

00361

9  
2ej

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

=====

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**B I O L O G I A**

**BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE TILLANDSIA DEPPEANA STEUDEL**

**(BROMELIACEAE)**

**TESIS QUE PRESENTA PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

**JOSE GUADALUPE GARCIA-FRANCO**

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

México, D.F.

1990



## **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 está 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.

## CONTENIDO

### RESUMEN

INTRODUCCION.....	1
a).- Generalidades sobre las Epífitas y su Distribución.....	1
b).- Biología Reproductiva.....	4
c).- Biología Reproductiva en Epífitas.....	5
d).- Estudios Realizados con <i>Tillandsia         deppeana</i> Steudel.....	9
OBJETIVO.....	11
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	12
DESCRIPCION DE <i>TILLANDSIA DEPPEANA</i> STEUDEL.....	15
METODOLOGIA.....	19
a).- Preferencia de Especie de Arbol Hospedero y Distribución Espacial.....	19
b).- Biología Floral.....	20
c).- Pruebas de Compatibilidad.....	22
d).- Floración y Fructificación a Diferentes Alturas en los Arboles.....	24
e).- Dispersión y Deposición de las Semillas.....	25
f).- Prueba de Germinación.....	29
RESULTADOS Y DISCUSION.....	31
a).- Preferencia de Especie de Arbol Hospedero y Distribución Espacial.....	31

b).- Biología Floral.....	38
1).- Crecimiento reproductivo, floración y éxito reproductivo.....	38
2).- Tiempo de vida y actividad de las flores..	40
3).- Visitantes.....	48
4).- Producción de frutos y semillas.....	50
c).- Pruebas de Compatibilidad.....	52
d).- Floración y Fructificación a Diferentes Alturas en los Árboles.....	54
1).- Sitios donde se ubicaron las plantas.....	54
2).- Características de las inflorescencias...55	
2.1).- Predación de las inflorescencias...56	
3).- Flores .....	60
4).- Frutos. ....	63
5).- Características de las semillas .....	65
e).- Dispersión y Deposición de las Semillas.....	67
f).- Prueba de Germinación.....	71
CONCLUSIONES.....	75
BIBLIOGRAFIA.....	80

## RESUMEN

Los estudios sobre la biología reproductiva de las plantas epifitas son relativamente abundantes; sin embargo, sobre Bromeliaceae se han realizado pocos trabajos. El objetivo del presente trabajo fue conocer la biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Comprendiendo preferencia por hospedero; biología floral; entrecruzamiento; floración y fructificación a diferentes alturas; dispersión, deposición y germinación de las semillas. El estudio se desarrolló en un remanente de bosque caducifolio cerca de Xalapa, Ver. *Tillandsia deppeana* se encontró creciendo más frecuentemente en *Liquidambar macrophylla*, como resultado de: a) la sincronía en la pérdida de hojas en el árbol y el desarrollo de los eventos reproductivos en la bromelia (floración y dispersión de las semillas), y b) las condiciones ambientales ("nortes") que permiten una mayor dispersión de los propagulos de la bromelia. La planta fue visitada por colibríes, que seguramente efectúan la polinización cruzada en las plantas; ya que las pruebas de entrecruzamiento indicaron asincronía en la maduración sexual. Se observó actividad de diferentes herbívoros sobre la inflorescencia, lo que reduce prematuramente el potencial reproductivo de *T. deppeana*. Los individuos de la bromelia localizados a diferentes alturas sobre el nivel del suelo no presentaron diferencias en sus características y expresiones reproductivas; aunque es necesario realizar un mayor número de observaciones, ya que la muestra del presente estudio fue baja. Por el alto porcentaje de germinación de las semillas y el reducido número de individuos observado en el campo, se considera que los sitios seguros ("safe sites") para esta especie son pocos; y que, por lo tanto, estos se mantienen ocupados en la comunidad por medio de la reproducción vegetativa. Este último aspecto es necesario estudiarlo con detenimiento para entender el papel de esa estrategia reproductiva en la dinámica de la población.

## INTRODUCCION

### a) Generalidades sobre las Epifitas y su Distribución.

El epifitismo es una forma de vida muy particular y característica de la vegetación tropical. Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae son, entre las monocotiledoneas, las familias que tienen más representantes epifitos (Madison, 1977). Las epifitas regularmente ocupan en los ecosistemas sitios de extrema carencia hídrica y nutricional (Benzing, 1978). Es por esto que han desarrollado características adaptativas que les permiten soportar y solucionar las deficiencias y dificultades que les acarrea el incursionar en un ambiente totalmente aéreo. Las Bromeliaceae, en particular, cuentan con absorción por tricomas; hojas arrosetadas en forma de tanque para captación y almacenamiento de agua; succulencia; fijación oscura de  $CO_2$  para evitar la evaporación durante el día; neotenia y heterofilia; y características en las semillas (pequeñas con apéndices que les facilitan la dispersión anemócora; o de diferentes colores, tamaños, formas y contenidos de azúcar que permiten la dispersión por aves) y plántulas (tolerancia

a la desecación sin sufrir daños) que les permiten establecerse bajo esas condiciones (McWilliams, 1974).

La distribución y éxito en el establecimiento de las epífitas está determinado principalmente por las condiciones climáticas (Benzing, 1980). Sin embargo, se considera que las especies de árboles hospederos o soporte también intervienen en el proceso, ya que, aunque existe una asociación variable entre especies de epífitas y árboles, algunas plantas epífitas llegan a tener una asociación específica con un hospedero particular (Braun-Blanquet, 1979; García-Franco y Peters, 1987). Esta "preferencia y éxito" de establecimiento es el resultado de la conjugación de un gran número de condiciones favorables, entre otras: los requerimientos de luz y tolerancia a la sombra que tengan las plantas (taxonomía ecológica basada en la demanda de luz de Pittendrigh, 1948), disponibilidad y captura de nutrientes, lugar de los árboles en que se localicen y morfología que presenten (taxonomía ecológica basada en la nutrición mineral de Pittendrigh, 1948, y pirámide nutricional de Benzing y Seeman, 1978), ocurrencia y disponibilidad de polinizadores a diferentes alturas sobre el suelo, (Perry, 1984), y/o características físicas y químicas de las cortezas (Daubenmaire, 1979; Valdivia, 1977; Dressler, 1981). Elementos que en forma global vienen a conformar lo que son los sitios seguros (safe sites)

(Harper, 1983), y que son, hasta cierto punto, específicos para cada especie. Downs (1974) señala que la cantidad de agua y nutrientes, la temperatura y la luz son los factores que más influyen en el crecimiento de las plantas epífitas; y que el fotoperiodo y la humedad modifican la floración.

Las características anteriores afectan individualmente a cada especie en su crecimiento. Al establecerse las plantas epífitas en diferentes sitios sobre los árboles, quedan expuestas a diferentes intensidades de luz, ya que la luz que llega a un punto particular está en función directa del número de hojas de los estratos que le preceden y del ángulo de las mismas (ley de extinción de luz de Lambert-Beer) (Medina y Klinge, 1983). La temperatura y la humedad no son las mismas en las diferentes partes de la copa de los árboles, ya que la mayor o menor irradiación provoca variaciones de esos dos parámetros. Lo anterior debe ocasionar diferencias reproductivas y de crecimiento en las epífitas. Por ejemplo, Salisbury (1942, en McWilliams, 1974) menciona que, en general, las especies tolerantes a la sombra (umbrófilas) tienen semillas más grandes que las especies tolerantes al sol (heliófilas). Entre las Bromeliaceae, especies tolerantes a la sombra, como *Bromelia pinguin* L., producen semillas más grandes, en comparación con otras, como *Tillandsia ionantha* Planchon, que crece como epífita en sitios más expuestos a la luz. Harper (1967)

considera que el número de semillas por especie está en función de la tolerancia a la luz, además, de que representa el factor más importante en la estrategia reproductiva de las plantas.

En las plantas epifitas, la morfología, el tamaño, el peso (que está asociado con el contenido de nutrientes) y el número de las semillas (que está vinculado con la potencialidad de establecimiento y distribución) están relacionados con su dispersión (tiempo de vuelo y distancia recorrida). Estas características deben depender, además, del sitio en el árbol donde se encuentren (altura sobre el nivel del suelo y ubicación en la copa). McWilliams (1974) registró 12 segundos de tiempo de vuelo desde una altura de 2 m para *Tillandsia fasciculata* Swartz, lo que da una idea del potencial de dispersión que tienen las epifitas.

#### b) Biología Reproductiva.

El periodo de reproducción sexual es un parte fundamental de la vida de las plantas con flores, durante este lapso se realiza el intercambio genético, con lo cual se favorece la posibilidad de respuesta de la especie a los cambios que ocurran en el medio (Benzing, 1980). Siendo esta etapa trascendental, ha sido estudiado por muchos años. En la década de los 40's se redobló el interés por conocer los

sistemas reproductivos de las plantas, estructurándose los síndromes basados en las características florales, como: flor de mariposa (butterfly flower), flor de palomilla (moth flower), flor de mariposa nocturna (hawkmoth flower) y flor de abeja (bee flower) (Baker, 1983). Inicialmente, los estudios se realizaron en zonas templadas; sin embargo, gran parte de los trabajos realizados posteriormente, se abocaron a definir y conocer los sistemas reproductivos de plantas tropicales, principalmente de hábitos terrestres (v.g., Bullock, 1985; Burquez *et al.*, 1987; Lack y Kevan, 1984; Opler *et al.*, 1975; Perry y Starrett, 1980; Sutherland, 1986, 1987). Estos trabajos han permitido conocer patrones de forrajeo, a) diurno: de abejas, aves, mariposas, y b) nocturno: palomillas y murciélagos; y síndromes de polinización (Baker, 1983).

#### c) Biología Reproductiva en Epífitas.

La forma de vida y de crecimiento de la mayoría de las plantas epífitas sugiere que su tamaño relativamente pequeño pueda limitar la producción de flores y, por consiguiente, su floración no sea suficientemente grande para competir por la atención de los polinizadores con plantas más floríferas que ellas (Ackerman, 1986). Sin embargo, estas plantas han desarrollado características muy particulares que les permiten realizar exitosamente su reproducción sexual, a

pesar de tener poblaciones ampliamente dispersas y con baja densidad de individuos (Ackerman, 1986).

Se considera que la mayoría de las epífitas son plantas polinizadas por animales (Madison, 1977). Estructuras especiales, colores, formas y recompensas, tales como aromas, polen y líquidos (néctar y aceites) (Ackerman, 1986), hacen que abejas, colibríes, palomillas, y murciélagos, sean los visitantes más constantes de las epífitas. Tres estrategias de polinización son las más comunes y mejor conocidas en la región neotropical: conducta nómada de forrajeo o ruta de visitas (trapline) (v.g., especies de Bromeliaceae, Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Rubiaceae), engaño (con diferentes tipos de mimetismo, los mejor conocidos basados en el comportamiento de forrajeo por alimento y reproductivo de los polinizadores; principalmente en Orchidaceae) y polinización por los machos de las abejas euglossines al coleccionar fragancias florales (v.g., plantas de Araceae, Gesneriaceae y principalmente Orchidaceae) (Ackerman, 1986).

