponden al incremento de la temperatura con el transcurso del día ($H = 1471.704$, $P < 0.001$) (Cuadro 4.4).

En promedio, la copa de *Pittocaulon* mantuvo condiciones de baja humedad relativa (HR), en contraste con el interior de la copa de *Dodonaea*, el cual es un poco más húmedo y menos variable (Cuadro 4.4). La especie de forofito tuvo un efecto significativo sobre esta variable (Cuadro 4.5). Por el contrario, a pesar de que se observó en ambos forofitos una tendencia general de la humedad a ser mayor en sus partes bajas (Figura 4.2), la orientación y la altura relativa, así como su interacción, no tuvieron efectos significativos sobre la humedad relativa (Cuadro 4.5). La temporada (U de Mann-Whitney = 846599, $P < 0.001$) y el horario ($H = 590.1623$, $P < 0.001$) fueron reconocidos como factores que afectan a la humedad relativa (Cuadro 4.4), lo cual se traduce en condiciones de humedad específicas de cada temporada. A lo largo del día la humedad relativa disminuyó hacia la tarde (Cuadro 4.4).

Con relación al déficit de presión de vapor (DPV), la copa de *Pittocaulon* presentó un valor promedio mayor que el de *Dodonaea*, aunque esta última especie presentó una mayor

variabilidad (Cuadro 4.4). La especie tuvo un efecto significativo el DPV (Cuadro 4.5). Ni la orientación ni la altura relativa tuvieron efectos significativos sobre el DPV. Sin embargo, en el perfil vertical se observó una tendencia de los valores a ser más altos en la parte superior de la copa y más pequeños en la parte baja (Figura 4.2). El efecto de la temporada sobre el DPV también fue significativo (U de Mann-Whitney = 1977620, $P < 0.001$); al igual que el horario ($H = 1068.001$, $P < 0.001$) (Cuadro 4.4).

4.3 Abundancia y distribución de *Tillandsia* en los forofitos

La especie de forofito con mayor concentración de individuos solitarios y agregados fue *Dodonaea*, la cual también presentó la mayor variación (Cuadro 4.6). La especie y la altura relativa fueron los únicos factores, así como su interacción, que tuvo un efecto significativo sobre la abundancia de *Tillandsia* (Cuadro 4.7).

Cuadro 4.6 Síntesis de la abundancia de *Tillandsia recurvata* en los forofitos de acuerdo a los segmentos de altura relativa y las orientaciones. NP = número posiciones con individuos solitarios o agregados de *T. recurvata*, SA = suma del conjunto de valores de abundancia obtenidos a partir de la escala de Westhoff y van der Maarel (1973) en un segmento del forofito. C.V. = coeficiente de variación. Total = suma de valores de abundancia obtenidos a partir de la escala de Westhoff y van der Maarel (1973) considerando el conjunto total de los forofitos.

	<i>Pittocaulon praecox</i>			<i>Dodonaea viscosa</i>		
	NP	SA	C.V. (%)	NP	SA	C.V. (%)
altura relativa						
1	8	42	36	34	107	66
2	29	144	47	73	293	51
3	58	266	48	94	420	43
4	87	406	45	106	441	48
5	91	409	47	106	409	54
6	80	372	50	88	325	52
7	68	329	49	85	282	57
8	48	214	48	64	158	63
9	18	67	68	27	62	80
10	6	14	75	9	20	54
orientación						
n	92	432	51	149	540	54
s	105	459	51	131	445	56
e	91	432	49	134	497	56
o	80	350	50	101	328	61
c	125	590	43	171	707	51
Total	493	2263	49	686	2517	55

Cuadro 4.7 Análisis del efecto de la especie y la posición (orientación y la altura relativa) sobre la abundancia de *Tillandsia recurvata* a partir de un modelo lineal generalizado. Para generar el modelo se utilizó como distribución del error a la distribución de Poisson y la función de ligamiento logarítmica. El modelo comprende el conjunto total de datos de cada variable. g.l. = grados de libertad. E = especie, O = orientación, A = altura relativa. x = interacción. Significancia: $P < 0.05 = *$, $P < 0.01 = **$, $P < 0.001 = ***$.

	g.l.	Abundancia de <i>T. recurvata</i>
Devianza		
nula		1492.40
residual		1260.60
explicada (%)		15
Factor		
E	1	***
O	4	n.s.
A	9	*
ExO	4	n.s.
ExA	9	*
OxA	36	n.s.
ExOxA	36	n.s.

A partir de la distribución vertical de la suma de la abundancia se observó que la denominada *zona de abundancia* en *Pittocaulon* se ubica entre el cuarto y el sexto segmento de la altura relativa, mientras que para *Dodonaea* es reconocible entre los segmentos tercero y quinto; es decir, en una posición más baja que en *Pittocaulon* (Figura 4.3). La comparación de la distribución del número de posiciones con individuos agregados y con individuos solitarios de *Tillandsia* permitieron reconocer dos mecanismos aparentemente diferentes en cada especie de forofito; por un lado, en *Pittocaulon* la especie epífita crece principalmente de forma agregada, mientras que los individuos de *Dodonaea* albergan tanto a individuos aislados como agregados ($\chi^2 = 223.7$, $P < 0.001$).

