



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de *Tillandsia recurvata* (L.) L. (Bromeliaceae)
como parásito estructural de *Opuntia streptacantha*
Lem. (Cactaceae) y propuesta de control en Cadereyta
de Montes, Querétaro, México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A

DAVID ALEJANDRO MOYERS RODRÍGUEZ

**DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN
MANDUJANO SÁNCHEZ**



CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Moyers

Rodríguez

David Alejandro

76 50 34 88

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

309213743

2. Datos del tutor

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Julieta Alejandra

Rosell

García

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Mariana

Hernández

Apolinar

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Eduardo

Morales

Guillaumin

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Mónica Elisa

Queijeiro

Bolaños

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de *Tillandsia recurvata* (L.) L. (Bromeliaceae) como parásito estructural de *Opuntia streptacantha* Lem. (Cactaceae) y propuesta de control en Cadereyta de Montes, Querétaro, México

73 p.

AGRADECIMIENTOS OFICIALES

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, por la asesoría y dirección de este trabajo.

Al Laboratorio de Ecología y Genética del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología de la UNAM, en cuyas instalaciones se llevó a cabo este proyecto.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga, por el apoyo brindado en la logística de las salidas a campo.

Al taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos y los profesores que lo conforman: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Dr. Zenón Cano Santana, M. en C. Irene Pisanty Baruch, M. en C. Iván Castellanos Vargas, Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños, Dr. Jordan Golubov Figueroa, Dra. Mariana Hernández Apolinar, Dr. Victor López Gómez, Dra. Joanne Peel, M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez y la M. en C. Rosa Mancilla Ramírez, por sus enseñanzas, observaciones, sugerencias y correcciones que permitieron la realización de este trabajo.

A todo el personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes y a su director, el Ing. Emiliano Sánchez, por todo el apoyo y las facilidades brindadas para la elaboración de esta tesis.

Al M. en C. Sandino Guerrero, M. en C. Esteban Omar Munguía Soto, M. en C. Tania Yanira Fernández Muñiz, M. en C. José Antonio Aranda Pineda, Biól. Linda Mariana Martínez Ramos, Biól. Ilse Citlalli Alonso Anaya, Biól. María Isabel Briseño Sánchez, Biól. Damaris Morón Torres, Biól. Sandra López Grether, M. en C. Donaji López, Berenice Morales Medina y a Lucy Gómez Vite, por toda la ayuda en el traslado a campo y en la toma de datos, sin la cual no hubiera podido llevarse a cabo este estudio.

Al Dr. Jordan Golubov Figueroa y al laboratorio de Taxonomía Vegetal de la UAM Xochimilco, por prestarme sus instalaciones para el análisis de datos. De igual forma a sus alumnos que me brindaron su apoyo para la toma de datos de campo en el Jardín Botánico.

A mis sinodales: Dra. Julieta Alejandra Rosell García, Dra. Mariana Hernández Apolinar, Dr. Eduardo Morales Guillaumin y la Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños, por su apoyo y participación en la revisión y mejoramiento de esta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis papás, Manuel y Carmen, por brindarme su apoyo en cada momento de mi vida. Por su gran esfuerzo para darme todas las herramientas materiales, mentales y emocionales para salir adelante. Por escucharme, entenderme, regañarme y aconsejarme en cada buen y mal rato que he pasado. Por permitirme vivir mi vida con libertad. Pero, sobre todo, gracias por el inmenso amor que me han entregado cada día desde que tengo memoria. La vida no podría haberme regalado mejores padres. Siempre voy a estar con ustedes, los amo.

A mis hermanos, Manu, César y Diego y a Lore, a mis abuelos, tíos y primos por su cariño, por estar siempre presentes y apoyarme cuando lo necesito.

A Meli, por tu paciencia, tu orientación y tu apoyo en todo el proceso de la tesis. Te admiro mucho y te agradezco que me hayas permitido ser tu alumno y poder aprender de ti.

A todas las personas increíbles que la vida me ha puesto enfrente en cada etapa:

Alma, Frida y Salvatore. Los que estuvieron desde el principio y siguen estando. Compañeros de ideas, de proyectos, de sueños, de viajes y de vida. Gracias por su cariño, su apoyo, sus consejos y por permitirme crecer y recorrer a su lado nuestro camino. Me hace muy feliz poder llamarlos amigos y me siento afortunado de tenerlos. Estoy seguro de que aún nos quedan muchas cosas por vivir juntos.

Ana Karen, Vane, Ulises, Ángel, Vic, Vic Piña, Pao y Yuli, Los PP. La familia que elegí. Ustedes ya saben todo lo que significan para mí. Gracias por estar permanentemente presentes y por siempre darme momentos de diversión y de apoyo incondicional. Sé que en ustedes siempre encontrare la dicha de poder compartir muchos momentos. Sigamos acumulando experiencias juntos.

Silvana. Gracias por todo el cariño, el apoyo, los detalles y los cuidados que siempre me das. Desde que llegaste sólo he recibido cosas buenas de ti y me siento muy afortunado por eso. Eres un solecito en mi vida. Te quiero mucho.

Los iztacaltecas: Marco, Yenifer, Edith, Lore, Axel, Bety, Joan y Pedro, mis primeros amigos en la etapa universitaria. Gracias por los buenos ratos que pasamos juntos, ustedes hicieron muy llevadera la adaptación a la vida universitaria y me divertí mucho a su lado. Siempre recuerdo con cariño y nostalgia mis días en la FESI.

Mis amigos de la prepa, Los Gallos: Ulises, Juan Carlos, Rafa, Naz, Erick, Beter, Lui y Román. Gracias por todas las aventuras, fiestas, viajes y lecciones de calle y de vida que hemos tenido juntos. A pesar del tiempo transcurrido y la distancia que nos separa, sé que en cada uno de ustedes tengo un hermano con quien contar.

Ricardo, el amigo más longevo. Gracias por tu amistad y porque cada que nos volvemos a ver se siente como si no hubiera pasado ni un solo día de aquellos días de secundaria.

Los tomentosos: Ilse, Linda Mariana, Esteban, Tania, Sandino, Isa, Pepillo, Diana, Jess, Sandra, Ceci, Laura G, Laura Rodas, Bere, Dona, Ceci, Omar, Damaris, Bruno, Yola y Lucy. Gracias por todas las experiencias y buenos ratos que pasamos juntos. Los admiro mucho a cada uno de ustedes y les agradezco toda su ayuda, su apoyo y todo lo que he aprendido en este bonito equipo de trabajo. El trabajo de campo y las noches mágicas del semidesierto no hubieran sido lo mismo sin ustedes.

Y a todas las personas especiales que he tenido la suerte de conocer en la Facultad de Ciencias y que me han permitido compartir una plática, una clase, un viaje, una práctica de campo, una fiesta o un instante de su vida: Wendy, Janet, Ochoa, Lina, Diego, Maribel, Araceli, Tere, Fer, Alin, Diego Snakes, Sam, Gina, Lore, Ginny, Yael, Joe, Mich, Viri, Adrián, Jonny, Elías, Ceci, Kari, Mario, Luis y un largo etcétera.

ÍNDICE

RESUMEN	6
I. INTRODUCCIÓN.....	7
I.1. Interacciones bióticas.....	7
I.2. Plantas epífitas. Características y clasificación.....	8
I.3. Familia Bromeliaceae.....	12
I.4. Parasitismo estructural.....	14
I.5. Establecimiento de <i>Tillandsia recurvata</i> y efecto sobre sus forofitos más frecuentes.....	15
I.6. Control de la infestación de <i>Tillandsia recurvata</i>	21
I.7. Justificación.....	24
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	26
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
III.1. La planta epífita <i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.....	27
III.1.1. <i>Distribución</i>	27
III.1.2. <i>Descripción de la especie</i>	27
III.1.3. <i>Fisiología</i>	29
III.1.4. <i>Ecología</i>	30
III.1.5. <i>Usos y aplicaciones</i>	31
III.2. El hospedero o forofito <i>Opuntia streptacantha</i> Lem.....	32
III.3. Sitio de estudio.....	34
III.4. Determinación de la preferencia de establecimiento de <i>Tillandsia recurvata</i>	35
III.5. Efecto de la infestación de <i>Tillandsia recurvata</i>	36
III.6. Control químico de <i>Tillandsia recurvata</i>	38
III.7. Control mecánico de <i>Tillandsia recurvata</i>	39
III.8. Determinación del método de control más efectivo.....	39
IV. RESULTADOS.....	40
IV.1. Preferencia de establecimiento.....	40
IV.2. Efecto de la infestación de <i>Tillandsia recurvata</i>	41
IV.3. Control químico de <i>Tillandsia recurvata</i>	44
IV.4. Control mecánico de <i>Tillandsia recurvata</i>	49
IV.5. Determinación del método de control más efectivo.....	49
V. DISCUSIÓN	51
V.1. Preferencia de establecimiento de <i>Tillandsia recurvata</i> sobre el hospedero <i>Opuntia streptacantha</i>	51
V.2. Efecto de la infestación de <i>Tillandsia recurvata</i> sobre <i>Opuntia streptacantha</i>	54
V.3. Control químico de <i>Tillandsia recurvata</i>	58
V.4. Control mecánico de <i>Tillandsia recurvata</i>	60
V.5. Determinación del método de control de <i>Tillandsia recurvata</i> más efectivo.....	61
V.6. Propuesta de control de <i>Tillandsia recurvata</i> sobre <i>Opuntia streptacantha</i> en el Jardín Botánico de Cadereyta.....	63
VI. CONCLUSIONES.....	65
REFERENCIAS.....	67

RESUMEN

Tillandsia recurvata es una planta epífita que, como tal, no debería tener un efecto negativo en su forofito debido a que no obtiene nutrientes ni agua a través de él. Sin embargo, se ha reportado que *T. recurvata* actúa como *parásita estructural*, por lo que distintos niveles de infestación en sus hospederos traen consigo daños a las ramas y otras estructuras del forofito. En este trabajo se evaluó el efecto de la infestación de *T. recurvata* en una población de *Opuntia streptacantha*, una cactácea de importancia económica y ecológica, presente en la zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro. Se determinó la preferencia de establecimiento de la epífita sobre la cactácea, observándose mayor cantidad de agregaciones sobre los cladodios lignificados y sobre el estrato medio de altura, existiendo en estas secciones del forofito las condiciones microambientales (e.g., temperatura, humedad y radiación solar) y de anclaje más adecuadas para el establecimiento de la epífita. También se comparó la producción de botones, frutos y cladodios nuevos entre plantas infestadas y plantas a las que se les aplicó una remoción manual de la epífita, observándose una mayor producción de estructuras en las plantas con remoción de la epífita, debido a que la infestación causa sobre el hospedero daños a los tejidos de la corteza y afecta al intercambio gaseoso, la transpiración, la respiración y la fotosíntesis, además de que genera competencia por la captación de luz, lo cual repercute en la producción de estructuras reproductivas y en su crecimiento. Además, se probó el uso de bicarbonato de sodio en distintas concentraciones (4, 8 y 12%) para el control de la epífita y se determinó que los tres tratamientos causan una reducción en la cobertura de *T. recurvata*, sin que existan diferencias significativas entre ellos. Por último, se comparó el método de control mecánico y el químico. Ambos tratamientos tienen ventajas y desventajas: en el método mecánico, el porcentaje de reinfestación de la epífita fue bajo (5.22%), por lo que es efectivo para controlar la colonización, pero el trabajo y tiempo necesarios para emplearlo son elevados. Por otra parte, en el método químico el porcentaje de epífitas eliminadas del hospedero fue tan sólo del 11.25%, pero su aplicación es más viable en una relación costo-trabajo y la deshidratación que causa en *T. recurvata* puede causar su mortalidad. Con los resultados de este estudio, se evidenció que los diferentes niveles de infestación de *T. recurvata* sobre *O. streptacantha* tienen una afectación negativa en la producción de estructuras reproductivas y de crecimiento, mostrando las plantas infestadas una menor cantidad de botones, frutos y cladodios nuevos en comparación con las cactáceas sanas. Ambos métodos de control (químico y mecánico) son efectivos para el control de *T. recurvata* y su aplicación dependerá del sitio de estudio y de la especie del forofito infectada por la epífita. Para el control de la infestación en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes sobre *O. streptacantha*, se propone un método de control mecánico, ya que la biomasa de las epífitas removidas tiene aplicaciones en la ganadería y en la agricultura.

I. INTRODUCCIÓN

I.1 Interacciones bióticas

La actividad de todo ser vivo contribuye a la dinámica del ecosistema donde habita, pues puede cambiar las condiciones, añadir o sustraer recursos y alterar así su disponibilidad para otros organismos (Begon, 1988). Es por ello que las interacciones que se establecen entre las poblaciones de una comunidad acarrearán un efecto que puede ser negativo, positivo o neutro en el desempeño de dichas poblaciones y, por lo tanto, tienen una gran relevancia en el mantenimiento del equilibrio dinámico de un ecosistema. Gran parte de las interacciones bióticas entre diferentes especies implican la obtención de los recursos (v.g. luz, agua o nutrientes) necesarios para la sobrevivencia, lo que se traduce en el esfuerzo de un individuo para consumir estos recursos, total o parcialmente, o para impedir que los adquiera otro individuo (Del Val *et al.*, 2012).

Si se representa el efecto positivo de una especie sobre otra con un signo +, el efecto negativo con un signo -, y la ausencia de algún efecto con 0, pueden establecerse nueve distintas formas en que las poblaciones interactúan (Tabla 1). Cuando una especie mantiene y provee condiciones o recursos que son aprovechados por otra especie sin que esto afecte a su propio desarrollo, se establece una relación de *comensalismo* (0 +) (Smith, 1992). Como ejemplo de este tipo de interacciones están las plantas epífitas, que son plantas que crecen sobre otras plantas, obteniendo así soporte y una posición que les da ventaja sobre la vegetación que crece a nivel del suelo, pero que no captan agua ni nutrientes del hospedero al cual se adhieren (Benzing, 1990).

Tabla 1. Relaciones interespecíficas de los organismos (Fuente: Smith, 1992).

	+	0	-
+	Mutualismo (+ +)	Comensalismo (+ 0)	Depredación (+ -)
0	Comensalismo (0 +)	Neutralismo (0 0)	Amensalismo (0 -)
-	Depredación (- +)	Amensalismo (- 0)	Competencia (- -)

I.2 Plantas epífitas. Características y clasificación

Existen en el planeta alrededor de 25,000 especies de plantas vasculares que han desarrollado adaptaciones que les permiten germinar, colonizar y establecerse sobre la superficie de otras plantas, ya sea sobre sus ramas o troncos (Benzing, 1990; Zotz, 2016). Estas plantas se han denominado epífitas, término que deriva del griego *epi*, arriba, y *phyton*, planta, lo que literalmente indica que son plantas que crecen encima de otras plantas (Benzing, 1990; Ceja *et al.*, 2008). Las plantas epífitas tienen un papel importante en el mantenimiento de la biodiversidad en una gran variedad de ecosistemas (Benzing, 1990), ya que además de las relaciones que mantienen con el forofito (planta que les da sostén y sobre las que se establece una epífita), también establecen asociaciones con animales –principalmente insectos y aves– y sirven como refugio o alimento para ellos (Benzing, 1990; Ceja *et al.*, 2008). La mayoría de las plantas epífitas sólo utilizan a su hospedero como soporte, no obtienen ningún tipo de nutriente de él y generalmente no se establece ninguna relación metabólica entre ellos (Benzing, 1990; Benzing 2000; Lütge, 1989) (Figura 1).

A pesar de que las epífitas tienen ventaja sobre las plantas que crecen a nivel del suelo en lo que a captación de luz se refiere, tienen complicaciones para obtener nutrientes y agua de un ambiente árido, por lo que han desarrollado una serie de modificaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten captar dichos recursos del ambiente y almacenarlos (Ceja *et al.*, 2008). Estas adaptaciones les han permitido colonizar y desarrollarse exitosamente en una gran variedad de hábitats (Benzing, 1990).

Entre las adaptaciones morfológicas que han desarrollado las plantas epífitas existen modificaciones en la raíz, en hojas y tallos, e incluso en estructuras reproductivas. Presentan, por ejemplo, raíces con velamen que las protege del daño mecánico y que pueden almacenar agua; una disposición de las hojas en forma de roseta que actúa como un embudo que retiene el agua y la lleva hacia el centro, por lo que a esas especies se les denomina plantas tanque; engrosamiento y succulencia de hojas; tricomas foliares cuya función es captar humedad y nutrientes del

ambiente, además de reflejar la radiación solar reduciendo así el sobrecalentamiento y el daño por la luz; y, reducción del tamaño de las flores y producción de semillas aladas o *anemocóricas* para facilitar la dispersión a través del viento (Benzing, 1990; Ceja *et al.*, 2008; Luttge *et al.*, 1986; Ochoa, 2009). Además de las modificaciones anatómicas y morfológicas, las epífitas también presentan adaptaciones fisiológicas que les permiten mantener una pérdida mínima de agua. Muchas epífitas tienen un metabolismo fotosintético de tipo CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas), en el cual la apertura de estomas y la asimilación de CO₂ ocurre durante la noche, manteniendo mínima la pérdida de agua por transpiración. El CO₂ absorbido se asocia con el PEP (fosfoenolpiruvato) en una reacción que es catalizada por la enzima PEP carboxilasa, formando como producto ácido málico que es almacenado en las vacuolas en la noche y liberado durante el día, sufriendo una descarboxilación. El CO₂ desprendido en este proceso provoca el cierre de estomas, minimizando la pérdida de agua y un aumento de la concentración de CO₂ en las inmediaciones de la enzima RuBisCO, eliminando la fotorrespiración. Al final, el CO₂ es asimilado en el ciclo de Calvin-Benson (Curtis *et al.*, 2008; Echeverría *et al.*, 2010). Se ha reportado que la eficiencia hídrica de las plantas con metabolismo CAM es aún mayor que la de las C₄ (Smith y Winter, 1996). Además, algunas epífitas también desarrollan una asociación entre sus raíces y un hongo, formando así una micorriza, en la cual el hongo obtiene beneficio de los productos de la fotosíntesis de la epífita, mientras que ésta incrementa la absorción de agua y de nutrientes (Ceja *et al.*, 2008).



Figura 1. Varias plantas epífitas (*Tillandsia recurvata*) establecidas sobre *Opuntia streptacantha* en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México (Fotografía tomada por Tania Ramírez en 2018).