Los frutos que presentan las epífitas pueden incluirse en dos grupos: bayas (v.g., Araceae y Bromeliaceae) y cápsulas (v.g., Orchidaceae y Bromeliaceae). Además, éstas plantas se pueden agrupar en tres categorías de acuerdo al tipo de semillas que presenten: (1) plantas que tienen

semillas muy pequeñas y numerosas (como polvo) contenidas en cápsulas, y que son dispersadas por el viento (Orchidaceae y Pteridophyta, principalmente); (2) especies con frutos capsulares dehiscentes, con semillas que presentan apéndices alados o plumosos para la dispersión por viento (v.g., Asclepiadaceae, Gesneriaceae, Rubiaceae, y *Tillandsia butzii* Mez, *Tillandsia multicaulis* Steudel, *Catopsis nutans* (Swartz) Griseb., de la subfamilia Tillandsioideae: Bromeliaceae); y (3) plantas con pocos frutos no dehiscentes en forma de bayas, cuyas semillas son dispersadas por aves (v.g., Bignoniaceae, Melastomataceae y *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb., *Bromelia pinguin* L., de la subfamilia Bromelioideae: Bromeliaceae) (Gentry y Dodson, 1987).

Se han realizado estudios particulares para conocer los sistemas reproductivos de las epifitas, siendo el mayor número de ellos los efectuados en orchidaceas. Para muchas de las especies de esta última gran familia botánica se conoce su biología reproductiva y sus interacciones con otros organismos (v.g., Ackerman, 1975, 1987; Ackerman y Montero, 1985; Adams y Goss, 1976; Montalvo y Ackerman, 1987; Rico-Gray y Thien, 1987, 1989). En cambio, las bromeliaceas no han sido estudiadas con detalle, existiendo relativamente pocas publicaciones sobre sus sistemas reproductivos y polinización natural (Gardner, 1986a; McWilliams, 1974; Utley, 1983).

Las características florales que presentan la mayoría de las bromeliáceas (corolas tubulares largas, secreción de néctar, estambres y estigma extendidos fuera de la corola), hacen que se considere a las aves, especialmente colibríes, como sus visitantes más comunes (Benzing, 1980). McWilliams (1974), revisando los estudios realizados sobre la relación de las aves y las bromeliáceas, elaboró una lista de 14 taxa de bromeliáceas, mencionando las especies de aves que las visitan, quienes posiblemente lleven a cabo el papel de polinizadores. Sin embargo, también se han registrado otros animales como visitantes. Salas (1973) reportó quiropterofilia para *Thecophyllum irazuense* Mez & Wercklé. Utley (1983), en su revisión de las especies del género *Vriesea* subfamilia Thecophylloideae, señala que este grupo presenta diferentes fenologías, plantas con floración diurna, crepuscular y nocturna; y que, además de tener como visitantes a colibríes, se han observado murciélagos, y se sugiere la posibilidad de que insectos voladores nocturnos, como las polillas, lo sean también. Gardner (1986a), utilizando las características florales de las especies del subgénero *Villandsia*, secciona a las especies en cinco grupos, y sugiere que éstas tienen relaciones de polinización con abejas, mariposas nocturnas o palomillas y colibríes.

Por otro lado, las características que presentan las epifitas, los sitios donde éstas crecen, la competencia que existe con otras plantas para lograr los servicios de la polinización, etc., hace pensar que algunas bromelias sean autocompatibles y lleven a cabo procesos de autofecundación. McWilliams (1974) observó que varias especies del género *Tillandsia* subgénero *Tillandsia* son autofértiles, y que en la subfamilia Bromelioideae, *Aechmea angustifolia* Poeppig & Endlicher, *A. bromeliifolia* (Rudge) Baker, y *A. mexicana* Baker, son ejemplos de plantas en los que ocurre la autopolinización. Gilmartin y Brown (1985), en un estudio detallado de *Tillandsia capillaris* Ruiz & Pavón, observaron que en esta especie se realizaba cleistogamia.

d) Estudios Realizados con *Tillandsia deppeana* Steudel.

*Tillandsia deppeana* Steudel ha sido objeto de estudio con anterioridad. Algunos autores (Matos y Rudolph, 1984) investigaron algunos aspectos de la historia de vida de la especie en Tamaulipas, señalando la mortalidad de las plántulas a diferentes edades, distribución espacial, floración y producción de semillas y la característica heterofilica de la planta. Otros autores (Adams y Martin, 1986a, b, c) centraron su atención al estudio de los cambios morfológicos que acompañan la transición de la fase juvenil con tipo de nutrición atmosférica al estado adulto con

nutrición mineral tipo tanque; investigando los cambios fisiológicos que ocurren durante la transformación de un tipo de nutrición a otro en su desarrollo; y trataron de dar una explicación evolutiva a la presencia de heterofilia dentro de la subfamilia Tillandsioideae, utilizando la información de los trabajos anteriores.

## OBJETIVO

Ya que la interacción de varios factores físicos determinan el comportamiento y desarrollo que presentan los individuos de una especie, reflejándose este en la dinámica de la población: el objetivo del presente trabajo fué conocer la biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae), abarcando los siguientes aspectos:

- a).- Conocer si la bromeliacea manifiesta preferencia por un árbol hospedero para su desarrollo en el área de estudio.
- b).- Observar la biología floral de la especie y las características de los frutos.
- c).- Probar experimentalmente si la especie puede realizar algún tipo de fecundación que no sea la cruzada.
- d).- Comparar patrones de crecimiento, floración y fructificación en diferentes sitios de los árboles hospederos donde la especie se encuentre.
- e).- Conocer el patron de dispersion y deposición de las semillas.
- f).- Conocer la respuesta de germinación de las semillas de ésta bromeliacea en condiciones semicontroladas.

Lo anterior en conjunto nos permitirá realizar algunas interpretaciones sobre el comportamiento poblacional de *T. deppeana* en el área estudiada.

## DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El trabajo se desarrolló en el Parque Ecológico Francisco Xavier Clavijero ubicado a 2.5 km al sur de la ciudad de Xalapa, por la carretera antigua a Coatepec; entre las coordenadas  $19^{\circ}30'$  de latitud norte y  $96^{\circ}55'$  de longitud oeste y a una altitud de 1280 msnm (Figura 1). El Parque tiene una superficie de 29 Has, de las cuales el 35% presenta aun vegetación representativa de la región (bosque caducifolio) (Ortega, 1981).

De acuerdo con la estación meteorológica INIREB, se presenta un clima tipo C(fm)w"b(i')g, templado húmedo con lluvias todo el año. El mes más húmedo es junio (272.2 mm) y el más seco diciembre (43.1 mm); con una precipitación total anual de 1514.8 mm. El promedio anual de temperatura es de  $17.9^{\circ}\text{C}$ , presentandose la mínima en enero ( $14.9^{\circ}\text{C}$ ) y la máxima en mayo ( $20.4^{\circ}\text{C}$ ) (García, 1973; Soto, 1986).

La topografía del area es muy irregular, generalmente se encuentran relieves fuertemente ondulados con pendientes mayores al 40%. Los suelos son recientes, profundos, derivados de ceniza volcánica, con buen drenaje interno y

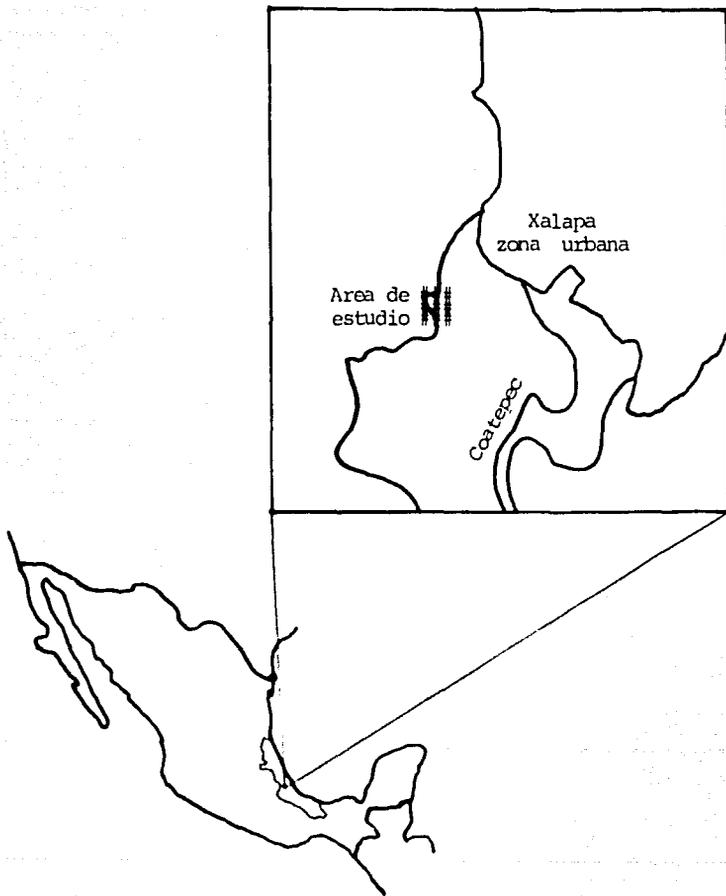


Figura 1. Localización del Area de Estudio

textura granular migajón franco arcillo arenoso (Ortega, 1981; Zolá, 1987).

En ésta área del Parque Ecológico Clavijero aún se conserva una pequeña fracción de bosque caducifolio, vegetación que antiguamente se encontraba ampliamente representada en la región de Xalapa (Ortega, 1981). Este tipo de vegetación se caracteriza por presentar en el estrato arboreo individuos de 15 a 25 m con fustes rectos, principalmente de las especies *Liquidambar macrophylla* Dersted, *Trema micrantha* (L.) Blume, *Meliosma alba* (Schlechter) Walp., *Clothra mexicana* DC., *Carpinus caroliniana* Walter, *Persea americana* Miller, *Quercus xalapensis* Humb. & Bonpl., *Quercus germana* Cham. & Schlechtendal, *Quercus leiophylla* A. DC., y *Quercus polymorfa* Cham. & Schlechtendal. Encontrándose arbustos de *Oreopanax xalapensis* (H.B. & K.) Decne. & Planchon, *Oreopanax* sp., *Cnidoscopus aconitifolius* (Miller) I.M. Johnston, *Cnidoscopus multilobus* I.M. Johnston, *Piper auritum* H.B. & K., *Piper hispidum* Swartz, *Solanum appendiculatum* H.B. & K. ex Dunal, *Solanum hispidum* Pers., *Solanum nudum* H.B. & K., *Cestrum nocturnum* L., *Baccharis multiflora* H.B. & K. como las especies acompañantes más comunes. Las plantas trepadoras no son abundantes, presentándose especies como *Ipomoea mexicana* A. Gray, *Ipomoea alba* L., *Ipomoea purpurea* (L.) Roth., *Ipomoea*

*tricolor* Cav., *Smilax glauca* Walter, *Smilax xalapensis* Schlechter, *Smilax* sp., *Bomarea acutifolia* (Link & Otto) Herbert y *Bomarea* sp. Sin embargo, se presenta una gran riqueza de especies epifitas de los géneros, *Polypodium*, *Campyloneurum* y *Pleopeltis* (Polypodiaceae); *Epidendrum*, *Isochilus*, *Laelia* y *Epiphyllum* (Orchidaceae); *Catopsis*, *Tillandsia* y *Vriesea* (Bromeliaceae); *Rhipsalis* (Cactaceae); y *Peperomia* (Piperaceae) (Ortega, 1981; Zola, 1987; M. Palacios-Rios, com. pers.).