Los valores del índice de densidad de la abundancia mostraron una mayor concentración de epifitas en las partes bajas de los dos forofitos, en particular en la porción comprendida entre el segundo y el cuarto segmento. A su vez, el índice de abundancia ponderada reflejó una distribución mucho más homogénea en *Pittocaulon* que en *Dodonaea* (Figura 4.3). Estos perfiles son congruentes con el *índice de dispersión (ID)*, el cual indica una distribución agregada únicamente para *Dodonaea* ($ID = 1.12$, $d = 2.19$).

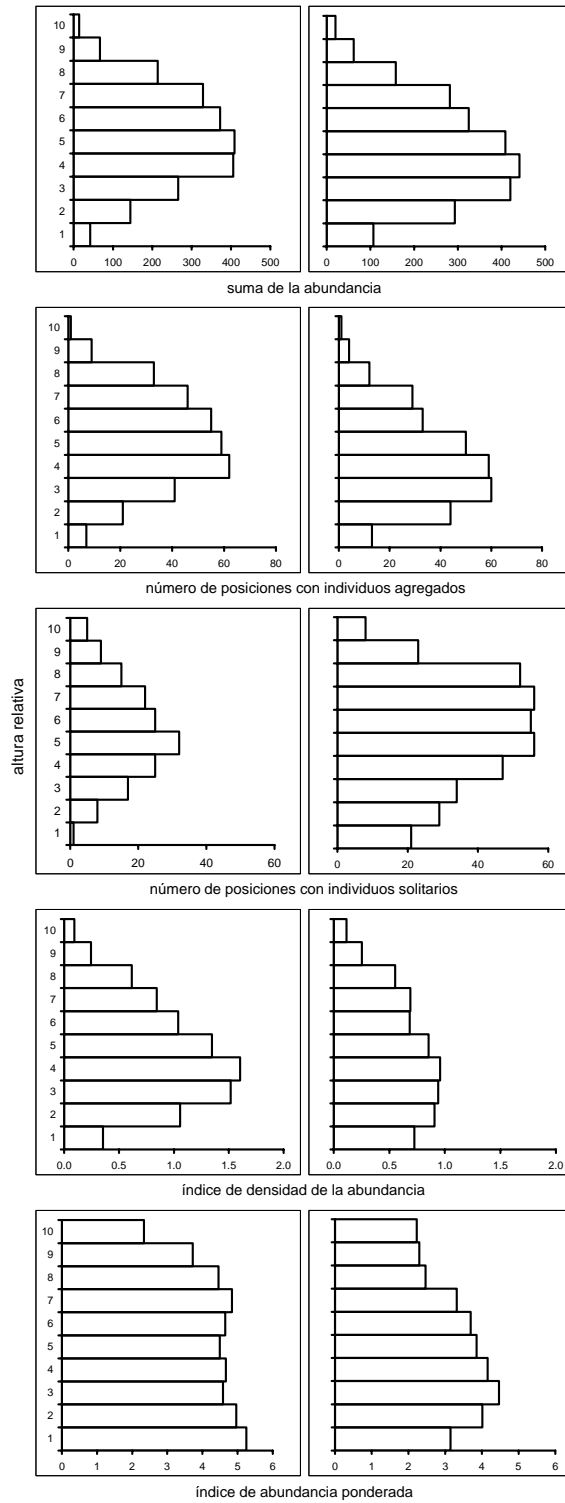


Figura 4.3 Perfiles de distribución y abundancia de *Tillandsia recurvata* en relación con la altura relativa para *Pittocaulon praecox* (izquierda) y *Dodonaea viscosa* (derecha). índice de densidad de la abundancia = suma de la abundancia / promedio de la distancia de la rama más lejana. índice de abundancia ponderada = suma de la abundancia / número de posiciones con presencia de *T. recurvata*.

4.4 Definición del hábitat preferente de *Tillandsia*: arquitectura y microclima

La altura relativa fue el factor que tuvo un mayor efecto sobre la abundancia de *Tillandsia*. La distancia de la rama más cercana (*d1*) fue la variable arquitectónica que mejor explicó la abundancia de la epífita, mientras que la radiación fotosintéticamente activa resultó ser la variable microclimática más importante. El modelo más adecuado para explicar la abundancia de la epífita incluyó la interacción entre la altura relativa y la radiación fotosintéticamente activa (Cuadro 4.8).