Se han elaborado diferentes clasificaciones de las plantas epífitas con base en sus características, tales como el hábitat donde crecen, la tolerancia climática que presentan, el tipo de sustrato donde se establecen y los mecanismos que utilizan para captar recursos. Benzing (1990) realizó una categorización que agrupa a las epífitas de acuerdo con su relación con el forofito, dependiendo del tiempo de su ciclo de vida que pasan sobre un hospedero para sobrevivir (Tabla 2). Las especies del género *Tillandsia* pertenecen al grupo de las epífitas verdadera, ya que la mayoría de sus individuos pueden permanecer todo su ciclo de vida sin tocar el suelo.

Tabla 2. Categorías de epífitas basadas en las relaciones con el hospedero o forofito (Fuente: Benzing, 1990; Ceja *et al.*, 2008).

Autótrofas	Heterótrofas
<p><i>Accidentales.</i> Especies en las cuales más del 95% de los individuos son terrestres, pero ocasionalmente algunos crecen y maduran sobre un forofito. Por ejemplo, especies de los géneros <i>Agave</i> y <i>Dryopteris</i>.</p>	<p><i>Parásitas.</i> Se distinguen de las demás categorías debido a que parasitan a su hospedero, utilizando raíces modificadas (haustorios) y obteniendo así nutrientes de él. Por ejemplo, los muérdagos del género <i>Viscum</i>.</p>
<p><i>Facultativas.</i> Especies cuyos miembros pueden llevar a cabo su ciclo de vida tanto en el suelo como sobre un forofito. Por ejemplo, algunas cactáceas del género <i>Mamillaria</i>.</p>	
<p><i>Hemiepífitas.</i> Son plantas que, aunque crecen sobre un hospedero, durante algún momento de su ciclo de vida tienen contacto con el suelo. Existen dos tipos de hemiepífitas:</p> <ul style="list-style-type: none"> • <u>Primarias.</u> Inician su ciclo de vida sobre un hospedero pero posteriormente producen raíces que alcanzan el suelo. Por ejemplo, algunos individuos del género <i>Ficus</i>. • <u>Secundarias.</u> Inician su ciclo de vida en el suelo pero después llegan a ser completamente dependientes del forofito, ya que sus tallos mueren gradualmente de abajo hacia arriba, perdiendo su conexión inicial con el suelo. Como ejemplos existen algunos helechos como <i>Bolbitis</i> y algunas aráceas como <i>Monstera</i>. 	
<p><i>Epífitas verdaderas.</i> Son aquellas especies en las que más del 95% de los individuos son epífitos y por lo tanto pueden pasar todo su ciclo de vida sin tener contacto con el suelo. Por ejemplo, diversas especies de <i>Tillandsia</i>, <i>Peperomia</i> y <i>Polypodium</i>.</p>	

I.3 Familia Bromeliaceae

Las plantas de la familia Bromeliaceae (“bromelias”) se encuentran distribuidas a lo largo de las regiones neotropicales de América, y en una pequeña porción tropical de África (Benzing, 2000), estableciéndose en una gran diversidad de ecosistemas como matorrales de duna costera, selvas secas, matorrales xerófilos y hasta páramos andinos (Mondragón *et al.*, 2011). Esta familia está compuesta por aproximadamente 3086 especies incluidas en 56 géneros, 27 de los cuales son de hábito epifito (Benzing, 2000; Mondragón *et al.*, 2011). Las bromelias se subdividen en tres subfamilias: Pitcairnioideae, compuesta principalmente por plantas terrestres; Tillandsioideae, formada por aproximadamente 800 especies, en su mayoría epífitas; y Bromelioideae, la cual se compone de plantas tanto epífitas como terrestres (Ramírez, 2008).

Entre las características que permitieron que la familia Bromeliaceae se diversificara de forma tan exitosa y se distribuyera en una gran variedad de ambientes del continente americano, se reconocen las siguientes: tienen cuerpos herbáceos pequeños; presentan hábitos rizomatosos; tienen tricomas foliares capaces de sustituir raíces, que además proveen de beneficios como la captación de agua, nutrientes y la reflexión de la luz; y presencia de metabolismo CAM, así como suculencia u otros mecanismos para sobrellevar una vida xerófita (Benzing, 2000; Mondragón *et al.*, 2011). Benzing (2000) propone una clasificación ecológica para las plantas pertenecientes a esta familia, basándose en sus características ecofisiológicas, tales como la forma y distribución de sus hojas, la función de sus raíces, el medio en el cual se establecen y la forma en que obtienen agua y nutrientes (Tabla 3).

Tabla 3. Tipos ecológicos en la familia Bromeliaceae (Modificado de: Benzing, 2000).

	Características	Raíces	Tricomas foliares	Hábito	Subfamilia
Tipo I	Enraízan únicamente en medios caracterizados por una amplia disponibilidad de agua. Las hojas no almacenan agua	Asociadas al suelo, absorben agua y nutrimentos	No absorbentes	Terrestre	La mayoría de las Pitcairniodeae y muchas Bromelioideae
Tipo II	Se establecen sobre rocas o gravilla. Tienen hojas suculentas que se sobrelapan en forma de roseta, formando espacios donde se almacena agua. También son llamadas <i>bromelias tanque</i>	Asociadas al suelo, absorben agua y nutrimentos.	Absorbentes, sobre la base de las hojas	Terrestre	Bromelioideae
Tipo III	Presentan hojas en forma de roseta, formando un tanque altamente desarrollado que almacena grandes cantidades de agua	Únicamente como soporte	Absorbentes, sobre la base de las hojas	Terrestres, saxícolas (crecen sobre rocas) y epífitas	Bromelioideae
Tipo IV	También denominadas <i>bromelias tanque con tricomas absorbentes</i>	Únicamente como soporte	Absorbentes, sobre la base de las hojas	La mayoría son epífitas	Tillandsioideae
Tipo V	Obtienen agua directamente de la atmosfera. No presenta arreglo de hojas en forma de tanque. También llamadas <i>bromelias atmosféricas</i>	De soporte y en ocasiones, ausentes.	Absorbentes, sobre todo el tallo.	La mayoría son epífitas o saxícolas.	Tillandsioideae

I.4 Parasitismo estructural

Las plantas epífitas no son organismos parásitos en el sentido estricto, ya que no establecen relaciones metabólicas con el forofito (Benzing, 1990; Flores *et al.*, 2009; Montaña *et al.*, 1997). En cambio, las plantas parásitas toman recursos de la planta sobre la que se establecen a partir de raíces modificadas llamadas haustorios (Musselman y Press, 1995), por lo que su infestación tiene un efecto negativo sobre el hospedero. Por ejemplo, en algunas especies del género *Pinus* se observó que los individuos parasitados por muérdago alcanzan una altura menor que los árboles no infectados, debido a que estas parásitas toman nutrientes y agua de los tejidos de su hospedero, afectando así su desarrollo (Queijeiro, 2015).

Como ya se aclaró, las plantas epífitas no son parásitas; sin embargo, se ha señalado que algunas de éstas pueden llegar a actuar como “parásitas de espacio” debido a que al alcanzar tamaños considerables compiten por la luz, agua y nutrientes con su hospedero (Lüttge, 1989). Este tipo de interacción planta-planta ha sido descrita como un *parasitismo de tipo estructural*, en el cual la “parásita” causa un efecto negativo en el forofito sin la necesidad de tomar agua o nutrientes del mismo (Montaña *et al.*, 1997). Debido a esto, el aumento en la densidad de la epífita puede influir en la putrefacción y ruptura de las ramas del hospedero, afectar el intercambio gaseoso y disminuir el área fotosintéticamente activa, además de favorecer la actividad microbiana que puede causar la muerte del mismo (Aguilar *et al.*, 2007; Lüttge, 1989; Montaña *et al.*, 1997; Páez *et al.*, 2005).

Un ejemplo de parasitismo estructural causado por epífitas es reportado por Stevens (1987), quien demostró experimentalmente el efecto que tiene la colonización de varias especies de lianas sobre *Bursera simaruba* (Burseraceae). En este trabajo se reporta que existe una correlación negativa entre la fecundidad del árbol hospedero y el grado de infestación de lianas establecidas sobre éste. Además, Stevens (1987) experimentalmente llevó a cabo la remoción de las lianas que colonizaban una muestra de los forofitos, registrando a través del tiempo un incremento del 148% en la producción de frutos de los árboles manipulados. Esto implica que, a pesar de que ninguna de las especies de lianas presentes en el

estudio penetró el sistema vascular del hospedero, fue evidente la reducción de la producción de sus frutos. El autor señala que este comportamiento posiblemente se deba a los mecanismos de adhesión de las lianas, las cuales envuelven las ramas del forofito, sus tejidos se lignifican perdiendo plasticidad y causan la constricción de los sistemas vasculares del hospedero, ocasionando así una especie de asfixia que repercute en el transporte de recursos y, por lo tanto, en la formación de estructuras como los frutos. La acción de la epífita *Tillandsia recurvata*, sistema de estudio de esta investigación, como parásita estructural ha sido reportada en diversos trabajos, algunos de los cuales se enlistan más adelante.

I.5 Establecimiento de *Tillandsia recurvata* y efecto sobre sus forofitos más frecuentes

Las epífitas pertenecientes al género *Tillandsia* –y en específico *Tillandsia recurvata*– prefieren ciertos hospederos con mayor frecuencia que otros, debido a las características específicas que cada forofito presenta y que generan los microambientes que son más adecuados para germinación y supervivencia de la planta (Bernal *et al.*, 2005; Montaña *et al.*, 1997). Entre las características de la arquitectura que favorecen la colonización de estas epífitas sobre determinados hospederos y permiten que sean más abundantes, tenemos: cortezas rugosas con una superficie no exfoliante y con presencia de espinas u otras estructuras que favorecen la acumulación de sustrato y la retención de humedad; la altura del forofito, ya que en los árboles más altos la radiación fotosintéticamente activa es mayor, al igual que su capacidad para capturar las semillas dispersadas, aunado al hecho de que en el dosel superior la velocidad del viento es mayor, permitiendo una mejor ventilación y regulación de la temperatura (Bernal *et al.*, 2005; Escutia, 2009; Ochoa, 2009). Además, se ha observado que esta epífita prefiere establecerse sobre árboles con copas más abiertas donde recibe condiciones de alta radiación solar, ya que las posibilidades de germinación aumentan con la cantidad de luz (Escutia, 2009; Moron-Torres, 2017; Winkler *et al.*, 2007). Sin embargo, en zonas de climas más xéricos, la exposición a la luz puede causar que la epífita esté sometida a un estrés hídrico pronunciado, siendo la desecación la principal causa de muerte de epífitas en estadios juveniles (Winkler *et al.*, 2007). Asimismo, en estos

ambientes secos se ha observado que *T. recurvata* se concentra más abundantemente en la parte central e interna del forofito, donde la radiación solar es más reducida y el microambiente es más adecuado para su desarrollo (Escutia, 2009).

Se ha reportado que, bajo determinadas condiciones de ambientes modificados, pueden desatarse ciertos mecanismos que convierten a las plantas epífitas (v.g. *Tillandsia recurvata*) en serios problemas fitosanitarios para la industria forestal (Flores *et al.*, 2009; INIFAP, 2007). Una colonización severa de *T. recurvata* sobre un árbol genera competencia por la captación de luz; además, causa sobrepeso en las ramas que las sostienen y puede bloquear el intercambio de gases, afectando la respiración, la transpiración y la fotosíntesis, provocando progresivamente la asfixia de las ramas (Montaña *et al.*, 1997). Esta relación negativa entre *T. recurvata* y su forofito ha sido reportada como un parasitismo de tipo estructural (Montaña *et al.*, 1997), interacción evidenciada por diversos estudios desarrollados en una variedad de hospederos. En dichos estudios se ha demostrado que, sin que la epífita tome recursos de su sistema vascular, puede causar un efecto negativo en el crecimiento (Flores-Palacios *et al.*, 2014; Montaña *et al.*, 1997; Moron-Torres, 2017; Soria *et al.*, 2014), en la arquitectura (Aguilar *et al.*, 2007; Páez *et al.*, 2005) y en la producción de estructuras reproductivas (Castellanos-Vargas *et al.*, 2009) del hospedero.

Los efectos negativos del huésped sobre el hospedero pueden ser diversos. Por ejemplo, el establecimiento de *T. recurvata* (i.e. parásita estructural) sobre las ramas de *Parkinsonia praecox* (Fabaceae) tiene un efecto negativo en la dinámica de los brotes presentes en ellas, ya que en las ramas donde el grado de infestación era más severo, la proporción de brotes muertos fue mayor y la de brotes vivos fue menor (Montaña *et al.*, 1997). *Prosopis laevigata* (Fabaceae) es una especie en la que se ha reportado una gran incidencia de colonización por parte de *Tillandsia recurvata*. En el Jardín Botánico de Cadereyta de Montes, Moron-Torres en 2017 registró que la epífita en esta especie estuvo presente en 82.85% de los individuos de *Prosopis* censados, con un total de 1764 epifitas contabilizadas en este

porcentaje de forofitos, colonizando en promedio 61 epífitas por hospedero. Soria *et al.*, 2014 reportan que existieron diferencias significativas en el número de hojas nuevas producidas en árboles de *P. laevigata* con diferentes grados de infestación de *T. recurvata*. En los forofitos con una carga naturalmente baja de *T. recurvata*, la producción de hojas nuevas fue mayor comparada con los que tenían una carga naturalmente más alta, alcanzando hasta un 1000% de diferencia entre ambas variables. En este estudio, además, se llevó a cabo un tratamiento de remoción de epífitas en los hospederos con mayor colonización, mostrando diferencias significativas en la producción de hojas nuevas después de la eliminación de *T. recurvata*, aumentando ésta considerablemente (>100%). La relación entre el grado de infestación de la epífita y la producción de hojas y/o brotes nuevos se ha asociado con la probable inhibición de la fotosíntesis que se lleva a cabo en las ramas de los hospederos y con la competencia por luz y nutrientes causada por la agregación de la epífita sobre ellos (Montaña *et al.*, 1997; Soria *et al.*, 2014) (Figura 2).



Figura 2. Colonización de *Tillandsia recurvata* sobre un forofito presente en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México (Fotografía tomada por Alejandro Moyers en 2016).

En el trabajo de Páez *et al.* (2005), igualmente sobre *Parkinsonia praecox*, se demostró que a pesar de que los rizoides de *T. recurvata* no penetran los tejidos del hospedero, en el área del árbol donde la epífita se establece se desarrolla un súber de reacción bajo la epidermis, el cual actúa como protección a posibles infecciones, pero también afecta negativamente el transporte del dióxido de carbono hacia los tejidos internos e incluso dificulta la disipación de calor y luz. Aunado a esto, los mismos autores indican que el sobrepeso causado por el establecimiento de múltiples individuos de *T. recurvata* sobre las ramas del árbol impide su óptimo desarrollo arquitectónico. Por su parte, Aguilar *et al.* (2007) han señalado que la infestación de *T. recurvata* en *Prosopis laevigata* (Fabaceae) puede causar modificaciones anatómicas a nivel de la corteza, dañando los tejidos, afectando la distribución de las células del xilema secundario y reduciendo el número y el

diámetro de los vasos, entorpeciendo así la movilidad de nutrientes y agua, además de favorecer el ataque de patógenos en los tejidos del forofito.

También se realizó un trabajo sobre *Fouquieria splendens* (Fouquieriaceae), en el cual se demostró que existe una correlación positiva y significativa entre el nivel de infestación de *T. recurvata* y el número de flores muertas en este forofito, afectando la colonización de la epífita directamente en la reproducción de su hospedero (Castellanos-Vargas *et al.*, 2009).

Sumado a los efectos negativos que puede generar una severa colonización de la epífita sobre la estructura y la reproducción del forofito, Cabrera (1995) reporta que los rizoides de *T. recurvata* segregan compuestos llamados hidroperoxicicloartanes, que también afectan negativamente al hospedero, ya que actúan como inhibidores o antibióticos alelopáticos, que pueden provocar la muerte de yemas y la abscisión del follaje del mismo.

En contraste con todos los estudios que reportan las afectaciones negativas que directa e indirectamente puede llegar a causar una severa colonización de *T. recurvata*, existe un estudio de reciente publicación el cual propone que en realidad esta epífita no influye de forma negativa en el crecimiento ni en la reproducción del forofito, y que entre las plantas se establece una relación de comensalismo. Este trabajo realizado por Flores-Palacios (2016) consistió en experimentos en campo para evaluar la dinámica de los brotes en individuos de *Parkinsonia praecox* colonizados por *T. recurvata*, midiendo los efectos de la transplatación y remoción de las epífitas y de varios niveles de sombra (0, 35, 50 y 80%) sobre el hospedero. Los resultados sugieren que la supervivencia de los brotes es independiente de la presencia de la epífita, ya que la correlación entre el nivel de infestación y el porcentaje de brotes muertos es débil, siendo de menos del 0.3% (aunado a que la diferencia en la cantidad de brotes vivos o muertos entre los hospederos a los que se les removió la epífita y los que mantuvieron la colonización fue del 0.7%). El autor señala que en realidad son los diferentes niveles de sombra los que reducen la supervivencia de los nuevos brotes, disminuyéndola hasta en un 75%, debido a que obstruye la radiación fotosintéticamente activa y modifica el microclima. Se

menciona que cualquier factor que disminuya la cantidad de luz que recibe el hospedero (como el dosel de árboles vecinos), incluyendo la presencia de *T. recurvata*, afectará el crecimiento de *P. praecox*. Incluso estos autores sugieren que la colonización de *T. recurvata* en este forofito puede traerle algunos beneficios como el incremento en la humedad relativa y la disminución de la temperatura en las ramas, por lo que su presencia puede ser tolerada en este hospedero, particularmente, en un ambiente seco como el matorral xerófilo de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Sin embargo, también se menciona que esta relación comensalista se presenta en hospederos con una carga relativamente baja de epífitas, ya que se aclara que ramas de *P. praecox* con una cubierta de más del 35% de *T. recurvata* presentarían un crecimiento reducido y que en ambientes donde la epífita es mucho más abundante sí puede haber daños en los hospederos, como lo reporta el mismo autor para otro sitio de estudio, el Desierto Chihuahuense (Flores-Palacios *et al.*, 2014).

Estos trabajos revelan que el factor clave que determina que las epífitas como *Tillandsia recurvata* actúen como parásitas estructurales (Montaña *et al.*, 1997; Soria *et al.*, 2014) o como comensalistas (Callaway *et al.*, 2002; Flores-Palacios *et al.*, 2016) sobre sus hospederos es el nivel o grado de infestación. Se reporta que en forofitos o ramas con una carga grande de epífitas, la mortalidad de estructuras como los brotes (Montaña *et al.*, 1997) o flores (Castellanos-Vargas *et al.*, 2009) es elevada, observándose también que árboles con un grado de infestación severo presentan una reducción en su crecimiento y daños notorios (Flores-Palacios *et al.*, 2014), así como una disminución en la producción de hojas nuevas (Soria *et al.*, 2014) en comparación con forofitos que tienen un nivel de infestación bajo.