#### DESCRIPCION DE *Tillandsia deppeana* STEUDEL

*Tillandsia deppeana* (subgénero *Tillandsia*, Subfamilia Tillandsioideae) (Figura 2) es una planta epifita que alcanza los 80 cm de altura (incluyendo la inflorescencia), de forma arrosetada con hojas de color verde, escapo erecto, inflorescencia corto-pinnada, con espigas fuertemente comprimidas de color rosa pálido a rojo; flores azul-violeta y fruto capsular (Smith y Downs, 1977). Las semillas son numerosas con apéndices plumosos, de 1.3 a 2.0 cm de largo incluyendo los apéndices ( $\bar{x}=1.71$ ,  $s=0.16$ ,  $n=83$ ) (obs. pers.) que les permiten la dispersión anemócora, estructuras que pueden actuar como anclas en el sustrato (Pijl, 1982). En su clasificación del subgénero *Tillandsia*, Gardner (1986b) incluye a *T. deppeana* en el Grupo III con base en las características florales; plantas epifitas mexicas o

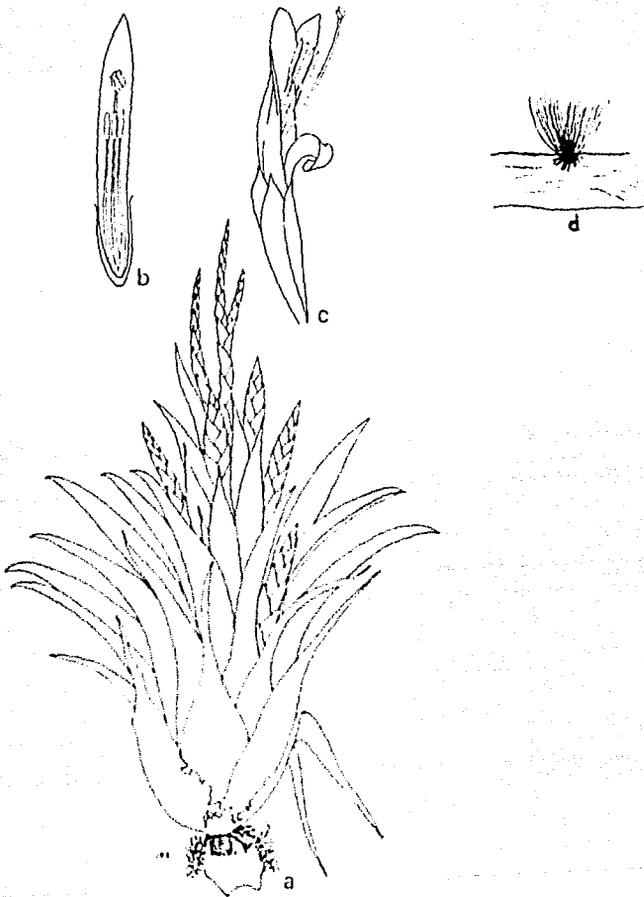


Figura 2. Planta de *Tillandsia deppeana*. a) Individuo adulto (forma tanque) en estado reproductivo. Los individuos en este estado fueron considerados en el estudio. b) Ubicación de los estambres y el estigma cuando la flor no ha abierto. En este momento los estambres ya están liberando polén. c) Flor abierta receptiva, de esta forma permanece abierta cerca de 24 hrs. d) Individuo joven (forma atmosférica).

semimésicas, que viven en lugares con mucha insolación o con luz filtrada; presenta la inflorescencia comprimida dorsoventralmente, con brácteas florales largas; las flores son protóginas, disticas ascendentes, con sepalos elípticos carinados y libres, y pétalos ligulados; con anteras subbasifijas, erectas; y el estilo más largo que los estambres o casi iguales. Estas plantas presentan un líquido viscoso exudado de entre las brácteas florales, cuya función es desconocida (Gardner, 1986a).

Esta bromeliácea es una epífita heterófila que exhibe en estado juvenil las características morfológicas comúnmente encontradas entre los adultos de las especies atmosféricas de Tillandsioideae; con hojas lineares formando rosetas pequeñas no apretadas y cubiertas densamente por escudos traslapados de tricomas foliares (Figura 2d) (Adams y Martin, 1986a). En la fase adulta, exhibe los rasgos típicos de las bromeliáceas de forma tanque de la misma subfamilia; con hojas anchas y aplanadas sobrelapadas basalmente que forman cámaras que les permiten contener agua, los tricomas foliares están presentes en las hojas siendo notablemente menos densos (Figura 2a) (Adams y Martin, 1986a). En cuanto a su metabolismo, *T. deppeana* realiza el proceso  $C_3$  en ambos estadios, por lo que es el primer registro de una *Tillandsia* atmosférica que no es CAM (Adams y Martin, 1986b). Se considera que la etapa en forma

atmosférica de *T. deppeana*, juega un papel muy importante en el establecimiento y posterior desarrollo a su forma tanque de los individuos adultos. Los individuos juveniles resisten la desecación y mantienen tasas positivas de intercambio neto de CO<sub>2</sub> durante esos periodos; mientras que los adultos, bajo esas mismas condiciones, cesan su actividad metabólica (Adams y Martin, 1986c).

*Tillandsia deppeana* es endémica de México y se distribuye en bosques de pino y bosques caducifolios entre los 1080 y 1800 msnm, en los estados de Tamaulipas, Hidalgo, Puebla, Veracruz y Oaxaca (García-Franco, 1987; Smith y Downs, 1977).

En la región de Xalapa se encuentra en las pequeñas áreas de bosque caducifolio que aún se conservan; presentándose también en zonas perturbadas y cafetales. Florece durante los meses de enero a mayo y los frutos producidos tardan un año en desarrollarse y madurar (Matos y Rudolph, 1984; obs. pers.). El período de dispersión ocurre en la época de nortes (febrero-marzo), tiempo que corresponde también al momento en que la mayoría de las especies del bosque caducifolio no presentan hojas (obs. pers.).

## METODOLOGIA

El estudio se desarrolló en varias etapas, tratando con ello de abarcar todos los eventos del periodo reproductivo de la bromeliacea. Con la finalidad de evitar confusiones de identificación, para la toma de datos en el campo se consideraron únicamente los individuos de *Tillandsia deppeana* que presentaron sus estructuras reproductivas (Figura 2a). Esta especie, por su carácter heterofilico (heteromórfico) en estado juvenil y adulto vegetativo, puede confundirse fácilmente con otras especies que ocurren en la localidad, como *Tillandsia multicaulis* Steudel y *Tillandsia heterophylla* E. Morren, que tienen la misma propiedad heterofilica (Benzing, 1980; McWilliams, 1974).

a).- Preferencia de Especie de Arbol Hospedero y Distribucion Espacial.

Inicialmente se hizo un censo y mapeo de todos los árboles en los que se encontraron individuos de *T. deppeana* en estado reproductivo, obteniendo la frecuencia de aparición de la bromeliacea para cada una de las especies arbóreas registradas, con base en la cual se definió la especie de árbol preferente. Posteriormente, fueron medidas las alturas sobre el nivel del suelo en las cuales se

encontró *T. deppeana*, y se anotó la orientación que tuvo en cada individuo de la especie de árbol que se identificó como preferente. La altura de cada una de las plantas se obtuvo por la fórmula  $S=r\theta$ , donde S es la altura a conocer, r la distancia del punto desde donde se hicieron las mediciones de los ángulos al pie del árbol, y  $\theta$  la tangente del ángulo observado. Los ángulos se obtuvieron con un clinómetro Suunto PM-5/360 PC, y las distancias con un aparato de medición Ranging Opi-Meter 120 con rango de 2-30 m (exactitud de 99% ca. 5m, 98% ca. 30m). La orientación de las bromeliáceas en los árboles se determinó con una brújula Brunton de bolsillo con escala de  $0^{\circ}$ - $360^{\circ}$  ( $0^{\circ}$ - $90^{\circ}$ - $0^{\circ}$  por cuadrante). A los resultados obtenidos se les aplicó la prueba de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) para obtener la significancia entre las diferencias observadas (Sokal y Rohlf, 1969).

b).- Biología Floral.

Flores individuales de cinco plantas mantenidas en invernadero (semirústico no cerrado) fueron observadas con regularidad, desde que pudieron ser percibidas en las brácteas florales hasta el final de su tiempo de vida (se trató de hacer cada dos horas, aunque algunas observaciones se hicieron a intervalos menores). Inicialmente se midió con un vernier su crecimiento hasta que alcanzaron su desarrollo total. Posteriormente, se obtuvo el néctar de las flores

introduciendo en ellas tubos capilares (Micropipetas de 20  $\mu$ l TC 1/2 % de exactitud, Curtin Matheson Scientific, Inc.), cuantificándose el porcentaje de azúcar presente con un refractómetro de mano Bausch & Lomb. con rango de 0-32% (igual que con el crecimiento de la flor se trató de hacer las observaciones cada dos horas, aunque algunas se hicieron a intervalos menores). Esta última observación continuó hasta que las flores cerraron su pétalos y se tornaron flácidas. Los frutos y semillas producidos en flores diferentes a las utilizadas en la prueba anterior, fueron pesados en una balanza analítica (August Sauter KG D-7470 Edinbengl) con rango de 200 gr a 0.1 mgr. Se obtuvo la media y la desviación estandar de los resultados obtenidos y se aplicó la prueba de correlación lineal (Sokal y Rohlf, 1969; Zar, 1980).

Para la identificación de los visitantes de *T. deppeana* durante su floración, se consideraron las características reproductivas señaladas por Gardner (1986a), realizándose estancias de observación en el bosque durante el periodo reproductivo de 1989, desde las primeras horas del día (06:00), hasta el mediodía (12:00-14:00); situándonos en un lugar donde se observó simultáneamente y con facilidad dos individuos de *T. deppeana*. Para la determinación de visitantes no florales se pusieron trampas en plantas que habían concluido su periodo de floración. A cinco espigas de

tres individuos de la bromeliacea localizados entre 2.30-2.70 m se les aplicó en toda su superficie resina Tanglefoot ("tree tanglefoot", The Tanglefoot Co.), utilizada en jardinería para proteger a los árboles de insectos trepadores. Esta resina es muy adherente y conserva sus propiedades a la intemperie, por lo que los insectos quedan atrapados cuando se paran en ella. Se hicieron observaciones regulares de las espigas, manteniendo en alcohol al 70% los insectos que se encontraron en ellas.

c).- Pruebas de Compatibilidad:

Para conocer la posible compatibilidad de *T. deppeana* fueron realizados diferentes tratamientos de polinización manual en ocho individuos colectados en el campo y mantenidos en invernadero. a).- Algunos individuos quedaron expuestos libremente a los visitantes; estos fueron considerados como control (los cinco individuos que fueron usados en las observaciones de biología floral, inciso B). b).- Para probar el potencial de autofecundación natural (autogámia), se cubrieron con bolsas de tela de tul las espigas de un individuo antes de que se iniciara la floración, retirándose las cubiertas de cada una de las espigas cuando ya no fueron producidas flores nuevas. c).- Para probar compatibilidad entre diferentes flores del mismo individuo (geitonogámia), fué realizado transporte manual de

polen de flores de la parte superior de la espiga, a flores de la parte inferior en una planta. Para ésto, se cortaron los estambres de flores recién abiertas, colocado éstos en el estilo de otra flor, moviéndose por todo el estigma hasta que se apreció que éste estuvo cubierto de polen. Los estambres de la segunda flor fueron cortados, repitiendo la operación anterior en el estigma de la primera flor. Posteriormente, las espigas donde se encontraban esas flores fueron cubiertas con bolsas de tela por dos días. d).- Por último, se realizó entrecruzamiento entre flores de diferentes individuos, siguiendo el procedimiento anteriormente descrito. En esta última prueba se trató de probar la xenogamia; sin embargo, no se tuvo la seguridad de que los individuos utilizados fueran de diferentes genets.