Cuadro 4.8 Modelos que explican la abundancia de *Tillandsia recurvata* en función de la especie de forofito, la posición (orientación y altura relativa), la arquitectura y el microclima. Se elaboraron modelos lineales generalizados por cada uno de los factores y variables (arquitectónicas y microclimáticas). Cada modelo utilizó como distribución del error a la distribución de Poisson y la función de ligamiento logarítmica, con parámetro de dispersión = 1. La devianza nula para todos fue 2426.10. El modelo comprende los valores promedio por posición (orientación - altura relativa) de cada variable. Porcentaje de la devianza explicada = %. g.l. = grados de libertad. Significancia: $P < 0.05 = *$, $P < 0.01 = **$, $P < 0.001 = ***$. CIA = criterio de información de Akaike. E = especie, O = orientación, A = altura relativa. RFA = radiación fotosintéticamente activa, *Ta* = temperatura del aire, *HR* = humedad relativa (%), *DPV* = déficit de presión de vapor. *p1* = perímetro de la rama más cercana al centro de la copa, *d1* = distancia de la rama más cercana al centro de la copa, *p2* = perímetro de la rama más lejana al centro de la copa, *d2* = distancia de la rama más lejana al centro de la copa. \times = interacción. El renglón final corresponde al modelo más adecuado para explicar la abundancia. Este modelo se seleccionó ya que presentó el mayor porcentaje de devianza explicada, así como el menor valor de CIA.

Modelo	Devianza			g.l.	P	CIA
	residual	cambio	(%)			
Factor						
E	2423.80	2.30	0	95	n.s.	2945
O	2211.70	214.40	9	92	***	2738
A	604.12	1821.98	75	87	**	1141
Arquitectura						
<i>p1</i>	2339.60	86.50	4	95	***	2860
<i>d1</i>	2211.10	215.00	9	95	***	2131
<i>p2</i>	2370.70	55.40	2	95	***	2891
<i>d2</i>	2426.10	0.00	0	95	n.s.	2947
Microclima						
RFA	2080.50	345.60	14	95	***	2601
<i>Ta</i>	2420.10	6.00	0	95	*	2941
<i>HR</i>	2420.10	6.00	0	95	*	2942
<i>DPV</i>	2419.70	6.40	0	95	*	2940
A+RFA+ A×RFA	305.10	2121.00	87	77	**	862

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Arquitectura del forofito como componente del hábitat para *Tillandsia recurvata*

La arquitectura de una planta es un fenómeno complejo que involucra la interacción y la organización de órganos y estructuras, además de ser la expresión de un genoma en condiciones ambientales particulares (Hallé *et al.*, 1978; Ingrouillen, 1992; Velázquez, 2000). En este estudio se consideró a la arquitectura de los forofitos como un componente del hábitat de *Tillandsia recurvata*. Los resultados obtenidos muestran que las variables arquitectónicas dependen fundamentalmente de la especie de forofito, como era de esperarse, y de la altura relativa en las copas de estas plantas. Además, en congruencia de lo esperado en un sistema ubicado en una latitud al norte del ecuador, donde la mayor parte de la radiación solar la recibe la parte sur del forofito (Kotzen, 2003), la orientación ejerce una influencia significativa sobre la arquitectura, es decir, las copas de ambos forofitos son asimétricas en el plano horizontal. Todo esto significa que cada especie de forofito ofrece un espacio de vida diferente para la epifita, pero además que las copas no son homogéneas en su interior, sino que poseen una fuerte diferenciación vertical y horizontal.

A partir del perfil vertical de las variables arquitectónicas se reconocieron algunas reglas de arquitectura comunes a las dos especies de forofito. Estas reglas son equivalentes a las descritas para árboles presentes en distintos hábitats por Jarman y Kantvilas (1995), de Souza Werneck y do Espírito-Santo (2002), Mondragón *et al.* (2004) y Zotz y Vollrath (2003). Por ejemplo, en ambas especies las ramas de mayor tamaño tendieron a ubicarse en la parte central de la copa así como en la base de la planta, mientras que las ramas más cercanas al centro de la copa se concentraron en la parte baja de los forofitos, y las ramas más lejanas se ubicaron en los segmentos intermedios y bajos de la copa.

Estos patrones sugieren que las diferencias en arquitectura de los forofitos seleccionados hacen que estas especies ofrezcan hábitats diferentes para *T. recurvata*. Por un lado, la arquitectura simple de *Pittocaulon praecox* ofrece un hábitat más regular en cuanto al tamaño de las ramas y la amplitud de la copa. En contraste, *Dodonaea viscosa* está caracterizada por una arquitectura más compleja y esto implica que ella representa un hábitat considerablemente más heterogéneo, sobre todo en términos del tamaño de sus ramas y las dimensiones de sus copas. Entre otros aspectos, la complejidad arquitectónica de *Dodonaea* se

percibe en la gran variación que hay de una posición a otra en cuanto al tamaño de las ramas en el interior de la copa. Otro reflejo de la gran heterogeneidad en la arquitectura de este forofito es la relación entre la rama de perímetro más grande y la de perímetro más pequeño, la cual puede alcanzar valores hasta de 1:20.