Los contrastes entre estudios hacen más evidente la necesidad de realizar estudios experimentales que aporten más información sobre la interacción de esta epífita con diferentes hospederos y en distintos ambientes. Estos estudios permitirán dilucidar los efectos que produce (sean positivos, negativos o neutros) sobre el forofito en el que se establece.

1.6 Control de la infestación de *Tillandsia recurvata*

Debido a los reportes sobre la gran incidencia de *Tillandsia recurvata* en una amplia diversidad de especies de hospederos, a los efectos negativos sobre éstos y a las consecuentes afectaciones en la industria forestal en lo que a producción de recursos maderables y no maderables se refiere, es posible establecer que en determinados ambientes esta epífita puede ser considerada una plaga; es decir, “organismos, como animales o plantas, cuyo crecimiento poblacional ha alcanzado niveles que generan un impacto negativo significativo sobre los ecosistemas naturales, semi-naturales o sobre las actividades productivas humanas” (CONABIO, 2014) o, en términos más antropocéntricos, “especie que afecta directa o indirectamente a la especie humana, ya sea porque provoque daños en las áreas de producción, consuma o contamine alimentos almacenados, cause daños en la infraestructura, transmita enfermedades o provoque la muerte a personas o animales domésticos” (Monge, 2007). Como respuesta a estos reportes, se han diseñado métodos químicos y físicos para tratar de contener la expansión de esta epífita y controlar así sus poblaciones.

Entre los métodos químicos utilizados para controlar la colonización de la epífita está el uso del herbicida simazina, el cual fue utilizado por Caldiz y Beltrano (1989) y demostró ser eficiente en la eliminación de *T. recurvata* y *T. aëranthos* en nueve diferentes hospederos en La Plata, Argentina, reduciendo las poblaciones casi en un 100%. Este compuesto es absorbido por los tricomas foliares de la epífita, afectando su metabolismo y causando su muerte sin ocasionar daño alguno a la planta hospedera. En el mismo sitio de estudio, Bartoli *et al.* (1993) intentaron controlar las poblaciones de *T. recurvata* y *T. aëranthos* utilizando la combinación de los diferentes herbicidas simazina-diclobenil y atrazina-diclobenil, siendo la primera la más efectiva en la eliminación de las epífitas.

Valencia-Díaz *et al.* (2010) realizaron en Tepoztlán, México un estudio para determinar si los compuestos producidos por la corteza de diferentes hospederos de *T. recurvata* tienen un efecto en la germinación de las semillas de la epífita. Los autores reportan que los extractos alelopáticos de la corteza tales como flavonoides,

terpenos, fenoles y alcaloides y la combinación de ellos inhiben la germinación de las semillas de *Tillandsia recurvata*. Además, probaron el efecto de diferentes diluciones de dos compuestos comerciales en la germinación de la epífita: el fitol (Aldrich, Fitol 97%, mezcla de isómeros) y ácido palmítico (Reasol, ácido hexadecanoico) resultando que ambos inhibieron la germinación de las semillas de *T. recurvata* hasta 57% y 65%, respectivamente.

Crow (2000) utilizó varios métodos para el control de la epífita, tales como la remoción manual y el uso de agua rociada a alta presión, así como el uso de algunos fungicidas comerciales a base de cobre tales como Kocide® 101, 4.5LF, DF y 2000, reportando una eliminación efectiva de las epífitas.

Otras sustancias que han demostrado ser eficientes en el control de *T. recurvata* son el bicarbonato de sodio (NaHCO_3) y los productos a base de sulfato de cobre asociados con cal, los cuales deshidratan rápida y eficientemente a las epífitas sin ocasionar efectos negativos sobre el hospedero (Flores *et al.*, 2009; Torres, 2012; Torres y Flores, 2012). Torres y Flores (2012), llevaron a cabo el control de la epífita en bosques de *Pinus cembroides* utilizando tres diferentes productos: bicarbonato de sodio, sulfato de cobre y el herbicida Muérdago Killer®, mostrando resultados positivos al causar la muerte de los individuos de *T. recurvata*. Sin embargo, ninguno de los tres productos logró desprender a la epífita de su anclaje en el hospedero, por lo que los autores optaron por usar, después del tratamiento químico, un aspersor de motor para aplicar aire a las plantas, obteniendo así un desprendimiento del 23.01% de las mismas.

En el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México, se realizó un trabajo en el cual se evaluó la efectividad de tres diferentes compuestos comerciales en la eliminación de las agregaciones de *T. recurvata* sobre *Prosopis laevigata* y en el control de sus poblaciones. Los compuestos químicos aplicados fueron bicarbonato de sodio (80 g/L), fungicida a base de cobre (1 g/L, Cupravit®) y herbicida 2,4-D (75 mL/15L, Amina 4 Diablo®). En este grupo, el bicarbonato de sodio fue el tratamiento más efectivo al causar la muerte de un 60% de los individuos de *T. recurvata*, mientras que el herbicida y el fungicida

tuvieron una mortalidad cercana al 30% (Moron-Torres, 2017). Velázquez (2011) también utilizó bicarbonato de sodio a una concentración de 80g/L para controlar las poblaciones de *T. recurvata* presentes en Coahuila, México, obteniendo un gran porcentaje de mortalidad de la epífita (77.5%) pero con el inconveniente de que las plantas no se desprendieron de su hospedero, haciendo necesaria una posterior remoción manual.

También se han llevado a cabo métodos de control mecánico, recurriendo a la remoción manual de la epífita, podando la totalidad de las ramas del hospedero que se encuentran infestadas y posteriormente incinerando los productos de la poda (CONAFOR, 2007; Flores *et al.*, 2009). En los esfuerzos por realizar de forma más eficiente la disminución de la infestación de *T. recurvata* en *Pinus cembroides*, también se han combinado ambos tipos de control, el químico y el manual, aplicando bicarbonato de sodio en una concentración de 80 g/L y eliminando mecánicamente las epífitas presentes en las ramas verdes del hospedero, mediante el uso de machetes, hachas, varillas y motosierras (Torres, 2012).

A pesar de los variados esfuerzos y diversos métodos de control propuestos para intentar contener la infestación de las poblaciones de *Tillandsia recurvata* sobre hospederos de importancia económica y ecológica, no se ha demostrado convincentemente cuál de estos métodos es más efectivo para este fin. De ahí que, en el presente trabajo, se probaron diferentes concentraciones de bicarbonato de sodio (NaHCO_3) sobre los individuos de *Tillandsia recurvata*, comparando la efectividad del químico y buscando la posibilidad de reducir costos en el tratamiento al utilizar una menor cantidad que la que ha sido reportada. Asimismo, también se llevó a cabo un método de remoción manual de la epífita para establecer cuál de los tratamientos es más eficiente en el control de la misma sobre los individuos de *O. streptacantha* presentes en el Jardín Botánico de Cadereyta de Montes.

I.7. Justificación

En varios estados del norte y centro de México, como Coahuila, Nuevo León, Michoacán, Chihuahua, Tamaulipas, San Luis Potosí y Querétaro, la presencia de *T. recurvata* se ha convertido en uno de los principales problemas de salud para los recursos forestales, afectando tanto a los recursos maderables como a los no maderables (Flores *et al.*, 2009; INIFAP, 2007; Torres y Flores, 2012). Tan sólo para el estado de Coahuila se reporta un aproximado de 60 mil hectáreas de arbolado infectado por esta epífita (Flores *et al.*, 2009). Para Nuevo León la cifra es más alta con una superficie de 86,819 hectáreas afectadas, principalmente en las poblaciones de *Pinus cembroides*, pero estando presente también en *P. arizonica*, *P. greggii* y *Quercus spp.*, causando daños e incluso la muerte de sus hospederos (INIFAP, 2007).

Debido a las afectaciones en la industria forestal, a los efectos negativos en los hospederos, sumado al hecho de que se han realizado escasos estudios experimentales que evalúen el efecto de la infestación de *T. recurvata* sobre la salud, crecimiento y reproducción de sus forofitos (Flores-Palacios, 2016 y Soria *et al.*, 2014), llevar a cabo estudios *in situ* que aporten información a este rubro ha tomado gran relevancia. Conociendo más a profundidad las características de esta interacción planta-planta se podrá determinar cuál es la estrategia correcta para controlar las poblaciones de la epífita y establecer el método de control más eficiente. Esta estrategia debe basarse en las características del hospedero y el daño que pueda llegar a generar la infestación, principalmente en especies de importancia ecológica, económica y estética. En el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, en Querétaro, se ha reportado que hasta un cuarto de la vegetación de plantas leñosas presenta algún grado de colonización de *T. recurvata*, principalmente individuos pertenecientes a las familias Fabaceae y Cactaceae (Moron-Torres, 2017), como *Opuntia streptacantha* (Figura 3), por lo que es prioritario establecer métodos de control para evitar que la epífita cause daños notables a los ejemplares botánicos del Jardín, ya que además de su importancia ecológica y biológica, también poseen relevancia estética debido a que están

expuestos al público en general y son importantes para la divulgación científica de la vegetación de la región (Ing. Emiliano Sánchez, *com. pers.*).

En nuestro país existen pocos estudios en los que se evalúen métodos de control para las poblaciones de esta epífita. No obstante, se ha reportado que uno de los más viables es la aplicación de bicarbonato de sodio sobre las agregaciones de *T. recurvata* (Flores, *et al.*, 2009; Moron-Torres, 2017; Torres, 2012; Torres y Flores, 2012) ya que, además de ser un tratamiento relativamente económico, es “ecológicamente amigable” y no se señalan daños al forofito (Torres, *et al.*, 2012; Moron-Torres, 2017). También se ha reportado la efectividad en el control de la epífita con la aplicación de métodos de control mecánico, removiéndola de forma manual (CONAFOR, 2007; Flores *et al.*, 2009). En este trabajo se probaron ambos métodos para evaluar la efectividad de cada uno en el control de *T. recurvata*.



Figura 3. Individuo de *Opuntia streptacantha* infestado por *Tillandsia recurvata* en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México (Fotografía tomada por Alejandro Moyers en 2017).

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo fue determinar si la infestación de *Tillandsia recurvata* produce algún efecto en el crecimiento, la estructura y la reproducción de su hospedero (*Opuntia streptacantha*); además, establecer el método de control más eficiente para regular la infestación de la epífita sobre este forofito.

Los objetivos particulares, son los siguientes:

1. Establecer en qué parte de la arquitectura de *O. streptacantha* existe una mayor infestación de *T. recurvata*.
2. Comparar la producción de botones, flores, frutos y cladodios nuevos entre plantas sanas y plantas infestadas por *T. recurvata*.
3. Probar dos distintos métodos de control (químico y mecánico) de las poblaciones de *T. recurvata*, y determinar cuál es el más efectivo.

Las hipótesis del trabajo fueron:

Basado en los reportes de afectaciones sobre otros hospederos, la infestación de *T. recurvata* sobre individuos de *Opuntia streptacantha* tiene un efecto negativo sobre la cactácea, que puede reflejarse en daños sobre sus ramas y cladodios, en una disminución de su crecimiento y en una baja producción de botones florales, flores y frutos.

Se espera que el método de control químico utilizando bicarbonato de sodio sea el más eficiente para el control de las poblaciones de *Tillandsia recurvata*, causando altos niveles de mortalidad de la epífita, debido a los múltiples trabajos en que se reporta su efectividad

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. La planta epífita *Tillandsia recurvata* L. (L.)

III.1.1. Distribución

Tillandsia recurvata (Linneo, 1762) (Bromeliaceae) es una planta epífita conocida comúnmente como heno de mota, gallinita, gallitos, pachtle, paxtle, paistle hichicome, hichiconi o clavel del aire (Torres y Flores, 2012) (Figura 4). Se encuentra ampliamente distribuida en todo el continente americano, hallándose desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina (Benzing, 1990), habitando en las copas de arbustos y árboles leñosos de ecosistemas semi-áridos neotropicales como el bosque tropical caducifolio y principalmente, el matorral xerófilo (Montaña *et al.*, 1997; Rzedowski, 1978). Frecuentemente coloniza cables de luz y teléfono a lo largo de su distribución (Wester y Zotz, 2010; M. Mandujano, *obs. pers.*). En México, esta epífita presenta una amplia distribución, reportándose en todos los estados del país excepto en Baja California Sur (Páez, 2005).

III.1.2. Descripción de la especie

Tillandsia recurvata es una planta caulescente, de 4 a 15 cm de alto que presenta una forma de crecimiento compacto. Sus hojas tienen acomodo dístico, miden de 5 a 10 cm de largo, son rígidas, estrechas y puntiagudas y tienen un color verde-grisáceo, originándose del tallo central de la planta a través de vainas elíptico ovaladas, cubiertas de escamas y tricomas absorbentes que le permiten captar y almacenar el vapor de agua presente en el ambiente con una gran eficiencia, incluso más que el agua de la lluvia (experimentalmente se midió su capacidad de almacenaje de agua, obteniéndose 0.19 mm para lluvia y 0.54 mm para vapor, Guevara-Escobar *et al.*, 2010). Tiene un escapo terminal de hasta 13 cm de largo y 0.5 mm de diámetro con una inflorescencia con 1 o 2 brácteas florales. Las flores son erectas, con sépalos lanceolados de 4 a 9 mm de largo, pétalos angostos de 1 cm de largo, de color lila o violeta, con estambres insertos más largos que el pistilo y con una floración que se da en otoño (de junio a septiembre). Posee frutos capsulares cilíndricos y delgados de hasta 3 cm de largo que maduran en invierno liberando semillas fusiformes de 2 a 3 mm de longitud (de 50 a 60 semillas por

cápsula, Páez, 2005), con un coma plumoso en el extremo apical formado por tricomas largos originados de las células de la capa externa de la testa (Benzing, 2000; Bernal *et al.*, 2005; Rzedowski, 2010; Wester y Zotz, 2011). Esta estructura plumosa permite una dispersión a grandes distancias por acción del viento y favorece la adhesión de la semilla a ciertos sustratos (Benzing, 2000; Montaña *et al.*, 1997; INIFAP, 2007) Se ha reportado que, en condiciones de laboratorio, las semillas de *Tillandsia recurvata* pueden germinar en un rango de temperatura que va desde los 15 a los 35° C, así como en diferentes valores de humedad relativa (50, 75, 85 y 99%). Usando estos valores y manipulando la presión osmótica en un gradiente de 0 a -0.6 MPa, el tiempo de germinación de las semillas es de 4 a 24 horas (Montes-Recinas *et al.*, 2012). Esta planta se adhiere al hospedero mediante estructuras llamadas rizoides, cuya función no es la obtención de nutrientes o agua, sino únicamente la de anclarse y sostenerse al hospedero (Benzing, 2000; Montes-Recinas *et al.*, 2012).



Figura 4. *Tillandsia recurvata* establecida sobre *Opuntia streptacantha* en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México (Fotografía tomada por Tania Ramírez en 2018).

III.1.3. Fisiología

Tillandsia recurvata, como gran parte de las plantas epífitas y de la familia Bromeliaceae, ha desarrollado una serie de adaptaciones que le permiten sobrellevar un ciclo de vida xerofito. Presenta un metabolismo de tipo CAM como adaptación a ambientes de escasa humedad y alta radiación solar (Benzing, 2000; Ceja *et al.*, 2008). La apertura de estomas y la absorción de CO₂ ocurre principalmente durante la noche (Mondragón *et al.*, 2011), disminuyendo la pérdida de agua, que en esta especie se ha reportado como mínima, al igual que la pérdida de CO₂ durante el día (Benz y Martin, 2006). Posee hojas suculentas con tejido almacenador de agua y la captación de ésta y de nutrientes se lleva a cabo a través de las mismas hojas, las cuales están cubiertas de tricomas foliares peltados que le confieren una gran capacidad de toma y almacenaje de agua a través la humedad presente en el ambiente en forma de vapor, que en la temporada seca es un recurso

hídrico importante (Guevara-Escobar *et al.*, 2010), además de que permiten la reflexión de la radiación solar evitando la desecación, facilitando su supervivencia en periodos de escasez de agua prolongados y favoreciendo su establecimiento sobre hospederos vivos o inertes, ya sean orgánicos o inorgánicos (Benzing, 2000; Ceja *et al.*, 2008; Flores *et al.*, 2009; Mondragón *et al.*, 2011).

III.1.4. Ecología

Según la clasificación de Benzing (1990), *T. recurvata* forma parte de las epífitas verdaderas, ya que es una planta autótrofa que puede pasar todo su ciclo de vida sin estar en contacto con el suelo y que del hospedero únicamente obtiene, de manera directa, el soporte para establecerse. Asimismo, según la tipificación de la familia Bromeliaceae (Benzing 2000), de acuerdo con sus características ecológicas, *T. recurvata* pertenece al Tipo V, ya que posee una gran abundancia de tricomas foliares absorbentes y se considera una bromelia atmosférica. Esta epífita es una planta perenne cuya floración ocurre durante el verano, la producción de frutos se da en otoño, su maduración en invierno y la liberación y dispersión de las semillas se lleva a cabo durante la primavera (Páez, 2005) (Tabla 4).

Tabla 4. Etapas fenológicas de *Tillandsia recurvata* en El Valle de Zapotitlán de las Salinas perteneciente a la región fisiográfica Tehuacán- Cuicatlán (Fuente: Páez, 2005).

	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Floración	+++	++	+++	+++	.	.	.
							+					
Fructificaci n									+++	+++	+++	
Maduración	+++	+++										+++
Dispersión		+++	+++	+++								

Esta planta presenta una gran diversidad de forofitos, ya que puede hospedarse en arbolado grande, mediano o chico y en plantas arbustivas. Se ha observado mayor ocurrencia en plantas leñosas como pinos, encinos, fresnos,

mezquites y huizaches (Flores *et al.*, 2009). Entre las especies que más reportes de colonización presentan están *Parkinsonia praecox*, *Prosopis laevigata*, *Fouquieria splendens* y *Pinus cembroides*, señalándose en todas ellas efectos negativos por la infestación de la epífita (Aguilar *et al.*, 2007; Castellanos-Vargas *et al.*, 2009; Flores *et al.*, 2009; Flores-Palacios *et al.*, 2014; INIFAP, 2007; Montaña *et al.*, 1997; Páez *et al.*, 2005; Soria *et al.*, 2014). En el Jardín Botánico de Cadereyta, Morron-Torres (2017) encontró que un 50% de las familias botánicas censadas en la zona silvestre del jardín presentan algún grado de colonización de *T. recurvata*, además de un 26.62% de toda la vegetación leñosa, siendo las familias Fabaceae y Cactaceae, con un 27.82% y 25.34% de individuos infectados, respectivamente, las que más incidencia de la epífita registran. Esta infestación abarca principalmente a las especies *Mimosa aculeaticarpa*, *Prosopis laevigata*, *Leucaena leucocephala*, *Opuntia* spp. y *Cylindropuntia* spp.