Las pruebas se realizaron con cuidado, procurando mover lo menos posible a las plantas utilizadas. Las flores utilizadas fueron jóvenes, las cuales fueron observadas durante su crecimiento, con lo que se intentó evitar contaminación con polen de otras flores. Por la secuencia de producción de flores en las espigas y de anthesis, no fué posible utilizar todas las flores en los experimentos. Únicamente se utilizó una flor de cada espiga en cada momento de la polinización manual. Las flores que surgieron o que se desarrollaron en los dos días posteriores, fueron eliminadas de las espigas. Después de quitar la bolsa, se

esperó el surgimiento de otra flor. Para cada caso fué utilizada una bolsa diferente (nueva), tratando con ello de evitar transportar polen de una flor a otra en forma accidental.

d).- Floración y Fructificación en Diferentes Sitios en el Arbol:

Para ésta parte del estudio, únicamente se pudieron seleccionar siete individuos de *T. deppeana* con base en la mayor frecuencia de aparición a diferentes alturas en los árboles de la especie preferente (ver Resultados y Discusión inciso A), por su ubicación en el árbol y las posibilidades reales de alcanzarlos y observarlos.

Utilizando parte de la técnica de ascenso para árboles tropicales descrita por Perry (1978), se tuvo acceso a individuos ubicados a 2.0 m, 2.40 m, 3.15 m, 6.10 m, 9.20 m, y 12.0 m de altura sobre el nivel del suelo. Las plantas fueron marcadas y se hicieron observaciones como altura de la planta, altura de la inflorescencia, número de flores por espiga, daños en las inflorescencias, número de espigas, cantidad de néctar, número de frutos por planta, número de semillas por planta y número de semillas por fruto. Los resultados obtenidos se correlacionaron con la altura de ubicación de las plantas (Índice de Correlación de Spearman,

Zar, 1980); además de compararse con los datos de las plantas mantenidas en invernadero. Se utilizó la prueba de Chi-cuadrada (Sokal y Rohlf, 1969) para ver si había diferencias significativas entre las características de las plantas.

Por otra parte, durante los recorridos realizados en el área de estudio, se observaron en el suelo espigas completas de *T. deppiana* o fragmentos de ellas; presentando la mayoría de los individuos de la bromeliacea en los árboles sus inflorescencias con diferentes grados de daño. Con el objeto de evaluar este hecho, durante la floración de 1989 se hizo un conteo de individuos agrupando a las plantas en cinco categorías de daño: 1) sin daño (0/0), 2) de 1% a 25% (1/4), 3) de 26% a 50% (2/4), 4) de 51% a 75% (3/4), y 5) de 76% a 100% (4/4). Además, se hicieron recorridos de observación para detectar al organismo causante de los daños en la bromeliacea.

e).- Patrón de Dispersión y Deposición de las Semillas.

La dispersión y deposición de las semillas es uno de los aspectos más importantes del ciclo de vida de las plantas con flores, ya que en ese período se pueden mantener las poblaciones, incrementar su número y colonizar nuevos sitios (Harper, 1983; Pijl, 1982).

Con la finalidad de obtener una idea de como se realiza la dispersión y deposición de las semillas, y comprender así una más de las etapas del ciclo reproductivo de *Tillandsia deppeana*, se diseñó un experimento de dispersión y deposición.

El experimento se llevo a cabo durante las primeras dos semanas del mes de marzo de 1988, correspondiendo con el periodo natural de dispersión de las semillas de *T. deppeana*. Esta parte del periodo invernal en la localidad, está caracterizado por fuertes vientos originados por el desplazamiento de frentes frios con dirección norte a sur. La combinación de este aire frio con el aire caliente del Golfo de México causa una gran humedad ambiental y periodos de lluvia fina.

Previo al experimento, se obtuvieron 8,500 semillas colectadas de cinco individuos de *T. deppeana* obtenidos de las zonas aledañas al área de estudio, las cuales fueron marcadas con polvos fluorescentes (USR Optonix, Inc.) y colocadas en una charola suspendida a 6.90 m sobre el nivel del suelo, en una rama de *L. macrophylla* árbol hospedero preferente (ver Resultados y Discusión inciso A). Este árbol fué usado como "árbol origen" o "árbol padre", y se eligió por encontrarse en un sitio del bosque relativamente abierto

lo que facilitaría el libre desplazamiento de las semillas. La charola se orientó de tal forma que estuviera expuesta a los vientos de la misma manera que se encuentran la mayoría de las plantas en el campo. Al mismo tiempo, series de cartones de 30 cm X 40 cm, unidos con hilo nylon de pescar y cubiertos con cinta masking tape (con el lado adhesivo expuesto), fueron colocados a diferentes alturas y distancias del "árbol padre" entre el bosque, cercanos a los árboles soporte preferentes que se encontraron alrededor de él (Figura 3), fijándolas para que el lado adhesivo quedara siempre expuesto hacia el "árbol padre". Teniéndose una superficie total de captura de  $3.40 \text{ m}^2$ . Las trampas fueron ubicadas a diferentes alturas (entre 6.90-11.0 m) y distancias (entre 8.80-28.0 m)

Los cartones y la charola fueron retirados cinco días después. Se cuantificaron las semillas que se mantuvieron en ésta última, y a los cartones se les iluminó en el gabinete con una lámpara de luz ultravioleta (UVP, Inc., model UVL-21) para detectar las marcas fluorescentes dejadas por el contacto de las semillas. No fue posible detectar y cuantificar las semillas y/o las marcas dejadas por éstas en el lugar de estudio, ya que no contamos con equipo portátil

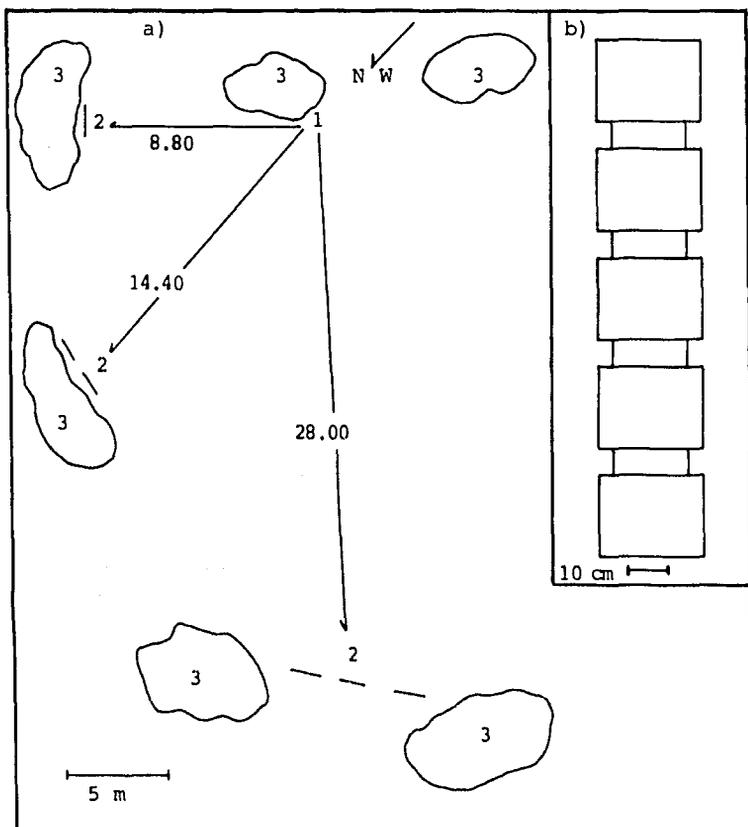


Figura 3. a) Esquema del experimento de dispersión y deposición de las semillas de *Tillandsia deppeana*. 1) La flecha indica la charola con semillas marcadas en el árbol padre u origen; 2) trampas de cartón; 3) árboles de *Liquidambar macrophylla*. La b) Ejemplo de las series de cartones que sirvieron de trampa.

para la lámpara ultravioleta. Finalmente, se obtuvo la probabilidad empírica de arribo de las semillas a los cartones utilizados como trampas (Johnson, 1982).

f).- Prueba de Germinación.

La prueba de germinación se realizó colocando semillas de frutos recién cosechados en cajas de Petri desechables, con papel filtro como sustrato. Se formaron 40 lotes de diez semillas cada uno; veinte lotes recubiertos con papel aluminio para impedir la entrada de luz, y veinte lotes sin nada que los cubriera. Diez lotes cubiertos y diez descubiertos fueron colocados en un horno de laboratorio (Felisa 241A, con rango de temperatura de 0-300 °C), manteniendo la temperatura constante a 30 °C (un poco más alta que la temperatura ambiente). Los otros veinte lotes se dejaron a temperatura ambiente (18-25°C) en un lugar bien iluminado, recibiendo sol directo durante 3.5 hrs en la mañana (07:00-09:30), y luz indirecta durante el resto del día (10 cubiertos con papel aluminio, y 10 descubiertos). Se revisaron las semillas de los lotes descubiertos cada dos días, aplicando agua destilada por aspersión cuando fué necesario, únicamente hasta humedecer el papel filtro. Se obtuvo el promedio y el porcentaje de germinación para cada uno de los tratamientos, realizando un análisis de varianza

de una sola vía para muestras de igual tamaño (Sokal y Rohlf, 1969).

## RESULTADOS Y DISCUSION

El estudio realizado comprende varias de las etapas de la vida reproductiva de *Tillandsia deppeana*, por ello y para mayor claridad de cada una de ellas, se presentan por separado en el mismo orden utilizado en la metodología.

a).- Preferencia de Especie de Arbol Hospedero y Distribución Espacial.