El uso de otros forofitos como modelos de estudio ha permitido describir la relación entre las variables arquitectónicas y la distribución y la abundancia de las epifitas que habitan cada especie de forofito. En este sentido, el tamaño de los perímetros de las ramas cercanas y lejanas al centro del árbol ($p1$ y $p2$) estaría directamente relacionado con el tiempo de exposición a la llegada de propágulos y la disponibilidad del espacio potencialmente colonizable (Johansson, 1975; Catling y Lefkovitch, 1989; García-Franco, 1996; Rudolph *et al.*, 1998; Nieder *et al.*, 2000; Merwin *et al.*, 2003), ya que en general las ramas de menor tamaño tienen una vida más corta que las más gruesas. Además, el tamaño de las ramas está relacionado con la germinación y la concentración de las epifitas. En general, las ramas más gruesas suelen tener una corteza más rugosa, lo cual favorece la acumulación de sustrato, la retención de humedad y la presencia de líquenes; en conjunto, estos factores facilitan el establecimiento de plantas epifitas (Benzing, 1990; Callaway *et al.*, 2001, 2002; Glime y Hong, 2002; Hernández, 2003; Bernal *et al.*, 2004). Por otro lado, las distancias desde el centro de la planta hasta la rama más cercana ($d1$) y la más lejana ($d2$) podrían representar un gradiente de disponibilidad del espacio para el establecimiento y el crecimiento de las epifitas asociado con la disponibilidad de espacio de corteza (Catling y Lefkvith, 1989; Rudolph *et al.*, 1998; Nieder *et al.*, 2000, Sillet y Bailey, 2003).

5.2 Condiciones microclimáticas de las copas de los forofitos

La calidad del hábitat para las epifitas en sus forofitos no sólo depende de las características arquitectónicas de ellos, sino que además es afectada por las condiciones microclimáticas que se generan en sus copas. En efecto, la arquitectura de los árboles tiene efectos notables sobre varios componentes del microclima como la velocidad del viento, la humedad relativa del aire, la temperatura del aire, y la cantidad y calidad de la radiación solar que llega a las distintas partes de la copa (Parker, 1995; Callaway *et al.*, 2002; Kotzen, 2003; Krömer *et al.*, 2006). En concordancia con las diferencias arquitectónicas de los dos forofitos estudiados, en donde la arquitectura de *Pittocaulon* resultó ser mucho más simple que la de *Dodonaea*, la primera especie parece estar asociada a un régimen microclimático más homogéneo. En general, al interior de las copas de este forofito las condiciones fueron cálidas, de alta radiación y alto déficit de presión de vapor. En consecuencia, la arquitectura de *Pittocaulon* tiene una alta

“permeabilidad” a las condiciones ambientales que prevalecen en el exterior de la copa, es decir, el microclima en el interior de la copa de *Pittocaulon* es más parecido al clima a su alrededor. En contraste, la mayor complejidad encontrada para las copas de *Dodonaea* estuvo asociada a condiciones microclimáticas sensiblemente más variables. En general, podría decirse que la copa de esta especie modifica las condiciones microclimáticas de manera más profunda, lo que genera un mayor diferencial microclimático entre el interior de la copa y el ambiente exterior. Esta modificación ejercida por la copa se traduce en condiciones de menor radiación, una relativa isothermalidad y una mayor humedad del aire conforme uno se mueve desde el exterior hacia el interior de la copa.

Diversos estudios han mostrado que en las porciones internas de las copas de los forofitos es común observar un decremento de la radiación fotosintéticamente activa desde la parte alta de la copa hacia la parte baja (Kotzen, 2003). Este descenso en la radiación suele ser más acentuado en plantas cuyas arquitecturas se caracterizan por una alta densidad de ramas y de hojas (Parker, 1995; Hernández, 2003; Hernández-Rosas y Carlsen, 2003; Krömer *et al.*, 2006), como es el caso de *Dodonaea*. La radiación limita el establecimiento y el crecimiento de algunas plantas, por ejemplo, de las epifitas atmosféricas, como *T. recurvata*, las cuales requieren condiciones de alta radiación. Por lo tanto, estas especies generalmente se concentran en las partes más expuestas o en copas más abiertas, como la de *Pittocaulon* (Benzing, 1990). Otras especies de *Tillandsia* que habitan en los bosques tropicales húmedos también crecen en las zonas más altas del estrato superior y más expuestas a la radiación (Hernández-Rosas, 2000). Sin embargo, es posible que este principio no sea aplicable al caso de comunidades más xéricas, como es el del matorral xerófilo donde se realizó este estudio, ya que las plantas más expuestas a la luz podrían también estar sometidas a un estrés hídrico fuerte. Por esta razón, aunada a la observación de que algunas especies del género *Tillandsia* pueden crecer bajo diversas condiciones de luz (Benzing, 1998; Callaway *et al.*, 2002), tiene sentido que *T. recurvata* se concentre de manera muy fuerte en la parte central de la copa de *Dodonaea*, es decir, en la denominada aquí "zona de abundancia" para la epifita, ya que allí la radiación reducida hace que el microambiente de esa parte sea más adecuado para *Tillandsia*. Esta distribución agregada en la región central del forofito es muy similar a los hallazgos hechos en *Prosopis laevigata*, donde *T. recurvata* presenta mayor cobertura en las ramas interiores, probablemente porque en dicha región el riesgo de desecación para la epifita es sensiblemente menor (Aguilar *et al.*, 2007; García-Franco *et al.*, 2007).