Además de las interacciones planta-planta, también se han reportado relaciones con otros tipos de organismos. Debido a la acumulación de sustrato y humedad, propiciada por la configuración de sus hojas, se favorece del desarrollo microorganismos como algas cianófitas (Huidobro, 1988) y bacterias fijadoras de nitrógeno, con las cuales incluso se puede llegar a establecer una relación de simbiosis mutualista (Brighigna *et al.*, 1997; Puente y Bashan, 1994). También se ha señalado la presencia de artrópodos como insectos y arácnidos e incluso de pequeños reptiles, en las agregaciones de *T. recurvata* y de otras especies del género, ya que utilizan las hojas de la epífita como refugio (Huidobro, 1988; Luna y Jones, 2002; Moyers, *obs. pers.*).

III.1.5. Usos y aplicaciones

Se han reportado diversos usos para *Tillandsia recurvata*. Se ha utilizado esta epífita como materia prima para realizar vermicompostas (Covarrubias *et al.*, 2012). Se reporta un potencial uso forrajero, específicamente en ganado caprino, incorporando a *Tillandsia recurvata* en su dieta y como suplemento alimenticio durante las épocas de sequía en las que el forraje es escaso, ya que se menciona que los valores nutricionales y minerales de la epífita son mayores que los del

maguey, el nopal y el rastrojo, evitando así la desnutrición del ganado (INIFAP, 2015). De igual forma, se ha utilizado a esta epífita como sustrato para el cultivo de pepino en invernadero en sustitución de la fibra de coco, demostrando un buen rendimiento en el desarrollo de la planta ya que mostró tener buena retención de humedad (Rodríguez, 2013). Debido a su actividad antibacteriana (Espinosa *et al.*, 2003) también se ha registrado un uso medicinal, consumiéndose la epífita en forma de infusión para acelerar la cicatrización de heridas (Huidobro, 1988). Incluso se han registrado usos alimenticios, ya que se consumen en forma de ensaladas las hojas más tiernas (Huidobro, 1988). También se ha observado el aprovechamiento de *Tillandsia recurvata* en la elaboración de adornos navideños (Huidobro, 1988; Mondragón *et al.*, 2011; Páez, 2005).

III.2. El hospedero o forofito *Opuntia streptacantha* Lem.

Opuntia streptacantha (Lemaire, 1839) (Cactaceae) conocida comúnmente como nopal cardón o nopal hartón (Bravo-Hollis, 1978) es endémica de México y es uno de los nopales característicos de la zona árida del Altiplano Mexicano, distribuyéndose en los estados de Aguascalientes, Guanajuato, Hidalgo, Puebla, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí y Zacatecas (Bravo-Hollis, 1978; UACH, 2015). Esta cactácea es arborescente, alcanzando hasta 5 m de altura. Presenta múltiples ramificaciones que nacen de un tronco bien definido de hasta 45 cm de diámetro. Posee areolas pequeñas y cercanas entre sí. Tiene un gran número de espinas que se encuentran extendidas, de color blanco y glóquidas color café rojizo. Sus flores son de un tamaño que va de 7 a 9 cm de ancho, de color amarillas hasta anaranjadas, con sépalos rojizos, filamentos verdosos o rojizos y lóbulos del estigma, de 8 a 12, y de color verde. Su fruto globoso mide aproximadamente 5 cm de diámetro, con un rojo oscuro o a veces con una tonalidad amarillenta (Bravo-Hollis, 1978; UACH, 2015) (Figura 5).

Esta cactácea es una de las especies características y más abundantes del matorral xerofilo crasicale, tipo de vegetación en la cual predomina la asociación de nopales integrada por *Opuntia streptacantha* con especies como *O.*

leucotricha, *O. megacantha*, *O. cantabrigiensis*, *O. robusta*, *O. imbricata*, y por diferentes especies de los géneros *Mammillaria*, *Ferocactus*, y *Echinocactus*, además de plantas de otras familias como *Prosopis juliflora*, *Larrea tridentata*, *Yucca decipiens*, *Jatropha dioica* y *Acacia* sp. (Bravo-Hollis, 1978), resaltando así la relevancia de *O. streptacantha* en la composición vegetal de las zonas donde se distribuye.

Opuntia streptacantha tiene una gran importancia económica, ya que representa una fuente de sustento y de trabajo para los campesinos de las regiones donde habita (López *et al.*, 1997). Se aprovechan varias estructuras de este nopal como lo es el fruto, el cual se consume fresco o se procesa para producir el llamado queso de tuna. Los cladodios jóvenes (tallos aplanados en forma de raqueta o penca) también se utilizan como alimento, ya que cuando se encuentran tiernos son consumidos como verdura. Además, se usan las pencas maduras como forraje para consumo del ganado (Bravo-Hollis, 1978; López *et al.*, 1997).



Figura 5. *Opuntia streptacantha* presente en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México (Fotografía tomada por Tania Ramírez en 2018).

III.3. Sitio de estudio

El municipio de Cadereyta de Montes forma parte del semidesierto Queretano-Hidalguense, el cual también es una porción del Desierto Chihuahuense (CONABIO, 2015). Se considera a Cadereyta como la región semidesértica y con presencia de cactáceas más importante de Querétaro. Sin embargo, dada la variada geografía del territorio municipal, se puede encontrar una amplia diversidad de ambientes en el mismo, pasando desde bosques tropicales en las zonas bajas del Cañón del Río Moctezuma, hasta bosques templados en la cima de la Sierra de El Doctor (CONABIO, 2015).

El estudio se llevó a cabo específicamente en la zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes “Ing. Manuel González de Cosío”, el cual se ubica al sureste de la ciudad de Cadereyta de Montes, Qro. (20° 41' 15.8" N y 99° 48' 17.7" O, 2046 m s.n.m) (Figura 6). La vegetación presente de forma natural en esta zona corresponde a un matorral xerófilo crasicaule; el clima es de tipo BS1 kw (w) (semi-seco templado con lluvias en verano); la temperatura promedio anual comprende un rango de 12° a 19°C; la precipitación promedio es de aproximadamente 550 mm al año y el suelo tiene un origen volcánico, compuesto por una mezcla de vertisol pélico y feozem háplico (CONCYTEQ, 2015; INEGI, 2016).



Figura 6. Zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México (Fotografías tomadas por Alejandro Moyers en 2016).

III.4. Determinación de la preferencia de establecimiento de *Tillandsia recurvata*

Para establecer en qué parte de la planta hospedera existe una mayor infestación de *T. recurvata*, se seleccionaron al azar 35 individuos de *O. streptacantha* y cada uno se dividió en estratos de altura diferentes, tomando la altura total del individuo y dividiéndola entre tres. Se obtuvieron así tres estratos para cada planta: bajo, medio y alto. Para cada uno de estos estratos se eligieron al azar dos ramas y de éstas se retiraron manualmente todas las agregaciones de *T. recurvata* presentes para así contabilizarlas. Para establecer en qué estado de los cladodios hay mayor

ocurrencia de infestación de *T. recurvata*, se contabilizaron los cladodios verdes y leñosos en los cuales se presentaba la infestación de la epífita en 30 individuos elegidos al azar de *O. streptacantha*.

Una vez obtenidos estos datos, se realizaron análisis de varianza de una vía mediante un modelo lineal generalizado (GLM) con función de ligamiento *log* y distribución Poisson (Crawley, 1993) para el factor de estrato de altura (bajo, medio y alto), teniendo como variable de respuesta el número de individuos de *T. recurvata* establecidos sobre cada nivel y posteriormente se realizó una prueba contrastes para indicar las diferencias. También se llevó a cabo un modelo lineal generalizado (GLM) con función de ligamiento *log* y distribución Poisson (Crawley, 1993) para el factor de estado de los cladodios (verdes y lignificados), teniendo como variable de respuesta el número de cladodios con infestación de *T. recurvata*. Para hacer estos análisis se utilizó el programa estadístico JMP 10.0. A través de estos análisis se determinó la preferencia de establecimiento de *T. recurvata* sobre su hospedero.

III.5. Efecto de la infestación de *Tillandsia recurvata*

Para establecer si existe un efecto en la infestación de *T. recurvata* sobre *O. streptacantha* se hizo un diseño experimental de grupos aleatorizados pareado. Durante el mes de marzo de 2016, se seleccionaron 15 parejas de individuos de la cactácea infestadas con *T. recurvata*, procurando que cada pareja estuviera situada en la misma zona y tuvieran características similares de altura y cobertura, para así poder inferir que ambos individuos estaban sometidos a las mismas condiciones. A cada individuo de *O. streptacantha* se le contabilizó el número de cladodios, verdes y leñosos, que presentaban agregaciones de *T. recurvata*, así como los cladodios que no tenían infestación; además, se registraron el número de botones florales, flores, frutos y cladodios nuevos (los cuáles se identificaron por su aspecto y tamaño). Posteriormente, a un individuo de cada pareja, elegido al azar, se le realizó una remoción manual de todas las agregaciones de *T. recurvata*, mismas que fueron contabilizadas y recolectadas en bolsas de papel de estraza de 30 x 10 cm, mientras que los otros 15 individuos de las parejas se mantuvieron intactos, siendo éstos el tratamiento control. Durante los meses de abril, mayo, julio y agosto se volvieron a

contabilizar estas características a cada individuo, removiendo manualmente a cada nueva agregación de *T. recurvata* que se estableciera sobre los individuos sometidos al tratamiento, para mantener en cero el nivel de infestación y pudiendo así establecer si existen diferencias entre plantas sanas y plantas infectadas.

Una vez obtenidos estos datos, se hizo un modelo lineal generalizado (GLM) con función de ligamiento *log* y distribución Poisson (Crawley, 1993) utilizando el paquete estadístico JMP 10.0, para determinar si existieron diferencias en la cantidad total de estructuras reproductivas y de crecimiento producidas durante el periodo de marzo a agosto en las plantas infestadas y en las que se realizó la remoción manual de las agregaciones de *T. recurvata*.

Además, para cada planta de *O. streptacantha* se calculó el grado de infestación de *T. recurvata*, expresado como el número de agregaciones de la epífita por forofito de acuerdo con el índice reportado por Castellanos-Vargas *et al.* (2009) y tomado de Kenneth (1973) y Southgood (1978)

$$I_t = \frac{Cob_t \times N_t}{Cob_F}$$

Donde:

- I_t = Número de agregaciones de *T. recurvata* por forofito.

Cob_t = cobertura de *T. recurvata* (cm²), calculada con la ecuación:

$$Cob_t = \pi \left(\frac{dt}{2} \right)^2$$

- dt = diámetro de *T. recurvata* (cm) a partir de su follaje

- N_t = número de agregaciones de *T. recurvata* presentes en el individuo

- Cob_F = cobertura del forofito (cm²) calculada con la ecuación:

$$Cob_F = 4 * \pi * r^2$$

- r = radio de *O. streptacantha* (cm)

III.6. Control químico de *Tillandsia recurvata*

La evaluación del control químico de *T. recurvata* se hizo con un experimento de bloques totalmente aleatorizado. Se establecieron los siguientes tratamientos: tres diluciones de bicarbonato de sodio a diferentes concentraciones y un tratamiento control, utilizando sólo agua. Torres (2012) y Moron-Torres (2017) indican que la concentración óptima de la solución de bicarbonato de sodio para el control de *Tillandsia* es de 80 g/L, es decir una disolución al 8%. En el presente estudio se probaron dos concentraciones más para establecer el efecto de cada una sobre la epífita, teniendo así diluciones de bicarbonato de sodio al 4, 8 y 12%. Cada tratamiento fue aplicado a 100 agregaciones de *T. recurvata* (400 en total) distribuidas en 13 individuos elegidos al azar de *O. streptacantha* (bloque) (7.69 agregaciones en promedio por hospedero). Los tratamientos se aplicaron durante el mes de abril de 2016 usando un rociador de herbicidas directamente sobre las agregaciones de *T. recurvata* establecidas sobre los cladodios de *O. streptacantha*.

La variable de respuesta fue la cobertura (en cm²) de cada individuo de *T. recurvata*. Para determinar si los tratamientos tuvieron un efecto sobre su morfología (i.e. deshidratación de tejidos y cambios en la coloración), previo a la aplicación de los tratamientos, se estimó el área de cobertura de *T. recurvata* a partir de dos diámetros perpendiculares (cm). Se hicieron dos mediciones posteriores al tratamiento, en mayo y en octubre 2016, en las cuales se estimó nuevamente la cobertura y se observaron los cambios en la coloración.

Para establecer si existen diferencias significativas en los efectos de los tratamientos sobre la cobertura de *T. recurvata*, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) de una vía y posteriormente una prueba de Tukey para determinar entre cuáles tratamientos existieron diferencias (Zar, 1999). Ambos análisis se realizaron utilizando el programa estadístico Statistica 8.0.

III. 7. Control mecánico de *Tillandsia recurvata*

Para determinar la eficacia que tiene un tratamiento mecánico o manual en el control de la infestación de la epífita sobre el hospedero se contabilizaron durante el mes de octubre de 2016 las agregaciones de la epífita presentes en las 15 plantas de *O. streptacantha* que fueron sometidas a la remoción manual para comparar este número con la cantidad de *T. recurvata* que originalmente se removieron en el mes de marzo de 2016. Con estos datos se calculó el porcentaje total de reinfestación que sufrió cada cactácea en este periodo en el que mensualmente se trataba de mantener la infestación en cero. En la siguiente sección se explica la manera en que se determinó el efecto del control mecánico.

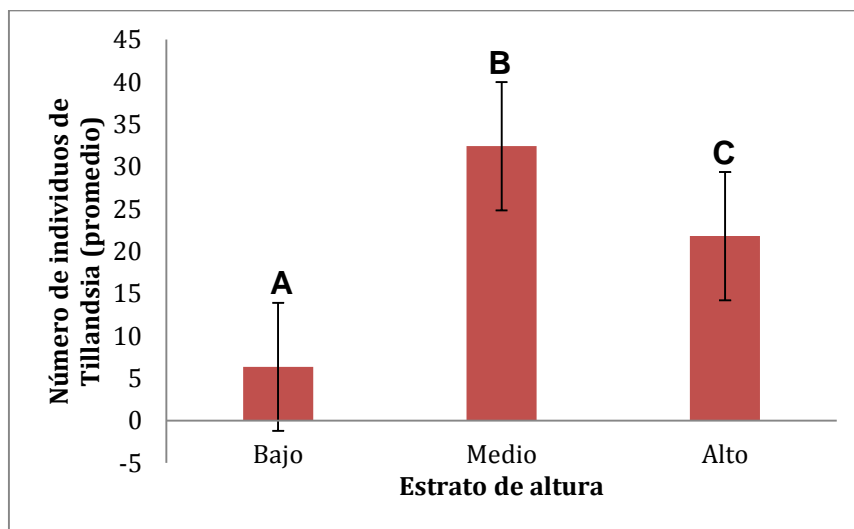
III.8. Determinación del método de control más efectivo

Para establecer cuál de los dos métodos propuestos en este estudio (el método mecánico de remoción manual y el método químico con bicarbonato de sodio) es más efectivo en el control del establecimiento de *T. recurvata* sobre *O. streptacantha*, se obtuvo el porcentaje de las agregaciones de esta epífita adheridas al hospedero después de haber sido llevados a cabo cada uno de los tratamientos. En el caso del método químico con bicarbonato de sodio, durante el mes de octubre se contabilizó cuántas de las 100 agregaciones de *T. recurvata* que fueron sometidas a la aplicación de bicarbonato de sodio en sus diferentes concentraciones seguían adheridas a su hospedero. Se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) con función de ligamento *logit* y distribución binomial (Crawley, 1993), teniendo como variable de respuesta el número de agregaciones de *T. recurvata* desprendidas por tratamiento para establecer cuál de ellos es más efectivo en la eliminación de la epífita, obteniéndose también el porcentaje de epífitas que en el periodo de abril a octubre de 2016 perdieron el anclaje sobre la cactácea. Se comparó cualitativamente esta cifra con el porcentaje de reinfestación de la epífita que fue registrado en las cactáceas que fueron sometidas al control manual, para poder así dilucidar qué tratamiento es más conveniente aplicar en términos de la reducción de la colonización en los hospederos seleccionados.

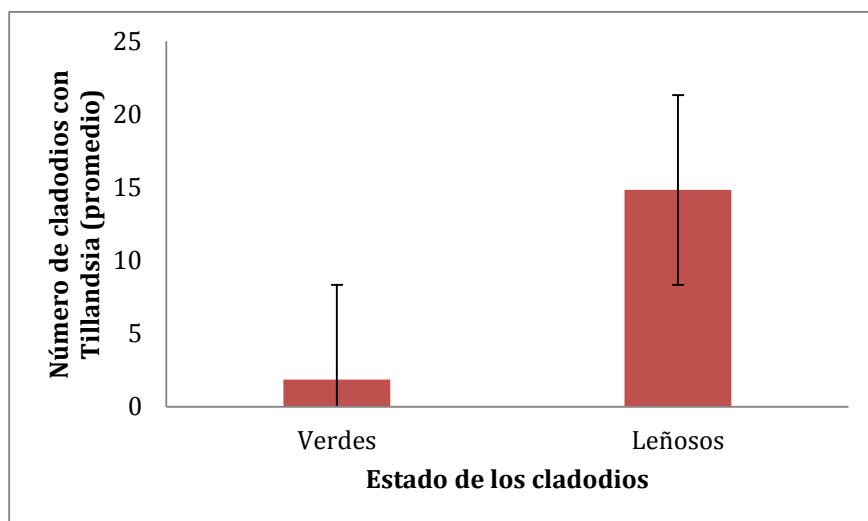
IV. RESULTADOS

IV.1. Preferencia de establecimiento

Los resultados obtenidos en el GLM demuestran que existe una preferencia de establecimiento de *T. recurvata* sobre los diferentes estratos de altura de *O. streptacantha* ($\chi^2=651.68$, $gl=2$, $p<0.0001$). Dado que existieron diferencias significativas en la presencia de epífitas en los diferentes estratos de altura, el análisis de contrastes ($p<0.0001$) indicó una clara tendencia a establecerse sobre el estrato medio de la planta, con 32.8857 ± 5.5587 (promedio \pm error estándar) epífitas establecidas, seguido por el estrato alto con 21.9714 ± 3.5390 (promedio \pm error estándar) y una menor ocurrencia de infestación en el estrato bajo con 6.8857 ± 1.1097 (promedio \pm error estándar) (Gráfica 1). El análisis estadístico (GLM) también demuestra que hay una mayor ocurrencia de establecimiento en los cladodios lignificados (14.8285 ± 2.2564 , promedio \pm error estándar) que en los verdes (1.8571 ± 0.3848 , promedio \pm error estándar) ($\chi^2=401.69$, $gl=1$, $p<0.0001$) (Gráfica 2).