*Tillandsia deppeana* fué observada en el área de estudio en 56 árboles de las siguientes especies: *Liquidambar macrophylla* Dersted (Hamamelidaceae), *Carpinus caroliniana* Walter (Betulaceae), *Ostrya virginiana* (Miller) C.Koch (Betulaceae), *Meliosma alba* (Schelcht.) Walp. (Sabiaceae), *Clethra mexicana* DC (Clethraceae) y *Quercus* spp. (Fagaceae). Sin embargo, de las 131 plantas de *T. deppeana* que fueron reconocidas, el 53.57% estaba creciendo en árboles de *L. macrophylla* (Figura 4), siendo significativa la diferencia de las proporciones de aparición de *T. deppeana* en las otras especies ( $\chi^2=92.52$ ,  $P<0.001$ ). Se encontró un promedio de 4.23 bromelias por árbol de *L. macrophylla* ( $s=3.61$ ,  $n=31$ ), sin que se presentara una correlación significativa entre la

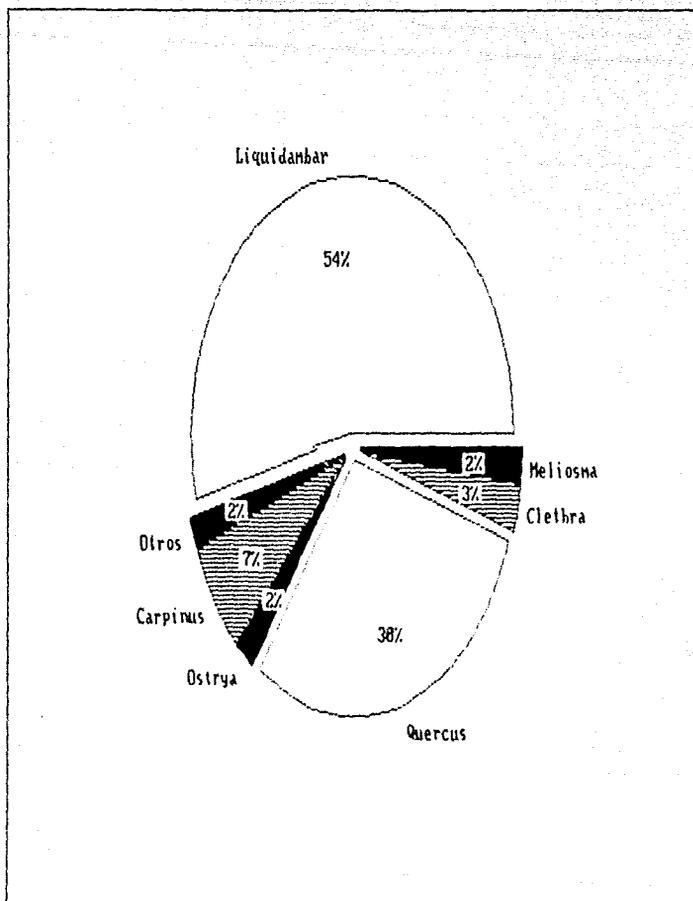


Figura 4. Frecuencia de aparición de *Tillandsia deppeana* en árboles hospederos de *Liquidambar macrophylla*, *Meliosma alba*, *Clethra mexicana*, *Carpinus caroliniana*, *Quercus* spp. y otros árboles presentes en el Parque Ecológico F.J. Clavijero. ( $\chi^2=92.52$ ,  $P<0.001$ ).

altura de los árboles y el número de individuos de *T. deppeana* observados en ellos ( $r=0.51$ ,  $t=0.16$ ,  $P<0.05$ ).

*Tillandsia deppeana* crece con mayor frecuencia entre los 11.0 m y 17.0 m de altura de los árboles de *L. macrophylla* (54.19%,  $\chi^2=66.66$ ,  $P<0.05$ ) (Figura 5); éstos últimos alcanzan una altura máxima de 22.08 m, y una mínima de 9.61 m ( $\bar{x}=15.29$ ,  $s=4.11$ ,  $n=30$ ). La bromeliacea se localiza principalmente en el tronco o en las ramas cercanas a él (secundarias), siendo menos común en la parte "exterior" de la copa. Sin embargo, por el carácter heterofilico antes mencionado, es posible que individuos juveniles de la especie hayan estado presentes en las ramas más externas de las copas sin que se pudieran identificar. Adams y Martín (1986) observaron que juveniles de *T. deppeana* se encontraban en toda la copa de los árboles, pero que pocos individuos se desarrollaban hasta la forma adulta en la parte superior de la copa. Los mismos autores consideran que esta distribución probablemente no se deba a las diferencias fisiológicas, sino que sea el resultado de las diferencias morfológicas entre los estadios de desarrollo de *T. deppeana*, y a las características arquitectónicas de los árboles.

De acuerdo al tipo de nutrición mineral que realiza *T. deppeana* durante su desarrollo, se ubica en las categorías

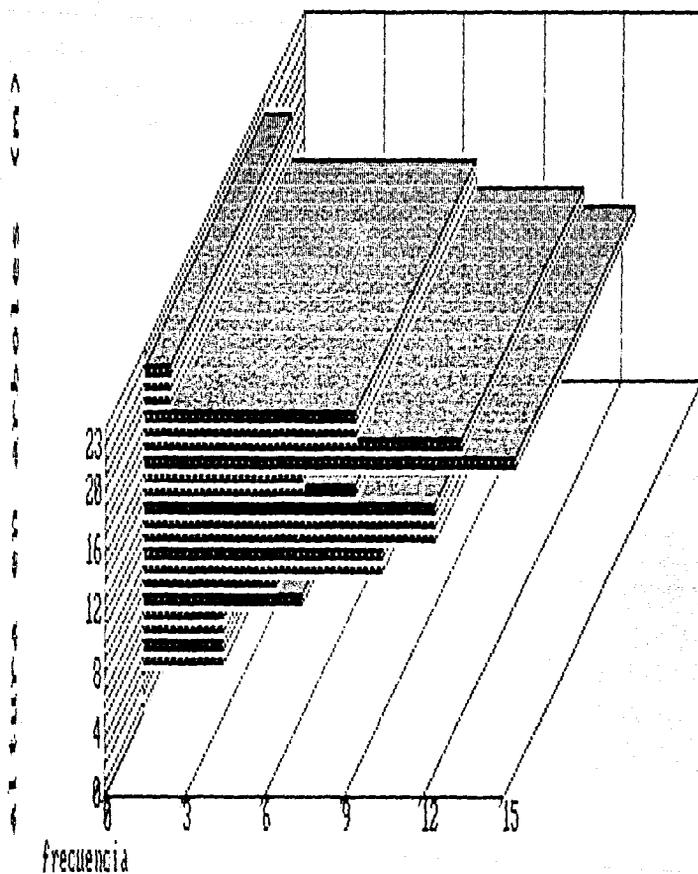


Figura 5. Frecuencia de los individuos de *Tillandsia depeana* a diferentes alturas sobre el nivel del suelo en los árboles de *Liquidambar macrophylla* ( $\chi^2=66.66$ ,  $P<0.05$ ).

de forma atmosférica cuando juvenil (Tipo IV) y forma tanque cuando adulta (Tipo III) (Pittendrigh, 1948). Con base en la demanda de luz, Pittendrigh (1948) y Benzing (1980) agrupan a las diferentes formas de el Tipo IV y Tipo III, en los niveles expuestas y tolerantes a la sombra, respectivamente. Estos agrupamientos basados en la fisiología de las plantas, aparentemente corresponden con los datos de localización en los árboles de la población estudiada.

La mayoría de las bromelias estudiadas se ubicaron con orientación norte (Figura 6), predominando la posición NE que corresponde con el lado (la cara) de los árboles expuesto hacia el viento en la época de "nortes" ( $\chi^2=50.50$ ,  $P<0.001$ ). Durante este periodo, las especies arbóreas mencionadas, y especialmente *L. macrophylla*, no presentan hojas y las ramas están completamente desnudas, permitiendo que las semillas de *T. deppeana* puedan alcanzar con relativa facilidad la corteza de los árboles (ver Resultados y Discusión inciso E).

Es necesario recordar que en esta parte del estudio sólo se consideraron las plantas que fueron fácilmente reconocibles por la presencia de la inflorescencia (que es característica), y es posible que por el estado de inmadurez de los individuos se haya registrado más frecuentemente a

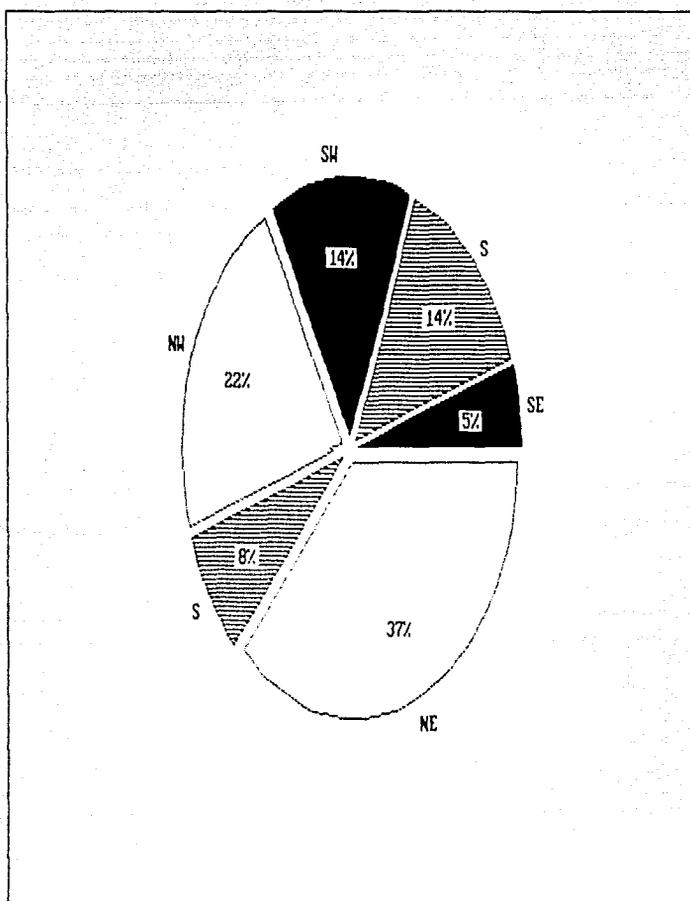


Figura 6. Frecuencia de la orientación en la que fueron observadas las plantas de *Tillandsia deppeana* en los árboles de *Liquidambar macrophylla* ( $\chi^2=50.50$ ,  $P<0.001$ ).

*T. deppeana* en los árboles de *L. macrophylla*. Sin embargo, bromelias pequeñas e inmaduras, que no pudieron ser identificadas, fueron vistas en gran número en árboles de *Quercus* spp. Manteniéndose con el tiempo sin variación la presencia de éstas pequeñas epífitas en los encinos (según lo observado en 1988 y 1989). Estas plantas, (en el largo plazo) al momento de florecer y ser identificadas, pueden potencialmente cambiar la proporción en las frecuencias de aparición observada para *T. deppeana* en los árboles hospederos, ya que se cree que la forma atmosférica de *T. deppeana* puede persistir de 10 a 12 años antes de cambiar a la forma tanque adulta, y en este estado transcurrir de ocho a diez años antes de iniciar la reproducción sexual (Matos y Rudolph, 1984). Benzing y Renfrow (1974) consideran que las bromelias de tipo atmosférico tiene un crecimiento y alcanzan la madurez mucho más lentamente que las bromelias terrestres y las bromelias de tipo tanque, lo que refuerza la idea de permanencia de *T. deppeana* en estado juvenil por largo tiempo. Sin embargo, es necesario considerar este aspecto con mayor detenimiento en un estudio a largo plazo.

b).- Biología Floral

1).- Crecimiento reproductivo, floración y éxito reproductivo.

Los individuos de *Tillandsia deppeana* presentan un crecimiento relativamente lento de las estructuras reproductivas, que va de 3 a 4 meses. Durante este periodo producen 14 espigas en promedio ( $s=6$ ,  $n=5$ ). Estas siguen una secuencia de floración de abajo hacia arriba; es decir, las espigas de la parte baja del escapo inician la producción de flores siguiendo las inmediatas superiores, hasta que se llega a la espiga de la parte apical de la inflorescencia. No hay un esquema de tiempo que determine como surjan las flores. Posteriormente, el surgimiento de las flores nuevas en la planta se realiza en forma indistinta, en cualquier parte de la inflorescencia, pero conservándose el patrón inicial de floración en cada una de las espigas.