Otro componente importante del microclima en las copas de los forofitos es la temperatura. De las condiciones térmicas del aire dependen en gran medida procesos

metabólicos de las plantas (Lütge, 1989; Jones, 1992). Sin embargo, en este estudio no se obtuvieron resultados que reflejaran un papel muy importante de esta variable en la distribución y abundancia de *Tillandsia*. En particular, la falta de efectos significativos de la altura relativa y la orientación de las copas de los forofitos no permitió distinguir regiones térmicas en ellas. En realidad, este resultado no sorprende en el caso de *Pittocaulon*, ya que la homogeneidad de sus copas y la permeabilidad microambiental asociada a su copa mucho más abierta permite un intercambio térmico muy eficiente y constante entre el interior y el exterior de la planta. Por el contrario, la ausencia de zonas térmicas diferentes en la copa de *Dodonaea* es difícil de explicar; una posibilidad es que se deba a una gran homogeneidad térmica en su interior, lo que significa que la copa modifica las condiciones ambientales, pero esta modificación es igual en todas sus partes. Estos resultados contrastan con los de otros estudios realizados con otros forofitos, en donde se encontró que las partes más externas y más altas de la copa son las regiones más cálidas de ella (Parker, 1995; Hernández, 2003). Dado que esos estudios se llevaron a cabo en ambientes diferentes en términos de humedad, no parece posible que estas diferencias tengan una correlación ambiental.

La humedad relativa afecta condiciones de germinación, mantenimiento y crecimiento de epifitas (Andrade, 2003; Laube y Zotz, 2003), y por lo tanto la disponibilidad de agua en un sistema es un factor muy limitante para la presencia de epifitas en un forofito (Lütge, 1989; Benzing, 1986, 1990, 1998). El déficit de presión de vapor afecta el intercambio gaseoso y la retención de agua por la epifita (Lütge, 1989; Jones, 1992; Andrade *et al.*, 2004). Esta variable mide indirectamente la fuerza con la que el aire “succiona” el agua del interior de la planta hacia el exterior; en otras palabras, se relaciona con condiciones de estrés hídrico para las epifitas. La adquisición y la retención de agua tiene relevancia en ambientes xéricos, como es el caso de los hábitats de las epifitas, caracterizados en general por un suministro intermitente de agua y de nutrientes (Benzing, 1998; Laube y Zotz, 2003). Las bromelias epifitas adquieren agua a través de diversos mecanismos asociados a las características del forofito, así como relacionados con sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas (Benzing, 1990; Andrade *et al.*, 2004). En este sentido, se han descrito algunos mecanismos de adquisición de agua asociados a: (1) el patrón de escurrimiento a través de las ramas del forofito (Callaway *et al.*, 2001, 2002), (2) la formación de rocío en la hojas, sobre todo durante la época seca (Andrade, 2003), y (3) la absorción de agua a través de los tricomas por parte de las epifitas atmosféricas (Benzing, 1986, 1990; Holz *et al.*, 2002; García-Suárez *et al.*, 2003). Esta última estrategia podría compensar las limitaciones de la raíz como órgano de absorción (Benzing, 1986, 1990; Callaway *et al.*, 2002; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2007). En el caso del sistema semiárido con

lluvia estacional donde se realizó este estudio, *T. recurvata* podría tener acceso directo al agua a través de la precipitación y el escurrimiento, mientras que durante la época seca podría captar agua a partir de tricomas y el rocío. Sin embargo, a pesar de esta situación de claras limitaciones hídricas, esta epífita no se concentró principalmente en las partes bajas de las copas, donde se obtuvieron las mediciones más altas de humedad. Esto sugiere que las condiciones de humedad del aire en este sistema no es el factor más limitante de la distribución y la abundancia de esta especie.

5.3 Modelo de abundancia y distribución de *Tillandsia recurvata*

Existe una diversidad de métodos para registrar la abundancia y describir los patrones de distribución espacial de las especies epifitas en sus forofitos. Algunos de ellos son: (1) la cuantificación del número de agregados por rama (Montaña *et al.*, 1997); (2) la ubicación tridimensional de una epífita y su representación lineal (Hanzen, 1966; García-Suárez *et al.*, 2003); (3) el reconocimiento de zonas de vida o microambientes y el conteo de individuos epifitos (Johansson, 1975; Jarman y Kantvilas, 1995; Hernández-Rosas y Carlsen, 2003; Hernández, 2003; Bernal *et al.*, 2004); y (4) la división de la copa del forofito y la estimación de la abundancia de epífita (Callaway *et al.*, 2002). Este último método es equivalente al empleado en este trabajo. Esta variedad de muestreos ejemplifica la necesidad de explorar el ambiente epifito de una manera sistemática, así como la diversidad de las preguntas a responder.