Gráfica 1. Número promedio de individuos de *Tillandsia recurvata* establecidos sobre los estratos de altura bajo (6.8857 ± 1.1097 , promedio \pm error estándar), medio (32.8857 ± 5.5587 , promedio \pm error estándar) y alto (21.9714 ± 3.5390 , promedio \pm error estándar) de *Opuntia streptacantha* en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.



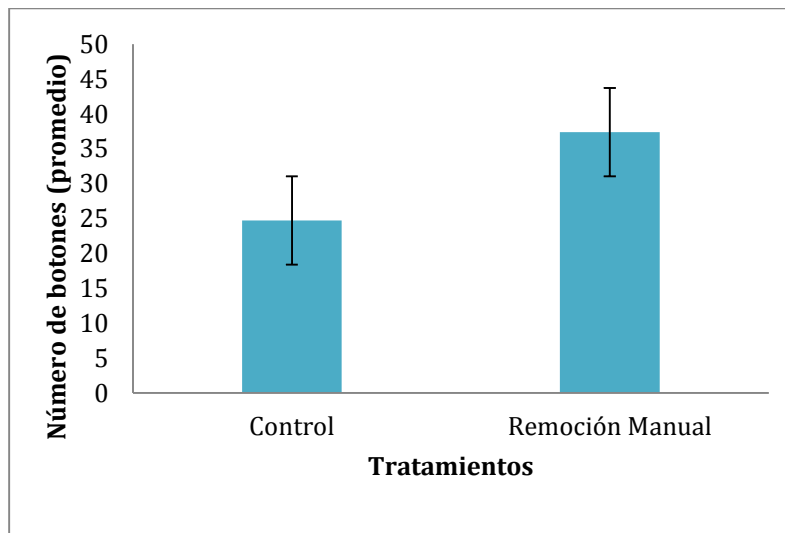
Gráfica 2. Número promedio de cladodios verdes (1.8571 ± 0.3848 , promedio \pm error estándar) y lignificados (14.8285 ± 2.2564 , promedio \pm error estándar) de *Opuntia streptacantha* que contaron con la presencia de *Tillandsia recurvata*, en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

IV.2. Efecto de la infestación

El grado de infestación de *T. recurvata* sobre *O. streptacantha* fue de 0.3859 ± 0.0781 (promedio \pm error estándar) agregaciones de la epífita por forofito. Durante los meses de marzo y abril, los individuos de *O. streptacantha* aún no presentaban ni frutos ni flores y durante los meses de mayo, julio y agosto ya no se registró la presencia de botones. En los meses en los que se llevó a cabo el censo, no coincidieron con el periodo de mayor floración de la planta, por lo que se obtuvo un registro impreciso de la cantidad de flores y no se pudo realizar una prueba estadística, pero se observó que las plantas sin remoción presentaban menos flores que las que sí fueron sometidas a la remoción manual de la epífita.

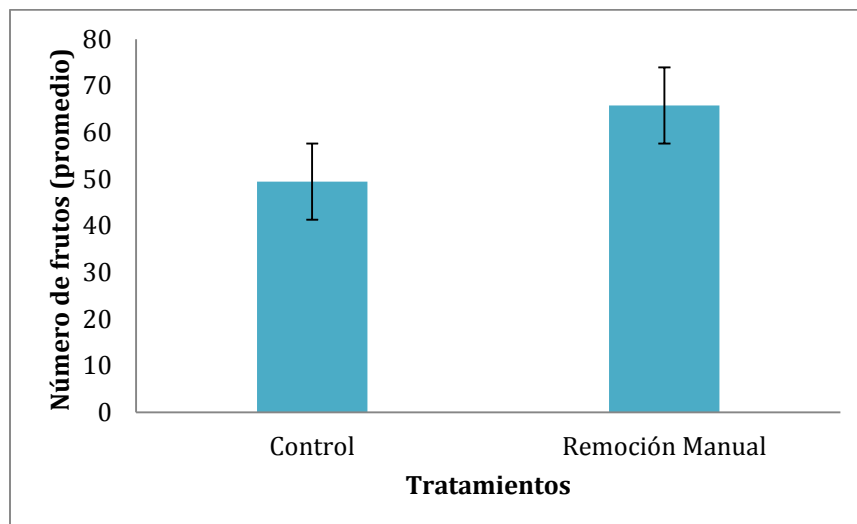
Los resultados arrojados por el análisis estadístico (GLM) revelan que sí existen diferencias significativas entre el número de estructuras reproductivas y cladodios nuevos presentes en las plantas que fueron sometidas a la remoción manual (sanas) de *T. recurvata* con relación a las que no se les realizó tal remoción (infestadas).

En lo que respecta a la cantidad de botones producidos, para el mes de abril (mes en que se encontraron estas estructuras) el GLM indica mayor presencia de botones en los individuos de *O. streptacantha* que fueron sometidos a la remoción manual de *T. recurvata* (37.4 ± 10.0269 , promedio \pm error estándar) que en las plantas infestadas (24.7333 ± 8.5464 , promedio \pm error estándar) ($\chi^2=39.006$, $g/ = 1$, $p<0.0001$) (Gráfica 3).



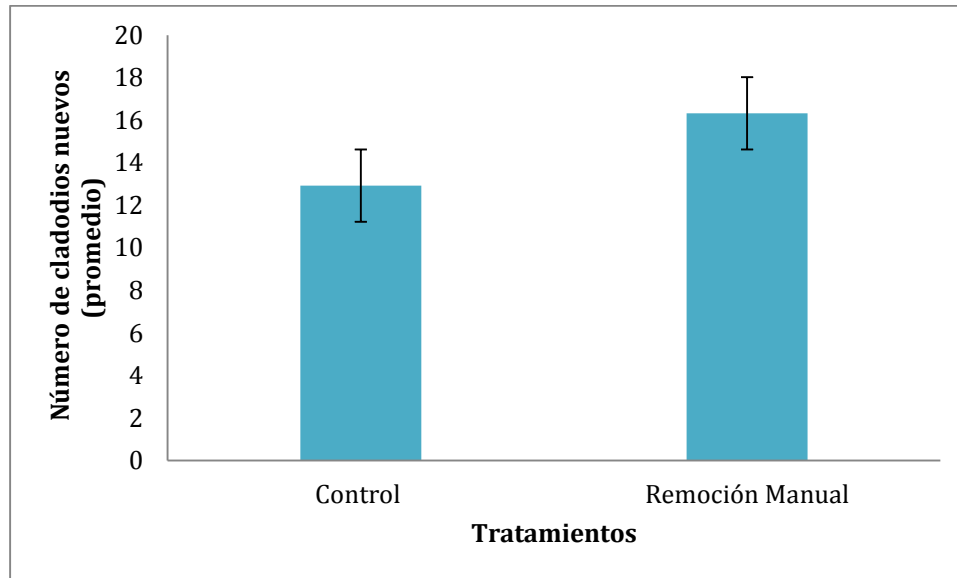
Gráfica 3. Cantidad promedio de botones en los tratamientos control (24.7333 ± 8.5464 , promedio \pm error estándar) y de remoción manual (37.4 ± 10.0269 , promedio \pm error estándar) de *Opuntia streptacantha* durante el mes de abril de 2016 en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

Refiriéndose a la cantidad de frutos totales producidos durante el periodo que abarca de mayo a agosto de 2016 (meses en los que estas estructuras estuvieron presentes en las cactáceas), el GLM indica que existen diferencias significativas entre ambos tratamientos (control y remoción manual) ($\chi^2=34.83$, $g/ = 1$, $p<0.0001$), existiendo una mayor abundancia en las plantas que fueron sometidas a la remoción total de la epífita (65.8 ± 20.7452 , promedio \pm error estándar), contrastando con las cactáceas en las que se mantuvo la infestación, en las cuales la proporción de frutos fue menor (49.4666 ± 19.2385 , promedio \pm error estándar) (Gráfica 4).



Gráfica 4. Cantidad promedio de frutos en los tratamientos control (49.4666 ± 19.2385 , promedio \pm error estándar) y de remoción manual (65.8 ± 20.7452 , promedio \pm error estándar), de *Opuntia streptacantha* durante el periodo de mayo a agosto de 2016 en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

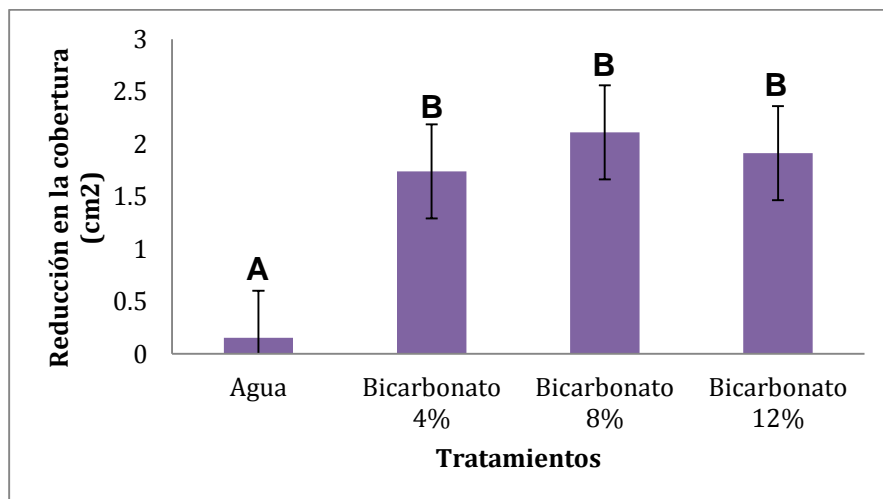
Observando la cantidad de cladodios nuevos producidos durante el periodo del mes de abril a julio (lapso en el que se contabilizaron nuevas pencas) de nueva cuenta el GLM muestra diferencias significativas entre ambos tratamientos (control y remoción manual) ($\chi^2=5.93$, $g/= 1$, $p=0.0148$), mostrando así que en las cactáceas a las que se les realizó el control manual de remoción se presentó una mayor producción de cladodios nuevos (16.3333 ± 2.8329 , promedio \pm error estándar), mientras que en las infestadas la cantidad de cladodios nuevos fue menor (12.9333 ± 2.8990 , promedio \pm error estándar) (Gráfica 5).



Gráfica 5. Cantidad promedio de cladodios nuevos en los tratamientos control (12.9333 ± 2.8990 , promedio \pm error estándar) y de remoción manual (16.3333 ± 2.8329 , promedio \pm error estándar) de *Opuntia streptacantha* durante el periodo de abril a julio de 2016 en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

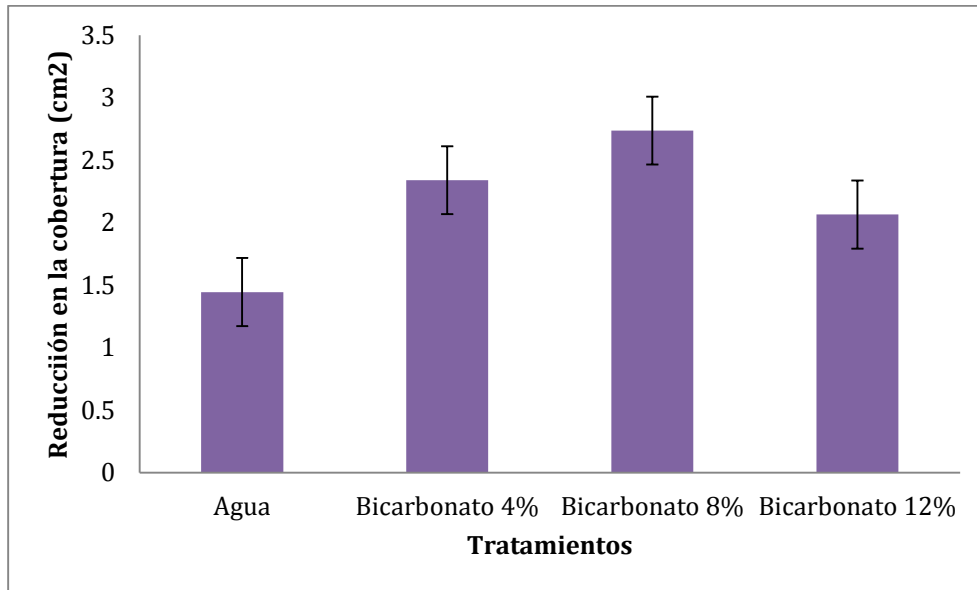
IV.3. Control químico de *Tillandsia recurvata*

Los datos muestran que en el periodo de abril a mayo existieron diferencias significativas en cuanto a la cobertura de *T. recurvata* entre los tratamientos aplicados ($F=11.2971$, $gl_1=1$, $gl_2= 3$, $p<0.001$). De acuerdo con la prueba de Tukey ($p=0.05$) las diferencias significativas fueron entre el tratamiento control con agua, que provocó la menor reducción de la cobertura de *T. recurvata* en cm^2 (0.1546 ± 0.2390 , promedio \pm error estándar) y los tratamientos con diferentes concentraciones de bicarbonato de sodio, los cuales causaron una mayor reducción de la cobertura de *T. recurvata*, disminuyéndola el tratamiento de 40 g/L en $1.7393 \pm 0.3102 \text{ cm}^2$ (promedio \pm error estándar), el de 80 g/L en $2.1113 \pm 0.2478 \text{ cm}^2$ (promedio \pm error estándar) y el de 120 g/L en $1.9154 \pm 0.3024 \text{ cm}^2$ (promedio \pm error estándar), no existiendo diferencias significativas entre estos en la reducción de la cobertura de *Tillandsia recurvata* (Gráfico 6).



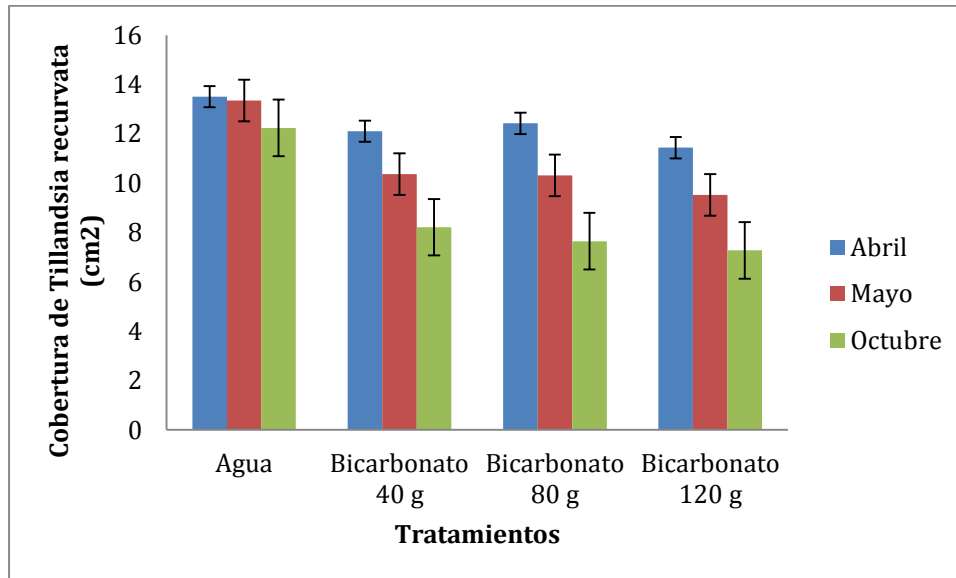
Gráfica 6. Reducción de la cobertura de *Tillandsia recurvata* creciendo sobre *Opuntia streptacantha* después de la aplicación de los tratamientos de bicarbonato de sodio y un control (agua), en el primer monitoreo (periodo de abril a mayo de 2016), en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

En el periodo de mayo a octubre, a 6 meses de haber aplicado el tratamiento, el ANOVA revela que no existieron diferencias significativas en la reducción de la cobertura de *T. recurvata* ocasionada por los tratamientos ($F=0.74$, $gl_1=1$, $gl_2= 3$, $p=0.52$), disminuyéndola el tratamiento control con agua en 1.4445 ± 0.4940 cm² (promedio \pm error estándar), el tratamiento de bicarbonato de sodio a 40 g/L en 2.3401 ± 0.6222 cm² (promedio \pm error estándar), el de bicarbonato de sodio a 80 g/L en 2.7374 ± 0.6685 cm² (promedio \pm error estándar) y el de bicarbonato a 120 g/L en 2.0646 ± 0.7158 cm² (promedio \pm error estándar) (Gráfica 7).



Gráfica 7. Reducción de la cobertura de *Tillandsia recurvata* creciendo sobre *Opuntia streptacantha* después de la aplicación de los tratamientos de bicarbonato de sodio y un control (agua), en el segundo monitoreo (periodo de mayo a octubre de 2016), en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

Para representar con más claridad el efecto de los tratamientos sobre la cobertura de las agregaciones de *T. recurvata*, en la Gráfica 8 se observan los cambios en la cobertura ocurridos durante el periodo que abarcó desde la aplicación de los tratamientos hasta el momento en que se realizó la última medición.



Gráfica 8. Cambios por tratamiento en la cobertura (cm²) de *Tillandsia recurvata* creciendo sobre *Opuntia streptacantha* durante el periodo de abril a octubre de 2016, en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México

Además de los cambios en el área de cobertura, también se registraron las modificaciones en la coloración de las plantas de *T. recurvata*. En las epífitas que recibieron el tratamiento control de agua no se observan cambios visibles en su apariencia, mientras que en las plantas que fueron rociadas con las soluciones de bicarbonato de sodio se observa un cambio en la coloración y en la textura, pasando de su característico color verde-grisáceo a uno marrón con una apariencia de deshidratación evidente (Figura 7).