Antes y durante la floración, las bracteas florales de los individuos estudiados presentaron el liquido de función desconocida que fué registrado por Gardner (1986a). Este liquido es inodoro, transparente, de un color crema muy pálido, no totalmente cristalino, y de consistencia ligeramente viscosa al tacto. Por lo que se observó con el refractómetro, no contiene azúcares y, probablemente, aunque

no sea su función, esté actuando como un tipo de "atrayente" o "recompensa" para algunos hervíboros de *T. deppeana* (ver Resultados y Discusión inciso D). Las plantas presentan regularmente este líquido entre las brácteas jóvenes inmaduras y/o en floración, pudiendo ser observado mediante una leve presión en la parte media de una de ellas. Sin embargo, se observó en individuos de *T. deppeana* mantenidos a la intemperie, que después de pasar algunos días calurosos sin precipitación, y teniendo únicamente la humedad nocturna cotidiana como fuente de líquidos, el flujo entre las brácteas descendió paulatinamente hasta casi no ser percibido.

Las epífitas habitan en lugares extremos de gran insolación, altas temperaturas y, a veces, poca precipitación. Estas plantas han desarrollado diversas características que les han permitido solucionar la pérdida de líquidos bajo estas condiciones (v.g. presencia de tricomas, y fijación oscura de  $CO_2$ ). Por ello, es difícil pensar que *T. deppeana* este gastando energía en la secreción de líquidos que no le retribuyan beneficio alguno; al contrario, aumentan la probabilidad de ser atacada por un organismo que le puede causar algún tipo de daño, provocando una fuerte reducción en su potencial reproductivo. Es más lógico suponer que la presencia de este líquido sea el resultado de la captación del agua de lluvia por las

brácteas florales; por lo tanto, al no haber precipitación, aumentar la temperatura y existir más evaporación, disminuya su presencia. Aunque algunas plantas (especies de Commelinaceae) presentan también un líquido en las brácteas florales con características físicas similares a las del líquido de *T. deppeana*, y se piensa que realiza alguna función durante el desarrollo de las flores (H. Hernández, com. pers.).

2).- Tiempo de vida y actividad de las flores.

Los individuos de *T. deppeana* produjeron diariamente un promedio de 3.83 flores por individuo ( $s=1.61$ ,  $n=5$ ). El periodo de floración se extiende hasta 9 semanas, de marzo a mayo (Figura 7) (observaciones realizadas en 1987 y 1988). Dependiendo de las condiciones climáticas, éste último puede iniciarse en enero, principalmente por altas temperaturas y poca humedad (como ocurrió en la floración de 1989). Las plantas estudiadas en esta sección produjeron al final del periodo floral un promedio de 147 flores por individuo ( $s=15.33$ ,  $n=5$ ), de las cuales sólo 33 (22.45%) formaron fruto ( $s=15.33$ ,  $n=5$ ). El cociente del número de frutos producidos entre el número de flores producidas (cociente de producción de frutos) fué de 0.2245, indicando que menos de una cuarta parte de las flores producidas por un individuo forman fruto. Lo anterior sugiere que aparentemente la

eficiencia reproductiva de la especie es relativamente baja. Este suceso puede explicarse de las siguientes maneras: (1) que haya limitación en el polen y que pocas flores lleguen a ser polinizadas (Sutherland, 1987), i.e. a pesar de las visitas de el o los polinizadores no se polinizan suficientes flores; (2) que no exista un número suficiente de polinizadores (Rico-Gray, com. pers.), i.e. aunque la planta produzca abundante polen los visitantes son relativamente pocos; (3) que exista aborto selectivo de algunos frutos, madurando solo aquellos frutos que tienen la más alta calidad, en términos de número de óvulos fertilizados o constitución genética de las semillas (Sutherland, 1987); o (4) que, por contar con la alternativa de la reproducción vegetativa la asignación de recursos para la producción de recompensas, desarrollo de frutos y crecimiento vegetativo sea diferencial; ya que teóricamente por medio de la generación de retoños puede mantenerse el número de individuos de la población. Además, de ésta última forma, la tasa de crecimiento es mucho más rápida para alcanzar el estado adulto, que desarrollándose desde juveniles (Adams y Martin, 1986c), ya que no tiene que pasar la planta por la fase atmosférica (lapso de crecimiento lento), y por los riesgos de establecimiento. Un retoño de un individuo mantenido en invernadero tardó 4 años desde su surgimiento hasta el estado reproductivo (obs. pers.). Por otro lado, al tener el vástago conexión fisiológica con la

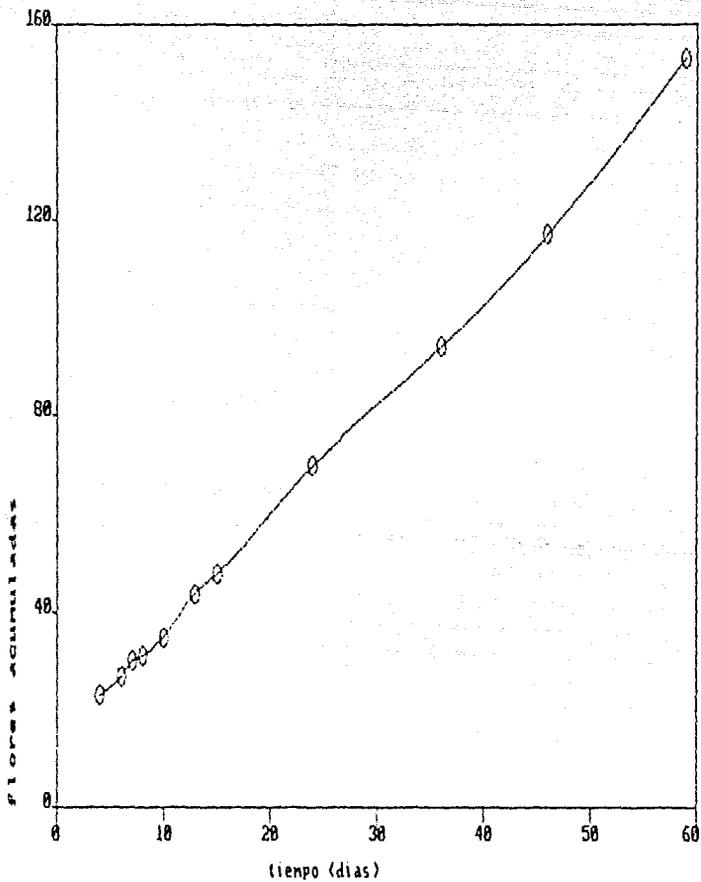


Figura 7. Tiempo de floración de *Tillandsia deppeana* y número total de flores producidas en el periodo.

planta madre, la adjudicación de recursos para su desarrollo está garantizada, por lo menos durante el primer año de vida mientras muere la planta madre. Tal como ocurre en los ramets de *Trientalis borealis* Rafin. (Primulaceae) que pueden mantener intercambio de metabolitos, agua, nutrientes y hormonas (Cook, 1983). Esta última idea es necesario probarla adecuadamente para *T. deppeana*.

El tiempo de vida de las flores es relativamente corto, siendo únicamente de 52 horas en promedio ( $s=4.35$ ,  $n=27$ ) (Tabla 1, Figura 8). El crecimiento se inicia regularmente en las últimas horas de la madrugada (04:30-05:00) alcanzando su máximo desarrollo (3.60-4.07 cm) alrededor de la media noche de ese mismo día (22:00-23:00). En el estudio se consideró el principio de el desarrollo de la flor cuando apenas se pudo apreciar esta emergiendo entre las brácteas. Al momento de alcanzar su tamaño máximo, los estambres y el gineceo quedan libres excediendo a los pétalos (estambres exsertos) (Figura 2c). Los estambres se observaron liberando polen (con los sacos polínicos abiertos) cuando la flor alcanza su tamaño máximo.

Se registró asincronía en la maduración sexual de las estructuras florales (Figura 2b). Cuando la flor aún se encuentra cerrada, los estambres, de ubicación posterior al gineceo, se encontraron liberando polen. Este hecho nos

sugiere que los individuos sean protandros, es decir, que las estructuras masculinas maduren antes que las femeninas. Esta característica de asincronía en el crecimiento sexual fué considerada por Gardner (1986a) en la descripción de los rasgos florales de las especies de *Tillandsia* del grupo III, donde incluye a *T. deppeana*.

Se hicieron observaciones con una lupa de campo Marx (10X y 20X) con el fin de prever que con algún movimiento, durante la manipulación de las plantas o con el viento, existiera contacto del estigma con los granos de polen, y que se estuviera realizando autopolinización. O que el

Tabla 1. Eventos que ocurren durante el tiempo de vida de las flores de *Tillandsia deppeana*. Primer día, la flor crece y alcanza su mayor talla. Segundo día, la flor produce néctar y es visitada por el colibrí. Tercer día, tiempo durante el cual la flor cierra sus pétalos y "muere", parte del 2<sup>o</sup> día y algunas horas del 3<sup>o</sup>.

1 <sup>o</sup> Día		2 <sup>o</sup> Día		3 <sup>o</sup> Día	
Horas	cm	Horas	% Azúcar	cm	Horas Condición
04:00	0.00	02:00	0.00	4.07	20:00 firme
05:30	0.43	03:00	0.00	4.07	22:00 bofa
06:30	0.97	05:30	10.40	4.07	24:00 bofa
08:15	1.07	06:30	19.30	4.07	02:00 flácida
10:15	1.47	09:00	23.90	4.07	04:00 flácida
12:15	1.91	11:00	20.00	4.07	
14:15	2.41	13:00	11.23	4.07	
16:15	2.76	15:00	10.57	4.07	
18:15	3.08	17:00	0.00	4.07	
21:15	3.60				
23:15	4.07				

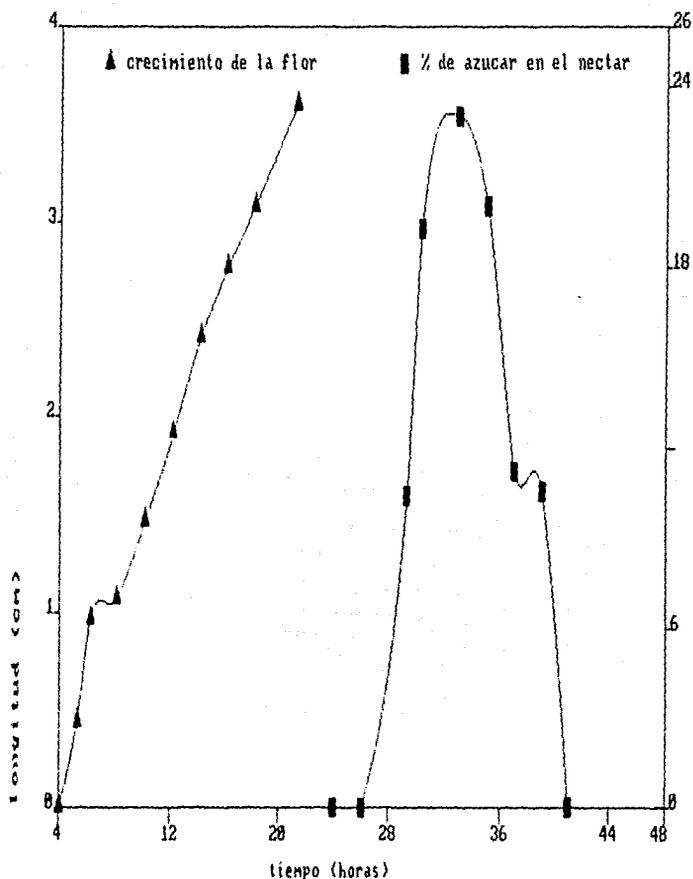


Figura 8. Tiempo de vida de las flores de *Tillandsia deppeana*. La primera grafica indica el periodo de crecimiento de las flores (A). La segunda linea presenta la producción de nectar en las flores, expresado como porcentaje de azúcar en el nectar (B).

contacto de los estambres con el estigma ocurriera cuando la flor aún está cerrada (cleistogamia). Sin embargo, no se observó ningún grano de polen adherido al estigma, lo que sugiere, por lo menos, que en condiciones naturales, no ocurre autofecundación en la especie (ver Resultados y Discusión inciso C).