En este estudio, fue en *Dodonaea* donde se observó una mayor concentración de *Tillandsia recurvata*; como ya se enfatizó antes, este forofito tuvo una mayor complejidad arquitectónica y una mayor heterogeneidad microclimática. En la copa de esta especie de forofito, la distribución y la concentración de la epífita estuvo influenciada por la orientación y la altura relativa en la copa, dando como resultado un patrón agregado. Por el contrario, en la arquitectura simple de *Pittocaulon*, la epífita se distribuyó principalmente a manera de individuos coloniales, pero sin mostrar un patrón agregado; además, para esta especie no se encontró un efecto de la orientación ni de la altura relativa en la distribución de *T. recurvata*. La prevalencia de individuos agregados (colonias) en ambas especies puede atribuirse a la reproducción clonal de *T. recurvata* (García-Suárez *et al.*, 2003; Montaña *et al.*, 1997), o bien a la dispersión limitada de las semillas de la epífita en el mismo forofito (Bernal *et al.*, 2004).

Estos resultados coinciden con los encontrados en forofitos con una complejidad contrastante y que se encuentran en un ambiente xérico. Tal es el caso de *Beaucarnea gracilis*, especie donde *Tillandsia recurvata* tiene una distribución fuertemente agregada, en contraste con *Cephalocerus columna-trajani*, cuya una arquitectura simple sostiene tanto individuos

solitarios pequeños como unos pocos agregados. La distribución de *T. recurvata* en *B. gracilis* se concentra hacia el suroeste en los estratos bajos de altura del árbol y cercanos al centro del forofito (García-Suárez *et al.*, 2003). Estas diferencias de abundancia parecen estar asociadas a la complejidad arquitectónica, lo que podría explicar las preferencias claras de *T. recurvata* por ciertos hospederos (Bernal *et al.*, 2004).

En el modelo de estudio, la densidad de individuos agregados se presenta principalmente en la sección intermedia de las copas de los forofitos, aunque con condiciones ambientales particulares a cada zona de vida. Entre los factores intrínsecos que pueden explicar el éxito de *T. recurvata* para explorar los ambientes está la pronta apertura de las cápsulas. Es probable que esta liberación anticipada de las semillas resulte positiva a pesar de que la semilla tenga escasez de reservas, ya que es viable meses antes de que se produzca la dehiscencia natural de la cápsula (Fernández *et al.*, 1989). Otro factor que podría explicar este hecho es la alta tasa de crecimiento en condiciones favorables, lo que puede minimizar la mortalidad, siendo esta característica la que presentan epifitas pequeñas como *T. recurvata* (Laube y Zotz, 2003), cuya principal forma de propagación es a través de semillas pequeñas dispersadas por el viento (Fernández *et al.*, 1989). Estas características pueden ser la causa de que esta planta sea una de las epifitas más comunes en el neotrópico. De hecho, su gran abundancia y la diversidad de ambientes que explota, así como a la densidad de su crecimiento en distintos forofitos, han llevado a considerarla como una maleza epifita (Claver *et al.*, 1983) o como un parásito estructural (Montaña *et al.*, 1997, Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2007).

Algunos modelos que explican la distribución y la abundancia de epifitas similares a *T. recurvata* a partir de diversos factores o mecanismos como la simpleza arquitectónica del forofito y su relación con la dificultad de establecimiento de epifitas (Krömer *et al.*, 2006). Otras características del forofito que determinan la ubicación y abundancia de las epifitas son la edad del forofito y el tiempo de exposición, el tamaño de los forofitos y el área de las ramas (García-Franco, 1996; Hernández-Rosas y Carlsen, 2003; Sillet y Bailey, 2003; Bernal *et al.*, 2004). Si se considera lo limitante que es el hábitat epifito, la disponibilidad de recursos considerando la intermitencia de agua y nutrientes resulta decisiva para las epifitas (Benzing, 1998; Laube y Zotz, 2003).

Los estudios de la distribución y abundancia de especies del género *Tillandsia* en distintos forofitos ofrecen elementos para entender la interacción entre la epifita y el sustrato, por ejemplo el crecimiento de *T. recurvata* en áreas deterioradas por su presencia (Páez-Gerardo, 2005); la adherencia a la corteza de la planta madre y las semillas (Callaway *et al.*, 2002; Glime y Hong, 2002; Hernández-Rosas y Carlsen, 2003; Bernal *et al.*, 2004; Páez-Gerardo,

2005); la distancia y la orientación de la fuente de propágulos (García-Franco, 1996; Bernal *et al.*, 2004). Al considerar el conjunto de los componentes del hábitat en el sistema de estudio de *Tillandsia recurvata*, resultó que su abundancia y distribución están determinadas básicamente por la altura relativa y la radiación fotosintéticamente activa. A partir de este resultado se sugiere que la organización vertical de los elementos de la copa, tales como tallos, ramas y hojas, tienen un efecto sobre las condiciones radiación, ya que la copa modifica la cantidad de radiación que llega la epífita. En otras palabras, en el ambiente semiárido estudiado, la arquitectura de copas de los forofitos aislados modifica verticalmente la cantidad de radiación, cuyo efecto es una distribución y una abundancia diferencial de la epífita. En este sentido, otros modelos muestran resultados similares a los encontrados en este estudio, en ellos resulta relevante la interacción de la orientación, la altura y la especie de forofito (Glime y Hong, 2002); así como la humedad, la luz y los diámetros de los tallos (Campbell y Coxson, 2001; Holz *et al.*, 2002).