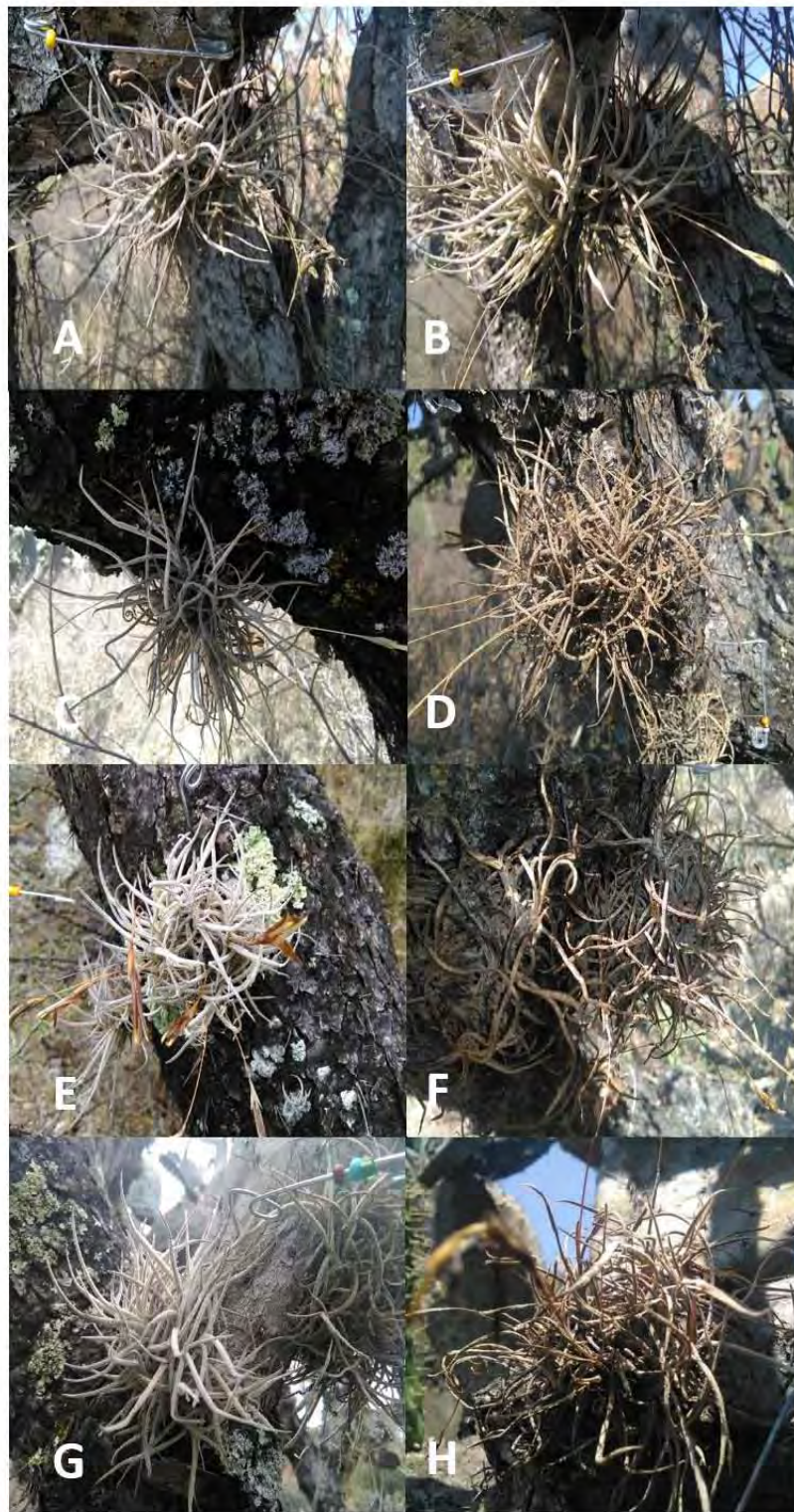


Figura 7. Cambios en la textura y coloración de *Tillandsia recurvata* creciendo sobre *Opuntia streptacantha* antes y después de aplicados los tratamientos de control químico: A (antes) – B (después) tratamiento de control con agua. C (antes) – D (después) bicarbonato de sodio 40 g/L. E (antes) – F (después) bicarbonato de sodio 80 g/L. G (antes) – H (después) bicarbonato de sodio 120 g/L. (Fotografías tomadas por Alejandro Moyers en 2016).

IV.4. Control mecánico de *Tillandsia recurvata*

Se calculó el porcentaje de reinfestación que existió en el periodo de marzo a octubre de 2016 en las 15 plantas que fueron sometidas a la remoción manual. Se obtuvo un promedio de reinfestación del $5.22\% \pm 2.07$ (error estándar) en este lapso (Tabla 4).

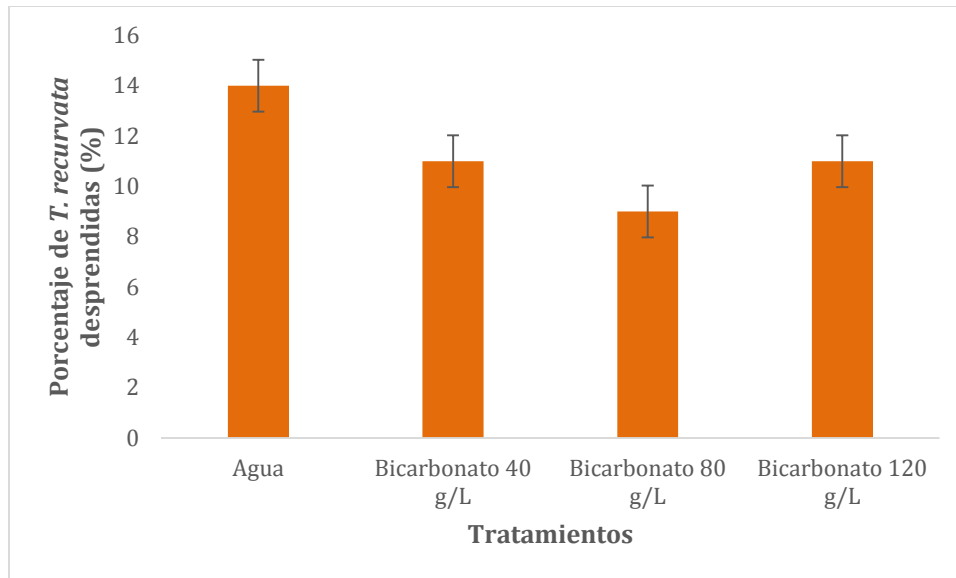
Tabla 4. Porcentaje de reinfestación de *Tillandsia recurvata* creciendo sobre las 15 plantas de *Opuntia streptacantha* que recibieron una remoción manual, en el periodo de marzo a octubre de 2016, en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

Individuo de <i>O. streptacantha</i>	Porcentaje de reinfestación (%)
1	6.97
2	5.26
3	4.48
4	6.49
5	31.42
6	7.35
7	0
8	0
9	1.05
10	11.11
11	0
12	1.88
13	2.38
14	0
15	0
Promedio	5.22

IV.5. Determinación del método de control más efectivo

En el método químico, el GLM mostró que no existen diferencias significativas en cuanto al porcentaje de individuos de *T. recurvata* que se desprendieron de las cactáceas después de ser aplicados los tratamientos control y de bicarbonato de sodio, durante el periodo de abril a octubre de 2016 ($\chi^2=1.306$, $g/1$, $p=0.728$). Se obtuvo un promedio del $11.25\% \pm 1.04$ (error estándar) de epífitas desprendidas del hospedero por acción de los tratamientos. El tratamiento control con agua causó el desprendimiento del $14\% \pm 0.35$ (promedio \pm error estándar) de las epífitas, el tratamiento de bicarbonato de sodio con concentración de 40 g/L el $11\% \pm 0.031$ (promedio \pm error estándar), el tratamiento de bicarbonato de sodio con

concentración de 80 g/L el $9\% \pm 0.028$ (promedio \pm error estándar) y el tratamiento de bicarbonato de sodio con concentración de 120 g/L el $11\% \pm 0.031$ (promedio \pm error estándar) (Gráfica 9).



Gráfica 9. Porcentaje de individuos de *Tillandsia recurvata* desprendidos de su hospedero *Opuntia streptacantha* durante el periodo de abril a octubre de 2016, una vez aplicados los tratamientos de bicarbonato de sodio y un control (agua) sobre las epífitas, en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro., México.

V. DISCUSIÓN

V.1 Preferencia de establecimiento de *Tillandsia recurvata* sobre el hospedero *Opuntia streptacantha*

Tillandsia recurvata, como la mayoría de las plantas de la subfamilia Tillandsioideae, es una epífita que se establece sobre prácticamente cualquier hospedero que le permita percibir altas condiciones lumínicas, captar agua y percibir nutrientes del aire (Benzing, 2000; Flores *et al.*, 2009), estableciéndose incluso sobre cables de luz eléctrica (Wester y Zotz, 2010). Sin embargo, se ha observado que los hospederos que le ofrecen ciertas condiciones microclimáticas específicas de temperatura, humedad y alta radiación fotosintéticamente activa, son los que más ocurrencia de infestación presentan con respecto a otros (Benzing 1998; Bernal *et al.*, 2005; Escutia, 2009; Hernández-Rosas, 2000; Ochoa, 2009; Winkler *et al.*, 2007). En ecosistemas semi-áridos, las plantas del género *Tillandsia* se establecen con más abundancia en los árboles altos (de entre 3 a 5 m de altura) y con copas abiertas en los que: i) la radiación solar es mayor favoreciéndose así la germinación, la cual puede darse (en condiciones de laboratorio) en rangos de temperatura de 15 a 35°C (Montes-Recinas *et al.*, 2012); ii) la captación de nutrientes y agua del ambiente ocurre con más facilidad; y, iii) la velocidad del viento es alta, por lo que hay una mejor ventilación que regula la temperatura y la capacidad de capturar semillas dispersadas es mayor debido a sus dimensiones (Bernal *et al.*, 2005; Hernández-Rosas, 2000; Ochoa, 2009; Winkler *et al.*, 2007).

En el Jardín Botánico de Cadereyta y sobre la especie estudiada se observó que existe una mayor preferencia de infestación en las secciones media y alta de la arquitectura de *Opuntia streptacantha*, cactácea que presenta una copa abierta y alta que llega a alcanzar hasta los 5 m de altura (Bravo-Hollis, 1978) (Gráfica 1). La mayor distribución de la epífita en la sección media del forofito se debe a que, en primera instancia, es en esta parte de la planta donde se encuentra la mayor cantidad de cladodios lignificados que le permiten un mejor anclaje. Segundo, se ha señalado que el clima xérico y la gran exposición a la luz que éste conlleva puede causar que la epífita se encuentre sometida a un estrés hídrico importante en las secciones más altas del hospedero (siendo la desecación la principal causa de

muerte de las epífitas en sus estadios juveniles, Winkler *et al.*, 2007). Por ello, en éste y en otros forofitos, se concentra de forma más abundante en la parte central del mismo, sitio donde la radiación solar que recibe es pronunciada debido a la distribución abierta de los cladodios, pero no tan intensa como para causar estrés hídrico y la muerte de las plántulas; además, en esta zona existe una buena ventilación por acción del viento, lo que en conjunto genera un microambiente propicio para el establecimiento y la supervivencia de la epífita (Escutia, 2009; Winkler *et al.*, 2007). De igual forma, Zotz y Vollrath (2002) señalan que las secciones superiores e inferiores de un forofito son fisiológicamente más secas que los lados y la parte media del mismo, debido a la alta evaporación y a la baja entrada de humedad, respectivamente, por lo que es frecuente que la mayor concentración de agregaciones de *Tillandsia recurvata* se presente en la parte media de la cactácea, más aún cuando se ha reportado que las semillas de esta epífita necesitan forzosamente agua en estado líquido para poder germinar (Montes-Recinas *et al.*, 2012). Por otra parte, se observó que el estrato de altura donde hubo menor presencia de agregaciones de *T. recurvata* fue el estrato bajo. Esto se debe, primero, a que en esta parte de la planta hay menos cladodios donde la epífita puede anclarse, es decir, el área potencialmente colonizable es menor, y segundo, existen otras condiciones ambientales que limitan el establecimiento y la sobrevivencia de la epífita como la baja exposición a la luz, la reducida entrada de humedad y, por consiguiente, la menor captación de agua y nutrientes (Zotz y Vollrath, 2002) que hacen que el establecimiento y la supervivencia sean mucho menores que en la parte media y alta de la cactácea hospedera.

La otra característica de la arquitectura de *O. streptacantha* que determina que exista una mayor preferencia de establecimiento por parte de la epífita, es la corteza rugosa de los cladodios lignificados. En éstos hay una densidad de agregaciones de *T. recurvata* mucho mayor que en los cladodios verdes, en los cuales la infestación es prácticamente nula debido a su corteza lisa (Gráfica 2). Las ramas gruesas con una corteza rugosa permiten la acumulación de sustrato y la retención de humedad, factores que favorecen la colonización de *T. recurvata* (Benzing, 1990; Bernal *et al.*, 2005). Los cladodios lignificados de *Opuntia*

streptacantha presentan estas características, sumado al hecho de que poseen espinas que favorecen aún más la acumulación de humedad, sustrato y nutrientes, generando así las condiciones necesarias para un establecimiento exitoso por parte de la epífita (Benzing, 1990; Bernal *et al.*, 2005). Además, las semillas del género *Tillandsia* son pequeñas (2 a 3 mm), presentan un apéndice plumoso que les permite ser dispersadas fácilmente por el aire (anemócoras) y se anclan en el forofito con gran facilidad (Ochoa, 2009; Montaña *et al.*, 1997), por lo que los cladodios lignificados de *O. streptacantha* y su corteza gruesa y rugosa son sitio propicio para la retención de las semillas anemócoras y su posterior germinación, a diferencia de la corteza lisa que presentan los cladodios verdes (Ochoa, 2009; Benzing, 1990; Escutia, 2009). Por otro lado, es importante resaltar que, aunque la presencia de una mayor cantidad de agregaciones de *T. recurvata* en los cladodios lignificados pueda explicarse debido a que las características de los mismos favorecen su anclaje, también debe considerarse que la lignificación de los cladodios puede ser en alguna medida consecuencia de la propia infestación de la epífita ya que, como señala Stevens (1987), los mecanismos de adhesión al hospedero de las epifitas que envuelven las ramas o en este caso, los cladodios, lignifican sus tejidos perdiendo plasticidad, ocasionando la constricción de los sistemas vasculares y disminuyendo el intercambio de nutrientes. Sumado a esto, se reporta para otros hospederos que *T. recurvata* puede producir daños y modificaciones anatómicas en la corteza y otros tejidos de los forofitos, afectando la distribución de las células del xilema secundario, reduciendo el número y el diámetro de los vasos, causando la formación de un súber de reacción y de células con contenido obscuro que actúan como barrera química para evitar enfermedades pero que también pueden entorpecer la movilidad de nutrientes y agua. Además, se han llegado a observar diferentes grados de invaginación que afectan a la madera del hospedero y alteran su patrón típico (Aguilar *et al.*, 2007).

Es importante destacar que, aunque las condiciones microclimáticas específicas son determinantes para el establecimiento de *T. recurvata* -en términos de anclaje, retención de sustrato, humedad relativa, temperatura y radiación solar-, hay otros factores que pueden influir y limitar el éxito de la colonización de las

epífitas sobre los forofitos, por ejemplo, los diferentes requerimientos para la germinación de las semillas, las características ecofisiológicas de los estadios juveniles, las diferentes habilidades de dispersión de propágulos, las interacciones con otras epífitas o con animales, el efecto de patógenos que puedan atacar a la epífita o la existencia de compuestos alelopáticos presentes en la corteza de los hospederos que pueden inhibir la germinación de sus semillas (Montes-Recinas *et al.*, 2012; Valencia-Díaz *et al.*, 2010; Zotz y Vollrath, 2002).

V.2. Efecto de la infestación de *Tillandsia recurvata* sobre *Opuntia streptacantha*

En cuanto al efecto que produce la colonización de *Tillandsia recurvata* sobre la producción de estructuras reproductivas y de cladodios nuevos de *O. streptacantha*, los datos revelan que la infestación de la epífita en este forofito no es tan severa, ya que es de 0.3859 ± 0.0781 (promedio \pm error estándar) (38.59 agregaciones de la epífita por forofito), a diferencia de otros hospederos como *Fouquieria splendens*, en los que el nivel de infestación alcanza hasta las 87 agregaciones por forofito (Castellanos-Vargas *et al.*, 2009). Aun teniendo un nivel de colonización no tan alto en esta cactácea, el experimento realizado revela que sí existe una producción de estructuras reproductivas y vegetativas significativamente mayor en las plantas que fueron sometidas a la remoción manual de *T. recurvata* con respecto a las que permanecieron infestadas por la epífita.

El GLM mostró una cantidad mayor de estructuras reproductivas (botones y frutos) en los forofitos a los que les fueron removidas las agregaciones de *T. recurvata* en contraste con las que se dejaron intactas (Gráficas 3 y 4). Este hecho indica que la infestación de la epífita tiene un efecto negativo sobre el hospedero. Este comportamiento coincide con lo reportado en otros trabajos, en los que se establece que la infestación de *T. recurvata* en su hospedero genera factores que lo afectan negativamente, tales como la competencia por la captación de luz y el bloqueo del intercambio gaseoso. Esto tiene un efecto en su respiración, transpiración y fotosíntesis, y favorece la mortalidad de tejidos (Montaña *et al.*, 1997), influyendo de esta forma en la inversión de recursos necesarios para producir

las estructuras reproductivas (Valdivia, 1977, Castellanos-Vargas *et al.*, 2009). Este patrón ha sido observado también en otros hospederos diferentes a las cactáceas, como lo reportan Castellanos-Vargas, *et al.* (2009) en *Fouquieria splendens*, especie sobre la que la colonización de *T. recurvata* causó una alta proporción de flores muertas y una baja proporción de frutos producidos. Otros estudios refieren que los mecanismos de adhesión al hospedero que desarrollan las epífitas, como los rizoides de *T. recurvata*, al envolver y cubrir las ramas o en este caso, los cladodios, lignifican sus tejidos perdiendo plasticidad y ocasionando la constricción de los sistemas vasculares, causando asfixia que repercute en el intercambio de recursos y afecta la formación de estructuras reproductivas (Stevens, 1987). Además de la afectación en la fotosíntesis, el intercambio de gases y en los tejidos, la infestación de *T. recurvata* sobre un forofito también favorece el ataque de patógenos que causan infecciones en la epidermis, ocasionando que el hospedero reaccione e invierta nutrientes en sustancias de protección que actúen en el área del árbol donde la epífita se establece (Aguilar *et al.*, 2007; Páez *et al.*, 2005). Esto causa que la planta tenga que asignar una mayor proporción de sus recursos a la defensa contra la infestación, que a su propia reproducción (Valdivia, 1977).

Autores que experimentalmente han realizado una remoción manual de plantas epífitas consideradas también parásitas estructurales como las lianas, han registrado después de la remoción un incremento de hasta el 148% en la producción de frutos de los árboles manipulados, mostrando así la afectación negativa que puede llegar a generar en la reproducción del hospedero una severa infestación por parte de las epífitas (Stevens, 1987).