Después de que la flor alcanza su máximo crecimiento, pasan de 2 a 3 horas antes de que pueda percibirse que se ha producido néctar, hecho que ocurre a las 26 horas de haberse iniciado el crecimiento (Figura 8 y Tabla 1). El pico más alto de porcentaje de azúcar se alcanza entre las 08:00 y 09:00 horas del día (30 horas de tiempo corrido), decayendo rápidamente hacia las primeras horas de la tarde (entre las 14:30 y 16:30 horas, 37 horas de horario corrido). Aunque no fué medida la cantidad de néctar producida por cada flor durante los intervalos de observación, éste alcanzó a subir aproximadamente 1.0 cm en los tubos capilares (aproximadamente 2  $\mu$ l). Lo anterior nos sugiere que desde el momento en que termina su desarrollo, cada una de las flores queda expuesta a los diferentes visitantes ofreciendo como recompensa primero polen, completándose horas después con néctar.

Las características que presenta *T. deppeana* durante su periodo reproductivo se apegan fielmente al patrón que se ha

definido para el síndrome de polinización ornitofílica descrita por Faegri y van der Pijl (1971). Esto es, flores tubulares con labio o margen ausente o curvado hacia abajo (Figura 2c), ausencia de olores, néctar como recompensa y colores llamativos. Además, por ser plantas que producen pocas flores diariamente, con lo cual extienden su periodo de floración por largo tiempo, y ofrecer néctar como recompensa, quedan comprendidas en la estrategia de polinización del tipo conducta nómada de forrajeo (trapline). De esta forma la planta ofrece una recompensa que es relativamente poca en cantidad pero de alta calidad, por lo cual los visitantes incluyen la visita a esas flores en sus recorridos de forrajeo diario. Al visitar continuamente una y otra flor en una misma planta y entre individuos se fuerza a que ocurra geitonogamia. Esta estrategia ha sido observada en diferentes plantas tropicales terrestres y epifitas, y está relacionada con la actividad de forrajeo de colibríes y abejas (v.g., Stiles, 1978; Frankie et al., 1983). Gardner (1986a) observó que *Tillandsia deppeana*, junto con otras especies de su mismo grupo, fueron visitadas por abejas en los jardines donde las mantuvo durante su estudio. Menciona además, que probablemente en el campo, las abejas también sean visitantes de sus flores, obteniendo beneficio de su visita con el polen; aunque no jueguen el papel de polinizadores.

### 3).- Visitantes.

Durante las observaciones realizadas, *Tillandsia deppeana* fué visitada por *Amazilia cyanocephala* (Trochilidae). Las visitas del colibrí durante el periodo de producción de néctar de la bromelia fueron relativamente pocas, a intervalos irregulares y muy breves (4-6 seg en toda la inflorescencia) (Tabla 2). Durante la toma de las muestras del néctar (entre 9:00 y 13:00 hrs) en los sitios de observación de la floración y fructificación de *T. deppeana* en los arboles (Tabla 3, Resultados y Discusión inciso D), se escuchó en varias ocasiones el ruido característico producido por el aleteo de colibríes; sin embargo, estos no pudieron ser observados forrajeando en las plantas, por lo que no se puede asegurar que sea la misma especie (*A. cyanocephala*) la que visite las plantas a diferentes alturas. Además, en este periodo, no fueron observadas abejas en las flores de *T. deppeana*, como Gardner (1986a) supone que debería ocurrir. Las observaciones realizadas no aseguran que las abejas no visiten las flores de *T. deppeana*, por lo que es necesario realizar un mayor número de observaciones.

Durante el estudio también fueron capturados algunos otros organismos en la planta (Himenópteros: Formicidae, Dípteros: Culicidae y Muscidae, Coleópteros y Lepidópteros).

Solo dos de ellos tienen algún tipo de interacción perceptible con la planta; escarabajos de la familia Curculionidae se encontraron picoteando una flor vieja; probablemente chupando néctar o el líquido viscoso de las

Tabla 2. Visitas registradas del colibrí *Amazilia cyanocephala* en las flores de *Tillandsia deppeana*. (tres días de observación).

Horas del Día	Número de Flores Visitadas	Tiempo de Visita (seg.)
05:58	4	5
06:11	7	6
06:32	7	6
08:06	3	4
09:35	5	6
10:54	7	6

brácteas florales; y mariposas nocturnas (Lepidoptera: suborden Frenatae) que ovipositan en las brácteas florales. Las palomillas se localizaron por la acumulación de resina que se forma en la superficie de la espiga cuando se introduce la larva. La relación de la mariposa con *T. deppeana* causa en esta última disminución en su capacidad reproductiva, ya que la larva destruye totalmente una flor durante su desarrollo. Aunque la interacción de la mariposa con *T. deppeana* no es muy común (únicamente observamos tres plantas con señales de perforaciones), una flor representa potencialmente para la planta 116.33 semillas en promedio.

#### 4).- Producción de frutos y semillas.

El peso de los frutos fue variable, siendo el peso promedio de 0.2544 gr ( $s=0.0795$ ,  $n=33$ ). Se encontró una relación positiva y altamente significativa entre el peso del fruto y el número de semillas contenidas en ellos ( $r=0.9189$ ,  $t=12.36$   $P<0.01$ ). El promedio del número total de semillas por individuo fue de 3,839 ( $s=732$ ,  $n=5$ ), las cuales tuvieron un peso promedio de 0.0007 gr ( $s=0.00016$ ,  $n=33$ ), encontrándose un promedio de 116.33 semillas por fruto ( $s=67.86$ ,  $n=33$ ).

Las plantas epifitas producen regularmente un gran número de semillas, así como renuevos o brotes que son producidos vegetativamente; esta estrategia es una característica de las plantas monocárpicas (Benzing, 1980). Además, estas plantas habitan en lugares considerados como de corta vida que están potencialmente y permanentemente expuestas a perturbación (por viento y lluvia), y de gran "stress" hídrico y nutricional (ramas de árboles). Por lo que al contar con una gran número de propágulos en forma de semillas fácilmente dispersables aumentan la probabilidad de que su progenie alcance sitios adecuados para su desarrollo, ya que participan muchos factores en el establecimiento y posterior desarrollo de las plántulas. Desde éste punto de

vista, se pueden ubicar a las plantas epífitas en la estrategia de historia de vida "r"; plantas que habitan en lugares inestables (Silvertown, 1982), que además, se desarrollan relativamente rápido y produciendo una gran cantidad de semillas (Benzing, 1980; Gentry y Dodson, 1987). Por otra parte, como ya se mencionó, mediante la producción de retoños o hijuelos antes o inmediatamente después de la floración, los individuos de *T. deppeana* de cierta forma aseguran la permanencia de la especie en los sitios que ya ocupan dentro de la comunidad. Manteniendo por lo menos de esa manera el mismo número de individuos de la población, si los sitios donde habitan no son destruidos.

Por lo que se conoce sobre el desarrollo de *Tillandsia deppeana*, aparentemente la idea anterior no concuerda muy claramente con esta especie. Matos y Rudolph (1984) mencionan que esta bromelia puede permanecer en el estado morfológico nutricional atmosférico por largo tiempo (10-12 años). Su clasificación como planta "r" (desde el punto de vista clásico) viene ha ser muy relativa. Por otro lado, la mayoría de las plantas observadas se encontraban en el tronco de los árboles o en las ramas cercanas a él (ver Resultados y Discusión inciso A); así que la mayor frecuencia de *T. deppeana* es en los sitios menos inestables del ambiente aéreo, en términos de ser sitios que son fuertes como los troncos y las ramas, y que soportan el peso

de un adulto en forma tanque con el agua almacenada en su roseta (Adams y Martin, 1986c). Pudiendo ser que muchas que se establecieron en ramas pequeñas hayan muerto. ¿Porqué los juveniles atmosféricos de *T. deppeana* permanecen en ese estado tanto tiempo? ¿Acaso durante ese tiempo se desarrollan paulatinamente, como proponen Benzling y Renfrow (1974) que ocurre en las bromelias tipo atmosféricas? ¿O es un estado suprimido de la especie para los sitios inestables y adversos, desarrollandose como adulto (forma tanque) únicamente cuando la forma atmosferica se establece en sitios donde las condiciones sean favorables? Si algunas especies tropicales presentan la característica de supresión del desarrollo bajo condiciones ambientales adversas, ¿pueden las epifitas presentar un estado similar? Estas preguntas deben de considerarse con mayor detenimiento, ya que poco se conoce sobre el proceso de sucesión de las plantas epifitas (Benzling, 1980).

c).- Pruebas de Compatibilidad:

Las plantas que permanecieron expuestas libremente a los visitantes produjeron un total de 147 flores en promedio, las cuales formaron 33 frutos (22.45%) (ver Resultados y Discusión inciso B). La planta a la cual se le cubrieron las flores para probar autofecundación produjo 70 flores, de las cuales no se formó ningún fruto (0.0%); lo

cual sugiere la necesidad de un vector para el transporte del polen y lograr la fecundación, y que en la naturaleza no se efectúe autopolinización automática. En el individuo que fué utilizado para probar geitonogámia, se efectuó el intercambio de polen en 38 flores; el polen de 19 flores fué transportado manualmente al estigma de otras 19 flores, y el polen de las segundas fué colocado en el estigma de las primeras. Estas flores produjeron únicamente tres frutos (7.89%). En los individuos que fueron utilizados para el entrecruzamiento, 54 flores fueron utilizadas (27 flores de cada uno); de las cuales no se desarrolló ningún fruto (0.0%). Los resultados obtenidos en estas dos últimas pruebas, y el hecho de haber utilizado para los entrecruzamientos flores jóvenes de reciente formación, sugieren lo siguiente: a) que al momento de efectuar las manipulaciones ninguna de las dos estructuras reproductivas habían alcanzado la madurez suficiente para lograr la fecundación; b) que al ser las flores protandras no se hayan encontrado receptivas las estructuras de las diferentes flores utilizadas al momento de realizar las polinizaciones. Siendo las flores protandras, lo que impide la autofertilización, además se requiera de algún tiempo específico para que los estambres alcancen la madurez, lapso que tal vez no se dió adecuadamente durante las manipulaciones; puesto que sólo en un caso (geitonogámia) se obtuvieron frutos (7.89%). Por lo que se considera necesario

realizar un mayor número de experiencias de polinización manual en la especie.

d).- Floración y Fructificación en los Diferentes Sitios en los Árboles:

Debido a las condiciones inaccesibles en que habita *T. depeana*, únicamente se pudo tener alcance a siete individuos para efectuar observaciones directas. Este número es insuficiente para realizar interpretaciones con apoyo estadístico riguroso. Sin embargo, en algunos casos, fué posible realizar algunas pruebas estadísticas no paramétricas que apoyan parte del análisis que se presenta a continuación. La información obtenida en el campo fué comparada con los datos de los individuos mantenidos en invernadero (ver Resultados y Discusión inciso B).