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Rodríguez, S., T. Terrazas, E. Aguirre-León y M. E. Huidobro-Salas. 2007. Modificaciones en la corteza de *Prosopis laevigata* por el establecimiento de *Tillandsia recurvata*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 27-35.
- Andrade, J. L. 2003. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 19: 479-488.
- Andrade, J. L., E. A. Graham y G. Zotz. 2004. Determinantes morfofisiológicos y ambientales de la distribución de epifitas en el dosel. En: Marino Cabrera H. (editor). *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas en los ecosistemas*. EUV, Valparaíso. pp: 139-156.
- Barradas, V. 1994. *Instrumentación biometeorológica*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Benzing, D. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23-43.
- Benzing, D. 1987. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptative diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Benzing, D. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change* 39: 519-540.
- Bernal, R., T. Valverde y L. Hernández-Rosas. 2004. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany* 83: 1238-247.
- Cabrera, A., M. Surís y W. Guerra. 2003. Aplicación de diferentes índices de agregación en el análisis del patrón espacial de *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae) en papa. *Revista de Protección Vegetal* 18: 200-210.
- Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro.
- 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.
- Callaway, R., K. O. Reinhart, G. W. Moore, D. J. Moore, S. C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- Campbell, J. y D. Coxson. 2001. Canopy microclimate and arboreal lichen loading in subalpine spruce-fir forest. *Canadian Journal of Botany* 79: 537-55.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el ejemplo del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Carrillo-Trueba, C. 1995. El Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M.A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Núñez-Castillo. 2004. Dinámica y

- conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-76.
- Catling, P. y L. Lefkovich. 1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21: 35-40.
- Claver, F. K., J. R. Alaniz y D. O. Caldiz. 1983. *Tillandsia* spp. Epiphytic weeds of trees and bushes. *Forest Ecology and Management* 6: 367-372.
- Chelle, M. 2005. Phylloclimate or the climate perceived by individual plants organs: what is it? How to model it? What for? *New Phytologist* 166: 781-790.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Methods in ecology Series 1. Lawton J. H. y G. E. Likens (editores). Blackwell, Oxford.
- de Souza Wernek, M. y M. do Espírito-Santo. 2002. Species diversity and abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brazil. *Biotropica* 34: 51-57.
- Fernández, L. V., J. Beltrano y D. O. Caldiz. 1989. Germinación y longevidad de semillas de *Tillandsia recurvata* L. *Revista de la Facultad de Agronomía* 65: 81-85.
- Flores-Palacios A. y J. G. García-Franco. 2006. Relationship between tree size and epiphyte richness: colonization, equilibrium, and extinction rates in epiphyte communities. *Journal of Biogeography* 33: 323-330.
- Fox, J. 2008. Rcmdr Generalized Linear Model Dialog.
<socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Misc/Rcmdr/>
- 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 Climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Edición de la autora, México, D.F.
- García-Franco, J. G. 1996. Distribución de epifitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* 37: 1-9.
- García-Franco, J. G., A. Flores-Palacios, A. B. Capistran, E. Aguirre-León, S. Aguilar-Rodríguez y M. E. Huidobro-Salas. 2007. Incidencia y efecto de *Tillandsia recurvata* sobre *Prosopis laevigata* en la zona semiárida del Centro (Norte de México. Informe Final (mayo 2006-febrero 2007). Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología A.C., Xalapa.
- García-Pérez, J. 2001. *Senecio* L. En: Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski (editores). *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2ª edición. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro. pp. 933-949.
- García-Suárez, M., V. Rico-Gray y H. Serrano. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecology* 166: 207-215.
- Gentry, A. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Glime, J. M. y W. S. Hong. 2002. Bole epiphytes on three conifer species from Queen Charlotte Islands, Canada. *The Bryologist* 105: 451-464.
- González-Hidalgo, B., A. Orozco-Segovia y N. Diego-Pérez. 2001. La vegetación de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario, Ajusco, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69: 77-99.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forest: An architectural analysis*. Springer-Verlag. Berlín.
- Hanzen, W. E. 1966. Analysis of spatial pattern in epiphytes. *Ecology* 47: 634-635.