Al igual que con las estructuras reproductivas, con los cladodios nuevos se confirmó que existen diferencias significativas entre tratamientos ya que se contabilizaron una mayor cantidad de cladodios nuevos en las cactáceas que se libraron de las *T. recurvata* (Gráfica 5). Se ha reportado que otros hospederos en los que las ramas tenían un grado de infestación severo de *T. recurvata*, presentaron una proporción de brotes muertos mayor y de brotes vivos disminuida (Montaña *et al.*, 1997). Al mismo tiempo, en forofitos con una colonización baja de

T. recurvata, la producción de hojas nuevas fue mayor comparada con los que tenían una carga naturalmente alta de la epífita, habiendo hasta un 1000% de diferencia entre ellos (Soria *et al.*, 2014), por lo que este patrón pudo repetirse de forma similar en *O. streptacantha*. La disminución en la producción de estructuras fotosintéticas y de crecimiento como lo son los cladodios probablemente obedece a la inhibición de la fotosíntesis, el bloqueo del transporte del dióxido de carbono hacia los tejidos internos, la competencia por luz y nutrientes y los demás daños causados en los tejidos originados por la agregación de la epífita en aquellas cactáceas que no recibieron el tratamiento de remoción (Aguilar *et al.*, 2007; Montaña *et al.*, 1997; Páez *et al.*, 2005; Soria *et al.*, 2014). Además de las afectaciones mecánicas que causa la infestación de la epífita sobre su hospedero, se suma lo reportado por Cabrera (1995), quien menciona que los rizoides de *T. recurvata* segregan compuestos químicos llamados hidroperoxicicloartanes que pueden llegar a actuar como inhibidores o antibióticos alelopáticos. La alelopatía se define como la “interacción química en la que las plantas o los microorganismos inhiben o estimulan las funciones biológicas de otros sistemas biológicos mediante la liberación de metabolitos secundarios al medio ambiente” (Rice, 1984). Los compuestos alelopáticos segregados por *T. recurvata* pueden derivar en la muerte de yemas y la abscisión del follaje del hospedero, lo que puede influir negativamente en la producción de cladodios nuevos en *O. streptacantha*.

Trabajos en los que se llevó a cabo un tratamiento experimental de remoción de *T. recurvata* en hospederos con una severa colonización, mostraron diferencias significativas en la producción de hojas nuevas después de la eliminación de la epífita, aumentando ésta en más del 100% (Soria *et al.*, 2014), evidenciando así los efectos negativos que puede producir la infestación sobre las estructuras fotosintéticas y de crecimiento del forofito y su accionar como parásita estructural. Los resultados obtenidos en este estudio revelan que al parecer la interacción de *Tillandsia recurvata* con *Opuntia streptacantha* es similar a la reportada para otros hospederos. Es decir, la epífita actúa como parasita estructural de la cactácea y genera efectos negativos en la producción de estructuras reproductivas, fotosintéticas y su crecimiento cuando hay una infestación. Es justamente este nivel

o grado de infestación el factor clave que determina que las epífitas actúen como parásitas estructurales (Montaña *et al.*, 1997; Soria *et al.*, 2014) o como comensalistas (Callaway *et al.*, 2002; Flores-Palacios *et al.*, 2016) de sus hospederos. Se reporta que en forofitos con una colonización severa de epífitas, la mortalidad de estructuras como los brotes (Montaña *et al.*, 1997) o flores (Castellanos-Vargas *et al.*, 2009) es elevada, observándose también que árboles con un alto grado de infestación presentan una reducción en su crecimiento y daños notorios (Flores-Palacios *et al.*, 2014), así como una disminución en la producción de hojas nuevas (Soria *et al.*, 2014) en comparación con forofitos que tienen un nivel de infestación bajo. Es posible inferir entonces que existe un nivel de colonización “inocuo” o “saludable” en el que la epífita tiene un efecto neutro sobre el forofito, actuando únicamente como comensalista (Callaway *et al.*, 2002), pero cuando es más severo el grado de infestación sobre el hospedero, los efectos negativos que la epífita causa en cuanto a crecimiento y reproducción son evidentes (Flores-Palacios *et al.*, 2014; Flores-Palacios *et al.*, 2016; Soria *et al.*, 2014).

Para comprender con mayor profundidad la interacción entre *Tillandsia recurvata* y *O. streptacantha*, para determinar si existen factores ambientales que puedan modificar esta relación, si la interacción entre estas especies siempre es de tipo parasitismo estructural, y cuál es el grado o nivel de infestación que empieza a generar efectos negativos en el hospedero, es necesario realizar más estudios con estas especies, abarcando en el muestreo más periodos reproductivos de la cactácea y aplicando el tratamiento experimental de remoción manual en un tamaño de muestra más grande. Esto permitirá obtener otro tipo de datos que darán pie a realizar otros análisis estadísticos, tales como las correlaciones, que miden la intensidad de la relación entre dos o más variables (Zar, 1999). En este trabajo se tenía pensado llevar a cabo estas estimaciones, correlacionando el grado de infestación de *T. recurvata* con la cantidad de estructuras reproductivas y cladodios nuevos en el hospedero. Sin embargo, debido al tipo de censo mensual y al tamaño de muestra, no se obtuvieron datos representativos de la población (en cuanto a la cantidad de estructuras reproductivas y cladodios nuevos) que permitieran realizar este tipo de análisis. No obstante, los resultados arrojados por los modelos lineales

generalizados aportan datos importantes y son una aproximación que permite evidenciar los efectos negativos de *T. recurvata* como parásita estructural de *O. streptacantha*.

V.3. Control químico de *Tillandsia recurvata*

En estudios previos, como el de Moron-Torres (2017), se reporta que con seis aplicaciones de solución de bicarbonato a concentración de 80 g/L se registró una mortalidad del 60% de las epífitas, mientras que Velázquez (2011) reporta que con dos aplicaciones con la misma concentración, obtuvo una mortalidad del 77.5%. Esto, sumado a lo reportado por Torres (2012), deja en claro que el bicarbonato de sodio es un método de control efectivo para causar la mortalidad de la epífita, siendo una alternativa viable para el control de sus poblaciones. Los enfoques de este trabajo fueron: 1) evaluar la mortalidad que ocasiona la acción del bicarbonato de sodio sobre *Tillandsia recurvata* de manera indirecta, tomando como parámetro la reducción de la cobertura y los cambios de coloración que causa sobre la epífita y 2) establecer si la aplicación de este método de control químico produce el desprendimiento de las agregaciones de *T. recurvata* que colonizan el forofito, liberándolo directamente de la infestación.

El bicarbonato de sodio demostró ser eficiente para deshidratar y reducir el área de cobertura de las agregaciones de la epífita en las tres concentraciones utilizadas (4, 8 y 12%) en contraste con el control con agua, que mantuvo la cobertura prácticamente inalterada y fue el único tratamiento que mostró diferencias significativas con el resto (Gráficas 6 y 7). En los trabajos en los que se reporta el uso de este tipo de control, se señala que la concentración idónea de bicarbonato de sodio es de 80 g/L (Torres, 2012; Moron-Torres, 2017, Velázquez, 2011), pero los resultados del presente estudio demuestran que incluso con una menor concentración se pueden obtener resultados similares (al menos en lo que a reducción del área de cobertura de la epífita se refiere), lo cual podría reducir los costos al aplicar este método de control. Otra ventaja del bicarbonato de sodio es no dañó la corteza ni los cladodios de *O. streptacantha* (Moron-Torres, 2017; Moyers, *obs. pers.*), por lo que puede ser aplicado a la totalidad del hospedero sin

preocuparse porque sufra daños en ramas, hojas, tallos o troncos. Sin embargo, se debe procurar que al aplicar la solución sobre las epífitas ésta no escurra en el suelo o en el sustrato, ya que esto podría ocasionar la alcalinización del medio, generando efectos negativos en sus propiedades físicas y químicas (Moron-Torres, 2017).

El bicarbonato de sodio en cualquiera de las tres concentraciones utilizadas en este estudio es un método eficaz para deshidratar y reducir la cobertura de *T. recurvata* (Gráfica 8), sin embargo las concentraciones más altas pueden dificultar la aplicación del tratamiento, debido a que los aspersores de herbicidas pueden llegar a taparse por la alta concentración del químico, como ocurrió en este trabajo con la solución al 12% (120 g/L), por lo que se recomienda utilizar una menor cantidad. Otro inconveniente de este método de control es que su aplicación no logra desprender en su totalidad las agregaciones de *T. recurvata* del hospedero. En un periodo de seis meses y con una sola aplicación, sólo se desprendieron en promedio el 11.25% del total de las epífitas sometidas a los tratamientos, no existiendo diferencias significativas entre los mismos en cuanto al desprendimiento de *Tillandsia recurvata* (Gráfica 9). Este resultado también fue reportado por Torres y Flores (2012), los cuales tuvieron que usar un aspersor de aire para retirar las epífitas del hospedero, y por Velázquez en 2011, que con dos aplicaciones del químico tampoco logró quitar el anclaje de las epífitas. Además, el mayor desprendimiento registrado en el presente estudio se muestra en el tratamiento control con agua (14% de las epífitas), lo cual sugiere que el desprendimiento registrado para todos los tratamientos puede deberse a otros factores además del uso del bicarbonato de sodio, como pueden ser la acción de la lluvia, del viento (Lowman *et al.*, 1999), la herbívoría, la gravedad o el rudimentario sistema de anclaje (Pett-Ridge y Silver, 2002). Esto también lo señala Moron-Torres (2017) para el mismo sitio de estudio, en el que la mortalidad natural de las agregaciones de *T. recurvata* censadas en un periodo de seis meses fue del 42%. Esta autora reporta que el uso de bicarbonato de sodio sobre *T. recurvata* en seis aplicaciones causó la muerte de casi el 60% de las epífitas a las que se les aplicó, pero también menciona que este tratamiento no previene la recolonización de nuevas plántulas en las ramas que fueron sometidas al control (Moron-Torres, 2017). La aplicación

de bicarbonato de sodio sobre la epífita reduce su cobertura y causa cambios en la coloración, cambios fisiológicos y morfológicos que pueden resultar en mortalidad y desprendimiento del hospedero en un lapso de tiempo mayor. Este tipo de control es efectivo ya que, al reducir la cobertura de la epífita, se disminuyen los posibles efectos negativos que causa sobre el hospedero, al reducirse el área del forofito colonizada. Sin embargo y como lo muestran los resultados, en el corto plazo la mayoría de las epífitas seguirán adherida al forofito, afectándola en algún grado (Tabla 5).

V.4. Control mecánico de *Tillandsia recurvata*

El control mecánico de *T. recurvata* que consistió en realizar la remoción manual de todas las agregaciones presentes en el hospedero, demostró ser una alternativa eficiente para librar al mismo de la colonización de la epífita, ya que en un periodo de siete meses (marzo a octubre), únicamente hubo un porcentaje promedio de reinfestación del 5.22%. Es necesario destacar que mes con mes se trataba de remover todas las agregaciones de la epífita que se fueran estableciendo en los forofitos. Sin embargo, debido a que cuando se hizo la primera remoción (en marzo) los frutos de *T. recurvata* ya habían liberado las semillas y a causa de la gran capacidad de dispersión y anclaje de las mismas (Ramírez, 2008), al llegar el mes de octubre aún seguían presentándose agregaciones de *T. recurvata* sobre los hospederos, aunque en un número mucho menor que los que había cuando se hizo la remoción original en marzo, y la mayoría de los nuevos individuos estaban en estado de plántula. Sabiendo esto, para evitar la reinfestación es conveniente realizar la remoción manual en invierno (diciembre a febrero), momento en que los frutos de *T. recurvata* aún no maduran y por tanto aún no se lleva a cabo la dispersión de las semillas plumosas (Páez, 2005) (Tabla 4) y la epífita se encuentra en su mayor actividad fisiológica (Torres, 2012).

V.5. Determinación del método de control de *Tillandsia recurvata* más efectivo

Los métodos químico y mecánico de control presentan ventajas y desventajas. El método químico basado en el uso de bicarbonato de sodio tiene la ventaja de que

es más fácil de llevar a cabo debido a que usando un aspersor de herbicidas se puede rociar a las epífitas rápidamente. Por ello, es recomendable para hospederos que tengan una gran altura o una arquitectura compleja que no permita el fácil acceso a la zona donde están concentradas las epífitas. Al aplicarse, se reducirá el área de cobertura de *Tillandsia recurvata* y por ende los efectos negativos sobre el forofito sin preocuparse por dañarlo, además de que se reporta un alta mortalidad (Moron-Torres, 2017; Velázquez, 2011), lo que permite reducir sus poblaciones. Sin embargo, la desventaja radica en que, a pesar de deshidratar y reducir exitosamente la cobertura de *T. recurvata* y causar un nivel de mortalidad importante, el porcentaje de epífitas que se desprenden del hospedero es muy bajo (Gráfica 9) (11.25 % en promedio) y si lo que se desea es librarlo de inmediato de la infestación, es necesaria la remoción mecánica (Torres y Flores, 2012). Además, se reporta la reinfestación de la epífita después de aplicado el tratamiento (Moron-Torres, 2017). En el 2012, el costo estimado por la aplicación del tratamiento de bicarbonato de sodio en una hectárea de bosque de *Pinus cembroides*, considerando los costos del producto, de aplicación y de la eliminación mecánica de las agregaciones que permanecieran adheridas, fue de \$ 5,340 MXN pesos, pero probablemente este presupuesto ha aumentado con el tiempo (Torres, 2012).

En contraparte, el método mecánico, basado en la remoción manual de las agregaciones de *T. recurvata*, presenta la ventaja de que el porcentaje de reinfestación a lo largo del tiempo es muy bajo comparado con la cantidad original de epífitas presentes en el hospedero (5.22%) (Tabla 4), y si la remoción se hace antes de la maduración de las cáptulas y de que se liberen las semillas en invierno (diciembre a febrero), puede hacerse más eficiente el control. Sin embargo, la desventaja se presenta al tener que removerse una a una las agregaciones o podando las ramas muy infestadas, haciendo que el tiempo y el trabajo aumenten considerablemente. Además, en algunos hospederos se hace muy difícil alcanzar manualmente a las epífitas debido a su altura o a la arquitectura de sus ramas. En el Jardín Botánico de Cadereyta se realiza el control mecánico de la epífita, pagándosele a los jardineros que ahí trabajan la cifra de \$200 pesos por jornada laboral por liberar de la infestación a un árbol por día en individuos donde la

colonización de *Tillandsia* es mucho más severa que en *Opuntia*, tales como el mezquite (Moron-Torres, 2017; Moyers, *obs. pers.*). Aun con estas desventajas y el trabajo que conlleva, el método mecánico resulta una alternativa viable ya que es posible realizar algún plan de manejo para las poblaciones de *T. recurvata*. Se han reportado diferentes usos para el aprovechamiento de las agregaciones de *T. recurvata*, que van desde los medicinales para la cicatrización de heridas (Espinosa *et al.*, 2003; Huidobro, 1988), alimenticios (Huidobro, 1988), de forrajeo para ganado caprino que puede consumir la epífita en su dieta y como suplemento alimenticio (INIFAP, 2015), como materia prima para lombricompostas (Covarrubias *et al.*, 2012) y en la elaboración de adornos navideños (Huidobro, 1988; Mondragón *et al.*, 2011; Páez, 2005). Especialmente, la biomasa de la epífita removida puede ser usada en sitios como los Jardines Botánicos, ya que se ha reportado que es un buen sustrato para cultivos de invernadero (Rodríguez, 2013), por lo que sus usos potenciales son variados. Además, es posible pensar en sustituir el *heno*, tradicionalmente utilizado por las familias mexicanas en fechas navideñas, otra planta del género *Tillandsia* (*T. usneoides*) (CONABIO, 2009), por *Tillandsia recurvata*, permitiendo así que las comunidades rurales donde se establezca esta epífita puedan obtener algún beneficio al realizar la remoción manual de la misma, aprovechando los recursos naturales y a su vez permitiendo que los forofitos no sufran los efectos negativos de su infestación.

V.6. Propuesta de control de *Tillandsia recurvata* sobre *Opuntia streptacantha* en el Jardín Botánico de Cadereyta

Al ser el Jardín Botánico Regional de Cadereyta una institución dedicada al estudio, conservación y aprovechamiento de la flora mexicana, particularmente, la del semidesierto queretano (CONCYTEQ, 2018), no se busca la erradicación de las poblaciones de *Tillandsia recurvata*, debido a que las epífitas tienen un papel importante en el mantenimiento de los ecosistemas, en el almacenamiento y flujo de carbono y otros nutrientes, así como la retención de humedad y la interacción con animales como los artrópodos, a los que sirven de refugio y alimento (Zotz, 2016). Sin embargo, al reportarse que hasta un cuarto de la vegetación del Jardín presenta algún grado de colonización (Moron-Torres, 2017) y con los informes de efectos negativos que produce la epífita sobre su hospedero, es imprescindible tomar acciones para evitar que las poblaciones de los ejemplares de la colección (plantas que además de su gran valor ecológico deben guardar una cierta estética para el público en general) se vean afectadas de forma negativa. Para este fin, es necesario realizar más estudios sobre la biología de la epífita, que aporten datos sobre su reproducción, supervivencia y dispersión dentro del Jardín, así como su interacción con otros hospederos y los efectos que en ellos pudiera generar. Estos estudios permitirán llevar a cabo un Manejo Integrado de Plagas (MIP) para esta especie, estrategia integral que insta a que las plagas sean vistas como un sistema ecológico y de poblaciones, no como individuos aislados, sino como parte de una comunidad compleja compuesta por la vegetación con la que interactúan y con la que no, los animales, hongos y microorganismos, además de las condiciones climáticas, del suelo y la actividad humana en general (SAGARPA, 2018).