- Hernández, L. 2003. Patrón de germinación y 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.
- Hernández-Rosas, J. I. 2000. Patrones de distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical del alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 20: 43-60.
- Hernández-Rosas, J.I. y M. Carlsen. 2003. Estructura de las sinusias de plantas del dosel en un portador (*Eschweilera parviflora*, Lecythydaceae) del bosque húmedo tropical del alto Orinoco, Estado Amazonas, Venezuela. *Ecotropicos* 16: 1-10.
- Holz, I., S.R. Gradstein, J. Heinrichs y M. Kappelle. 2002. Bryophyte diversity, microhabitat Differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican Upper Montane *Quercus* forest. *The Bryologist* 105: 334-348.
- Illoldi, P., M.A. Linaje y V. Sánchez-Cordero. 2002. Distribución de mamíferos terrestres en la región del Golfo de California, México. *Anales del Instituto de Biología (UNAM), Serie Zoología* 73: 213-244.
- Ingrouille, M. 1992. *Diversity and evolution of land plants*. Chapman & Hall, Londres.
- Jarman, S. J. y G. Kantvilas. 1995. Epiphytes on an old huon pine tree (*Lagarostrobos franklinii*) in Tasmanian rainforest. *New Zealand Journal of Botany* 33: 65-78.
- Johansson, D. 1975. Ecology of epiphytic orchids in West African rain forests. *American Orchid Society Bulletin* 44:125-136.
- Jones, H. 1992. *Plant and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2a edición. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kotzen, B. 2003. An investigation of shade under six different tree species of the Negev desert towards their potential use of enhancing micro-climate conditions in landscape architectural development. *Journal of Arid Enviroments* 55: 231-274.
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein. 2006. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 38: 261-278.
- Laube, S. y G. Zotz. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology* 17: 598-604.
- Li, H. y J.F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284
- Lüttge, U. 1989. *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlín.
- Madison, M. 1979. Distribution of epiphytes in a rubber plantation in Sarawak. *Selbyana* 5: 207-213.
- Merwin, M., S. Rentmeester y N. Nadkarni. 2003. The influence of host tree species on the distribution of epiphitic bromeliads in experimental monoespecific plantations, La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 35: 37-47.
- Mondragón, D., L.M. Calvo Irabien y D. H. Benzing. 2004. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 20: 97-104.
- Montaña, C., R. Dirzo y A. Flores. 1997. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidum praecox* in a intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* 29: 517-521.
- Nieder, J., S. Engwald, M. Klawunm y W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a Lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32: 385-396.

- Nieder, J., P. Ibisch y W. Barthlott. 1997. Biodiversidad de epífitas: una cuestión de escalas. V Simposium de Botánica, La Habana, Cuba, 10 – 13 de julio de 1996. *Revista del Jardín Botánico Nacional XVII- XVIII*: 59-62.
- Páez-Gerardo, L.E., S. Aguilar-Rodríguez, T. Terrazas, M. E. Huidobro-Salas y E. Aguiere-León. 2005. Cambios anatómicos en la corteza de *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Hawkins causados por la epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 59-64.
- Parker, G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En: N. Lowman y N. Nadkarni (editores.). *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, pp. 73-106.
- Pérez Ishiwara, R. y M. Franco Baqueiro. 2000. *Senecio praecox* (Cav.) DC. var. *praecox*: toda una vida impresa en su arquitectura. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45: 62-65.
- Pittendrigh, C. 1948. The bromeliad - Anopheles - malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Ramos Vázquez, A. 1998. Efecto de las condiciones microclimáticas sobre la respuesta estomática en tres especies vegetales de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- Rudolph, D., G. Rauer, J. Nieder y W. Barthlott. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a Western Andean rain forest in Ecuador. *Selbyana* 19: 27-33.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional* 8: 59-129.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J. 2001. Principales comunidades vegetales. En: Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski (editores). *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2ª edición. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro. pp. 83-91.
- Sánchez-Sánchez, O. 1979. *La flora del Valle de México*. 5ª edición, Editorial Herrero, México, D.F.
- Sanford, W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56: 697-705.
- Schimper, A. F. W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen* 2. Jena.
- Sillet, S. C. 1999. The crown structure and vascular epiphyte distribution in *Sequoia sempervirens* rain forest canopies. *Selbyana* 20: 76-97.
- Sillet, S. C. y M. G. Bailey. 2003. Effects of tree crown structure on biomasa of the epiphytic fern *Polypodium scolieri* (Polypodiaceae) in redwood forests. *American Journal of Botany* 90: 255-261.
- Statsoft Inc. 2001. *Statistica for Windows* versión 6.0. Tulsa.
- The R Foundation for Statistical Computing. 2008. *R* versión 2.6.2.
- Valdivia, P. 1977. Estudio botánico y ecológico de la Región del Río Uxpanapa, Veracruz. No. 4. Las epífitas. *Biótica* 2: 55-81.
- Velázquez, N. 2000. Estudio de los patrones arquitectónicos de especies arbóreas de bosque húmedo de montaña a través de un gradiente altitudinal. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Vester, H. F. M. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 45 - 57.
- Victoria-Hernández, A. 2001. *Tillandsia* L. En: Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski (editores). *Flora fanerogámica del Valle de México*, 2a edición, Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, pp. 83-91.
- Westhoff, V. y van der Maarel. 1973. The Braun-Blanquet approach. En R. H. Whittaker (editor) *Ordination and classification of communities*. Handbook of Vegetation Science 5: 617-726. Junk, La Haya.
- Zotz, G. y B. Vollrath. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree, size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19: 81-90.