Como parte de este MIP, en este estudio se sugiere que, en el Jardín Botánico de Cadereyta, la infestación de *Tillandsia recurvata* sobre *Opuntia streptacantha* sea controlada, ya que esta cactácea tiene una gran importancia ecológica (Bravo-Hollis, 1978) y económica (López *et al.*, 1997), además de la importancia estética, al estar presente en un Jardín Botánico abierto al público general. Para llevar a cabo este control, se propone uno de tipo mecánico o manual de la epífita. Los resultados

revelan que la remoción manual de las agregaciones de la epífita es eficiente para controlar la colonización, mostrándose en un periodo de seis meses un porcentaje de reinfestación muy bajo. De cualquier forma, habrá que considerar que la jornada laboral hay que pagarla para realizar cualquier tipo de control. Por ello, para hacer más eficiente el control, se recomienda que la remoción se lleve a cabo en invierno, durante el lapso de diciembre a febrero, periodo en el que los frutos de la epífita aún no están madurados y por tanto las semillas no han sido liberadas. En el Jardín Botánico actualmente ya se lleva a cabo la remoción manual de *Tillandsia* en otros hospederos como el mezquite. La remoción total de las epífitas para un individuo de *O. streptacantha* se puede llevar a cabo por una persona en aproximadamente una a una hora y media, apoyándose de escaleras y varas (Moyers, *obs. pers.*), por lo que en una jornada laboral de 6 a 7 hrs., es posible librar de la colonización a 4 o 5 individuos. Además, este tipo de control permite que las agregaciones de *T. recurvata* removidas tengan un uso potencial, ya sea comercial o las variadas aplicaciones que se han reportado, y al ser las inmediaciones del Jardín principalmente una zona rural, éstas incluyen utilizarse como forraje para ganado caprino (INIFAP, 2015) o las de agricultura, al aprovecharse como sustrato de cultivos de invernadero (Rodríguez, 2013). o en la elaboración de lombricompostas (Covarrubias, *et al.*, 2012). Esto llevaría a lograr ingresos para el Jardín Botánico o generar información que permita que los pobladores de la región utilicen a *Tillandsia recurvata*, ya sea en sus propias actividades productivas o como una fuente extra de ingresos.

VI. CONCLUSIONES

1. Las condiciones microclimáticas específicas de la arquitectura de *O. streptacantha* hacen que el sitio de mayor incidencia de infestación de *T. recurvata* sea el estrato medio del forofito, debido a que ahí obtiene las características propicias de radiación fotosintéticamente activa, temperatura, humedad y captación de nutrientes sin llegar a niveles elevados de estrés hídrico. Además, hay una mayor colonización en los cladodios lignificados que en los verdes, ya que la corteza rugosa y espinosa de los mismos permite una mayor acumulación de sustrato y humedad y por tanto mejor anclaje para la epífita.
2. Los diferentes niveles de infestación de *T. recurvata* sobre *O. streptacantha* tienen una afectación negativa en la producción de sus estructuras reproductivas y de crecimiento, lo cual se evidenció en las plantas que no tuvieron el tratamiento de remoción manual de las epífitas. Los forofitos infestados con *T. recurvata* produjeron una menor cantidad de botones, frutos y cladodios nuevos en comparación con las cactáceas a las que sí se les realizó la remoción. La menor presencia de estructuras puede deberse a los daños que genera la infestación de *T. recurvata* sobre los tejidos del hospedero, la competencia por la luz y nutrientes, así como la inhibición de la fotosíntesis, el bloqueo del intercambio de gases, la desviación de recursos destinados a reproducción para su protección y las modificaciones en la corteza. Es necesario llevar a cabo más estudios sobre este hospedero para conocer a mayor profundidad esta interacción, abarcando más periodos reproductivos de la cactácea, idealmente con un tamaño de muestra mayor.
3. La aplicación de bicarbonato de sodio en tres diferentes concentraciones (4%, 8% y 12%) sobre *T. recurvata* es efectiva para deshidratarla, reducir su área de cobertura y probablemente afectar su futura reproducción, además de que no se registraron daños al hospedero. Sin embargo, no es eficiente si lo que se desea es librar de inmediato la totalidad de la infestación, ya que la

mayoría de las epífitas a las que se les aplicó el tratamiento no se desprendieron del forofito, además de que se ha reportado que no evita la reinfestación. Sin embargo, es un método de control viable ya que es sencillo de llevar a cabo, es “ecológicamente amigable” y la relación trabajo-costos no es tan elevada.

4. Para librar en su totalidad de la infestación de *T. recurvata* al hospedero, el método de control de remoción mecánica o manual es muy efectivo, ya que el porcentaje de reinfestación es muy bajo, y aunque conlleva más esfuerzo y tiempo y la mano de obra requerida es mayor, las agregaciones de la epífita desprendidas pueden ser utilizadas para otros fines como la elaboración de compostas, como sustrato de cultivos de invernadero, como forrajeo de ganado, para usos medicinales o alimenticios o para comercializarla como heno o adornos navideños.
5. En el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, se propone un control mecánico de *Tillandsia recurvata* sobre las poblaciones de *Opuntia streptacantha*, debido al bajo grado de reinfestación y al posible aprovechamiento de la epífita que puede establecerse en las comunidades rurales, teniendo usos potenciales en la ganadería y en la agricultura. Se recomienda realizar la remoción en invierno, antes de la dispersión de las semillas.
6. Es necesario realizar más estudios sobre la biología de *Tillandsia recurvata* y su interacción con los forofitos en el Jardín Botánico de Cadereyta de Montes con el objetivo de poder establecer un Manejo Integral de Plagas y un aprovechamiento sustentable.

REFERENCIAS

- Aguilar, S.; Terrazas, T; Aguirre, E. y Huidobro, M. (2007). Modificaciones en la corteza de *Prosopis laevigata* por el establecimiento de *Tillandsia recurvata*. Boletín de la Sociedad Botánica de México Vol. 81. 27-35 pp.
- Begon, M. (1988). Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Editorial Omega. 886 p.
- Bartoli, C., Beltrano, J., Fernández, L. y Caldiz, D. (1993). Control of the epiphytic weeds *Tillandsia recurvata* and *Tillandsia aëranthos* whit different herbicides. Forest ecology and management Vol. 59. 289-294 pp.
- Benz, B. y Martin, C. (2006). Foliar trichomes, boundary layers and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). Plant physiology Vol. 163. 648 – 656 pp.
- Benzing, D. (1990). Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press. 15-20 pp.
- Benzing, D. (1998). Vulnerabilities of tropical forests to cliomate change: the significance of resident epiphytes. Climate Change Vol. 39. 519-540 pp.
- Benzing, D. (2000). Bromeliaceae. Profile of an Adaptative Radiation. Cambridge University Press. 10 – 21 pp.
- Bernal, R., Valverde, T., Hernández, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. Canadian Journal of Botany Vol. 83. 1238 – 1245 pp.
- Bravo-Hollis, H. (1978). Las cactáceas de México Volumen 1. Segunda edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria. Dirección General de Publicaciones. 100-101, 327-328 pp.
- Bighigna, L., Ravanelli, M., Minelli, A y Ercoli, L. (1992). The use of an epiphyte (*Tillandsia caputmedusae morren*) as a bioindicator of air-pollution in Costa Rica. The Science of the Total Enviroment Vol. 98.175-180 pp.
- Cabrera, G. (1995). Hydroperoxycycloartanes from *Tillandsia recurvata*. Journal of Natural Products Vol. 58. 1920-1924 pp.
- Callaway, M., Reihnart, K, Moore, G., Moore, D. y Pennings, S. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. Oecologia Vol.132. 221–230 pp.

- Caldiz, D. y Beltrano, J. (1989). Control of the Epiphytic Weeds *Tillandsia recurvata* and *T. aëranthos* with Simazine. *Forest Ecology and Management* Vol. 28.153-159 pp.
- Castellanos-Vargas, I.; Cano, Z. y Hernández, B. (2009). Efecto de *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) sobre el éxito reproductivo de *Fouquieria splendens* Engelm. (Fouquieriaceae). *Revista Ciencia Forestal en México* Vol.34.
- Ceja, J.; Espejo, A.; López, A.; García, J.; Mendoza, A. y Pérez, B. (2008) Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* Vol. 91. 36 – 41 pp.
- CONABIO. (2009). Malezas de México. Fecha de consulta 9 de septiembre de 2015. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/bromeliaceae/tillandsia-usneoides/fichas/ficha.htm>
- CONABIO. (2014). Glosario de especies exóticas. Fecha de consulta 16 de febrero de 2018. Disponible en <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/exoticas/doctos/glosario.html>
- CONABIO. Flora y fauna de Cadereyta de Montes. Fecha de consulta: 8 de mayo de 2015. Disponible en <http://naturalista.conabio.gob.mx/projects/flora-y-fauna-de-cadereyta-de-montes-queretaro>
- CONAFOR. (2007). Manual de Sanidad Forestal. Consultado el 22 de marzo de 2016. Disponible en <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/15/810Manual%20de%20sanidad%20forestal.pdf>
- CONCYTEQ. Colecciones y condiciones ambientales del Jardín Botánico de Cadereyta de Montes, Querétaro. Consultado el 8 de mayo de 2015. Disponible en: <http://www.concyteq.edu.mx/JB/colecciones.html>
- CONCYTEQ. Objetivos del Jardín Botánico de Cadereyta. Consultado el 29 de abril de 2018. Disponible en: <http://www.concyteq.edu.mx/JB/inicio.html>
- Covarrubias, R., Torres, E., Sánchez, A. (2012). Vermicomposta a partir de heno de mota (*Tillandsia recurvata* L). *Memorias de la VII Reunión Nacional de Innovación Forestal Querétaro 2012*. INIFAP. 33 pp.
- Crawley, M. (1993). *GLIM for ecologist*. Blackwell Scientific Publication. 379 p.

- Crow, W. (2000). Ball moss. Texas Agricultural extensión service. The Texas A&M University System. 4-6 pp.
- Curtis, H. Barnes, N., Schnek, A., Massarini, N. (2008). Biología. Editorial Médica Panamericana. 121 pp.
- Del Val, E. y Boege, K. (coord.). (2012). Ecología y evolución de las interacciones bióticas. Fondo de Cultura Económica. 276 pp.
- Echevarría, C., Monreal, J., y Feria, A. (2010). La fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC): enzima clave de los metabolismos fotosintéticos C4 y CAM. En A. Chueca Sancho, J.L. González Rebollar (Ed.), C4 y CAM: características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas: Homenaje al doctor Jilio López Gorgé. Fundación Ramón Areces. 86 pp.
- Escutia, J. (2009). Heterogeneidad arquitectónica y microclimática en forofitos y distribución espacial de *Tillandsia recurvata* en un sistema semiárido. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 42 pp.
- Espinoza, S., Tapia, R., Herrera, M., García, M., y Vega, E. (2003). Análisis fitoquímico y actividad antibacteriana de *Tillandsia recurvata*. Memorias del VIII Simposio del Departamento de Ciencias de la Salud de UAM-Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- Flores J., Torres M. y Nájera J. (2009). Situación del heno de motita, *Tillandsia recurvata*, en el estado de Coahuila. Memoria del XV Simposio Nacional de Parasitología Forestal. Colegio de Posgraduados. México. 175-179 pp.
- Flores-Palacios, A., Barbosa-Duchateau, C., Valencia-Díaz, S., Capistrán-Barradas y A., García-Franco, J. (2014) Direct and indirect effects of *Tillandsia recurvata* on *Prosopis laevigata* in the Chihuahua desert scrubland of San Luis Potosi, Mexico. Journal of Arid Environments Vol. 104. 88–95 pp.
- Flores-Palacios, A. (2016). Does structural parasitism by epiphytes exist? A case study between *Tillandsia recurvata* and *Parkinsonia praecox*. Plant Biology. Vol. 18. 463 – 470 pp.
- Guevara-Escobar, A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpiri, H., González-Sosa, H., Hernández-Sandoval, L., Malda-Barrera, G., y Martínez-Díaz, M. (2010). Fog interception by Ball moss (*Tillandsia recurvata*). Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss. Vol. 7. 1655–1676 pp.
- Hernández-Rosas, J. (2000). Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical del

alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. Acta Biológica Venezuelica Vol. 20: 43-60 pp.

- Huidobro, S. (1988). El género *Tillandsia* (*Bromeliaceae*) en el Estado de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- INEGI. (2016). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Cadereyta de Montes, Querétaro. Disponible en: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/22/22004.pdf>. Consultado el 1 de junio de 2016.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. INIFAP. (2007). Principales plantas parásitas y epífitas e insectos que atacan a los bosques del estado de Nuevo León. CIRNE. Campo Experimental Saltillo. Folleto Técnico 36. 14 -16 pp.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. INIFAP. (2015). Incorporación de *Tillandsia recurvata* en la dieta de ganado caprino para evitar la condición anémica en el norte centro de México. Folleto Técnico.
- Kenneth, A. (1973). Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold Ltd. 309 pp.
- López, J., Fuentes, J. y Rodríguez, A. (1997). Industrialización De La Tuna Cardona (*Opuntia streptacantha*). J. PACD. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 169-175 pp.
- Lowman, M., Downey, L., Farres, A. y Mermin, E. (1999). Abundance and mortality of two epiphytic *Tillandsias* (*Bromeliaceae*) in a Florida Hammock. Journal of the Bromeliad Society Volumen 49. 25-28 pp.
- Luna, J. y Jones, R. (2002). Evaluation of ball moss, *Tillandsia recurvata* L. as a refuge site for insects during the dry season in dry tropical forest. The ESA Annual Meeting: An Entomological Odyssey of ESA.
- Lüttge, U., Klauke, B., Griffiths. H., Smith, J. y Stimmel, K. (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of the C3 bromeliad *Pitcairnia integrifolia*. Plant Cell Environ Vol. 9. 411–419 pp.
- Lüttge, U. (1989). Vascular plants and epiphytes: evolution and ecophysiology. Nature Wissenschaften Vol. 72. 557-563 pp.

- Mondragón, D., Ramírez, I., Flores, M. y García, J. (2011). La familia Bromeliaceae en México. Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México, México.
- Monge, J. (2007). ¿Qué son plagas vertebradas? *Agronomía Costarricense*, Vol. 31. 111-121 pp.
- Montaña, C.; Dirzo, R. y Flores, A. (1997). Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidum praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* Vol. 29. 517-521 pp.
- Montes-Recinas, S., Márquez-Guzmán, J. y Orozco-Segovia, A. (2012). Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. *Plant Ecology* Vol. 213. 1069 – 1079 pp.
- Moron-Torres, D. (2017). Diagnóstico y control de la infestación de *Tillandsia recurvata* (L.) L. como plaga de leñosas, en el Jardín Botánico de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 41, 59 pp.
- Musselman, L., Press, M. (1995) Introduction to parasitic plants. En: Press, M.C. y J.D. Graves. *Parasitic Plants*. Chapman & Hall. 1-3 pp.
- Ochoa, S. (2009). Influencia de hospederos y condiciones microclimáticas en la distribución de plantas epífitas del género *Tillandsia* (Bromeliaceae) en la Selva Baja Caducifolia de la región de Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 62 pp.
- Páez, L. (2005). Biología de *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) y su importancia en aplicaciones prácticas y ecológicas. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. 32 pp.
- Páez, L.; Aguilar, S.; Terrazas, T.; Huidobro, M. y Aguirre, E. (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*, diciembre-Sin mes: 59-64 pp.
- Pett-Rige, J. y Silver, W. (2002). Survival, growth and ecosystem dynamics of displaced Bromeliads in a montane tropical forest. *Biotropica* Vol. 32. 211-224 pp.
- Puente, M., y Bashan, Y. (1994). The epiphyte *Tillandsia recurvata* harbours the nitrogen-fixing bacterium *Pseudomonas stutzeri*. *Can. J. Bot.* Vol. 72. 406-408 pp.

- Queijeiro, M. (2015). Interacciones entre dos especies de muérdago enano y su hospedero: importancia de las asociaciones bióticas. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 159 pp.
- Ramírez, C. (2008). Análisis de la dispersión de semillas en una meta población de la epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) a través del uso de satélites. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 91 pp.
- Rice, E. (1984). Allelopathy. Academic Press. 422 pp.
- Rodríguez, D. (2013). Evaluación de sustratos orgánicos alternativos en la producción de pepino (*Cucumis sativus* L.) en invernadero. Tesis de maestría. Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 55 – 56 pp.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Editorial Limusa. 432 pp.
- Rzedowski, J. y de Rzedowski G. (2010). Flora Fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad México. Edición digital. México.
- SAGARPA. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Manejo Integrado de Plagas. Subsecretaría de desarrollo rural. Boletín técnico. Consultado el 30 de abril de 2018. Disponible en: <http://www.sagarpa.gob.mx/desarrolloRural/Documents/fichasaapt/Manejo%20integrado%20de%20plagas.pdf>
- Smith, R. (1992) Elements of Ecology. HarperCollins Publishers. 704 pp.
- Smith, J. y Winter, K. (1996). Taxonomic distribution of crassulacean acid metabolism. Winter, K. y Smith, J. Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. Springer-Verlag. 114 pp.
- Soria, F., Torres, C. y Galetto, L. (2014). Experimental evidence of an increased leaf production in *Prosopis* after removal of epiphytes. Flora Vol. 209. 580-586 pp.
- Southwood, T. (1978). Ecological methods. Chapman and Hall. 255 pp.
- Stevens, G. (1987). Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. Ecology Vol. 68. 77-81 pp.
- Torres, L. (2012). Control de *Tillandsia recurvata* en bosques de *Pinus cembroides* del estado de Coahuila. INIFAP. Coahuila, México.

- Torres, L. y Flores, J. (2012). Manual de aplicación de productos químicos para el control del heno de mota *Tillandsia recurvata* L. INIFAP. Coahuila, México.
- Torres, L., Sánchez, A., y Covarrubias, R. (2012). Evaluación de Muérdago Killer en el control de *Tillandsia recurvata* en *Pinus cembroides* Zucc. Memorias de la VII Reunión Nacional de Innovación Forestal Querétaro 2012. INIFAP. 103 pp.
- Universidad Autónoma Chapingo. Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas. Consultado el 25 de mayo de 2015. Disponible en <http://www.chapingo.uruz.edu.mx/jardin/cactaceae/Opuntia%20streptacantha.htm>
- Valdivia, E. (1977). Las epífitas. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. Biotica Vol. 2: 55-71 pp.
- Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., Ventura-Zapata, E. y Jiménez-Aparicio, A. (2010). Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. Journal of Tropical Ecology Vol. 26. 571–581 pp.
- Velázquez, L. (2011). Prueba de Bicarbonato de Sodio y Rexal para el control de *Tillandsia recurvata*, en *Pinus cembroides* Zucc. en el ejido Cuauhtémoc, Saltillo Coahuila. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 33-34, 47.
- Wester, S. y Zotz, G. (2010). Growth and survival of *Tillandsia flexuosa* on electrical cables in Panama. Journal of Tropical Ecology Vol. 26. 123 – 126 pp
- Winkler, M., Hülber, K, Hietz, P. (2007). Population dynamics of epiphytic bromeliads: Life strategies and role of host branches. Basic and Applied Ecology Vol. 8. 183 – 196 pp.
- Zar, J. (1999). Biostatistical analysis. Cuarta edición. Ed. Prentice Hall. 663 pp.
- Zotz, G. y Vollrath, B. (2002). Substrate preferences of epiphytic bromeliads: an experimental approach. Acta Oecologica Vol. 23. 99 – 102 pp.
- Zotz, G. (2016). Plants on Plants- The Biology of Vascular Epiphytes. Springer International Publishing. 1, 234-239 pp.