1).- Sitios donde se encontraron las plantas.

Las características de los sitios donde se encontraron los individuos estudiados se presentan en la Tabla 3. Más de la mitad de las plantas se encontraron creciendo en los troncos; con orientación norte, que es la posición más frecuente de las plantas en el bosque. Se observó, aunque en forma relativa, que las condiciones de luz variaron de menor a mayor iluminación. Conforme se encontraron las plantas a

mayor altura, la cubierta de vegetación era menor, estando expuestas a una mayor radiación que los individuos de los sitios bajos.

## 2).- Características de las inflorescencias.

En general, algunas de las características presentadas por los individuos de *T. deppeana* parecen ser iguales, mientras que otras manifestaron diferencias entre sí. La Tabla 4 muestra las características reproductivas que

Tabla 3. Características de los sitios donde se encontraban los individuos de *Tillandsia deppeana* que fueron observados durante esta parte del estudio.

Número de Individuo	Altura sobre el suelo (m)	Ubicación en el árbol	Orientación	Condición de luz
1	2.00	tronco	NW	sombreado
2	2.40	tronco	SW	sombreado
3	3.15	horqueta tronco	SW	sombra parcial
4	6.10	rama	S	sombra parcial
5	9.20	tronco	SW	sombra parcial
6	12.00	rama horqueta	S	iluminado soleado
7	12.00	rama horqueta	S	iluminado soleado

inicialmente exhibieron las bromelias. La longitud de las inflorescencias y el promedio en el tamaño de las espigas manifestaron no ser iguales ( $\chi^2=24.27$  y  $\chi^2=54.33$ ,  $P<0.05$ , respectivamente). En cambio, el número de espigas por planta parece no ser significativamente diferente ( $\chi^2=3.65$ ,  $P<0.05$ ). Esto nos sugiere que aunque las plantas lleguen a tener inflorescencias de diferente tamaño, el número de espigas presentes en ellos puede llegar a ser muy semejante. Plantas localizadas a cualquier altura, pueden llegar a tener la misma potencialidad reproductiva (manifestada como el número de espigas, si las espigas producen el mismo número de flores). Las cifras encontradas para cada una de las características señaladas en los individuos mantenidos en invernadero, caen dentro del rango observado en el campo para cada una de ellas, sugiriendo que no hay crecimiento diferencial en una u otra condición.

#### 2.1).- Depredación de las Inflorescencias.

Las plantas presentaron diferentes grados de daño en sus escapos. Entre los 3.15 m y 9.20 m fueron observadas plantas con daño de moderado a excesivo (individuos 3, 4 y 5, Tabla 4). El mayor daño se encontró en la planta ubicada a 6.10 m, con la categoría de daño

Tabla 6. Características de las estructuras reproductivas de *Tillandsia deppeana* Steudel, a diferentes alturas sobre el nivel del suelo en los árboles de *Liquidambar macrophylla* Oersted en el área de estudio.

Planta Número	Altura sobre el suelo (m)	Altura de Inflores. (cm)	Número de Espigas	Daño Promedio en las Espigas (categoría %)	Altura de las Espigas X+S (cm)
1	2.00	70	17	1 0.00	28.50+0.50
2	2.40	50	15	1 0.00	26.25+0.65
3	3.15	53	14	2 14.79	17.36+2.03
4	6.10	64	13	5 80.77	19.75+3.40
5	9.20	65	20	3 40.00	21.34+0.49
6	12.00	94	21	1 0.00	13.45+0.76
7	12.00	89*	17*	1* 0.00	14.13+0.68
inv	0.00	71*	14*	1* 0.00	14.25+2.71*

\* promedio de cinco plantas

Tabla 7. Características de las flores de *Tillandsia deppeana* Steudel, en las diferentes alturas sobre el nivel del suelo que fueron consideradas.

Planta Número	Altura sobre el suelo (m)	Número de Flores	Número de Flores por Espiga (x)	Altura de las Flores x+s (cm) (n=10)	Azúcar en el Néctar x+s (%) (n=10)
1	2.00	83	4.88	4.15+0.47	24.50+0.52
2	2.40	113	7.06	3.79+0.58	23.90+0.12
3	3.15	37	2.64	0.00***	0.00***
4	6.10	71	5.46	4.50+0.72	24.20+0.19
5	9.20	118	5.90	0.00***	0.00***
6	12.00	124	5.39	4.50+0.63	24.50+0.37
7	12.00	154*	9.06*	4.01+0.39	21.42+0.42
inv	0.00	147*	10.50*	4.08+0.13**	23.90+0.49**

\* promedio de cinco plantas, \*\* promedio de cinco plantas 10 flores c/u,  
\*\*\* estos datos no pudieron ser tomadas por la inaccesibilidad de las plantas.

5 (con un 80.77% de sus espigas dañadas). En la planta localizada a 9.20 m el daño ya fue la mitad del anterior, categoría 3 (40%). Y el individuo ubicado a 3.15 m tuvo 14.79% de las espigas deterioradas (categoría 1). Se pudo observar en tres ocasiones a la ardilla gris *Sciurus aureogaster* (Rodentia: Scuridae) alimentandose de plantas de *T. deppeana* durante el inicio de la floración (periodo reproductivo de 1989). Leopold (1985) menciona que las ardillas tienen una dieta que puede ser variada, desde partes de plantas hasta huevos de aves y pequeños reptiles, y que cuando no haya otros alimentos disponibles, éstos animales pueden recurrir a yemas y partes verdes de las plantas. Tal como ocurre con *T. deppeana*.

En la época mas seca del año, cuando la floración apenas inicia y la mayor parte de las estructuras reproductivas de *T. deppeana* están terminado su desarrollo o están preparando la floración, las ardillas (*S. aureogaster*) recurren a alimentarse de las espigas o de parte de ellas; que son las partes mas jóvenes de la planta con alto contenido proteínico e hídrico. Durante los recorridos realizados, se observó que las plantas de *T. deppeana* presentaban diversos grados de daño en las inflorescencias producido por *S. aureogaster*, abarcando desde pérdida de parte de una espiga, hasta el desprendimiento total desde su base. De un total de 180 plantas de *T. deppeana* que fueron

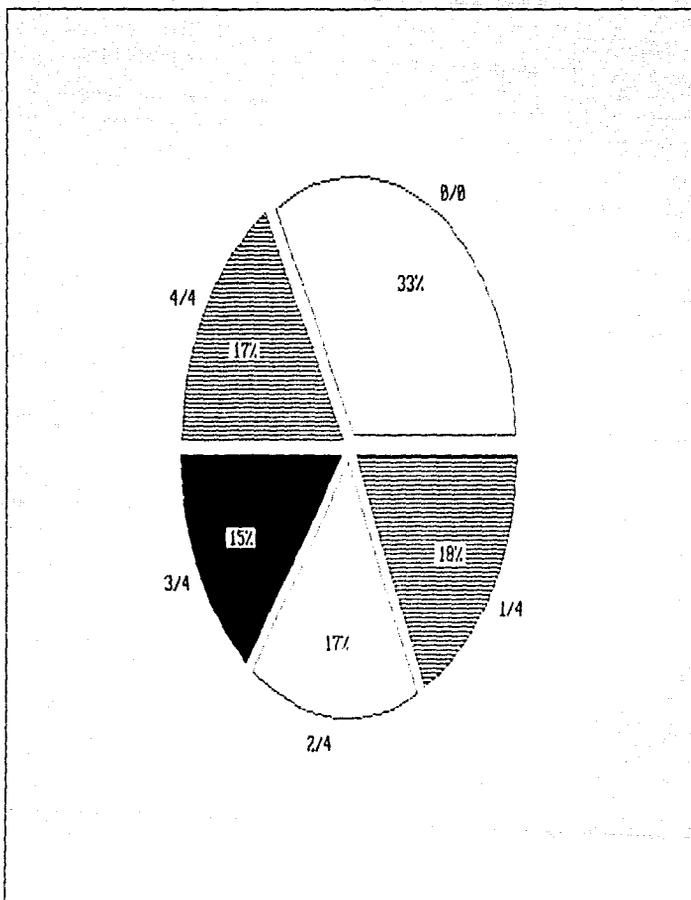


Figura 9. Frecuencia del porcentaje de daño observado en los individuos de *Tillandsia depeana*.

registradas durante la floración de 1989, un porcentaje bajo (33%) conservaban relativamente intactos sus escapos, pero la mayoría de las plantas observadas (63%) presentaron algún grado de daño (Figura 9). De ser constante la actividad de la ardilla, ésta reduce prematuramente el potencial reproductivo de la especie. De acuerdo con algunas ideas presentadas anteriormente (Resultados y Discusión inciso B subíndice 2).- Tiempo de vida y actividad de las flores), la planta podría disparar la asignación de recursos a las estructuras reproductivas restantes (flores y meristemas para la producción de los renuevos), de ésta forma no reemplazaría las estructuras perdidas, pero el potencial reproductivo no estaría tan mermado. Se considera necesario realizar estudios que nos permitan conocer con mayor exactitud el tipo de respuesta que *T. deppeana* tiene al daño producido por las ardillas.

### 3).- Flores.

El número de flores y sus características consideradas, también presentaron una relativa semejanza, como en las situaciones anteriores (Tabla 5). El número total de flores por individuo observado en las plantas fué muy variable ( $\chi^2=26.02$ ,  $P<0.05$ ), y hasta cierto punto resultó ser independiente del daño presentado por las plantas. La planta No. 3, con 14 espigas y 14.79% de daño, tuvo 37 flores,

mientras que la No. 4, con 13 espigas y más del 80% de daño, produjo 71 flores (Tablas 4 y 5). Estos resultados sugieren lo siguiente: a) como respuesta al daño severo, la planta No. 4 pueda haber asignado mayores recursos potencializando su "muestra" floral, es decir que la planta haya desarrollado el mayor número de flores posibles para contrarrestar el daño que presentó, y b) que la planta No. 3, a pesar del daño presentado, haya tenido algún impedimento fisiológico que no le haya permitido producir un mayor número de flores. Por otro lado, no se observó correspondencia entre el número de espigas y el número de flores producidas en las plantas ( $r_s=0.46$ ,  $P<0.05$ ; cifras obtenidas sin considerar los datos de las espigas dañadas). La floración está en función de la fisiología de la planta y de las características ambientales. Downs (1974) señala que la combinación de el fotoperiodo, la temperatura, y las hormonas vegetales (ácido giberérico, ácido acético noptaleno, beta hidroxietilidrazine), inducen la floración en *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb., *Puya berteroniana* Mez y varias especies del genero *Vriesea*.

El número promedio de flores por espiga, su altura y contenido de azúcar en el néctar, parece no ser diferente en las plantas (Tabla 5) ( $\chi^2=6.72$ ,  $\chi^2=0.17$ ,  $\chi^2=1.44$ ,  $P<0.05$ ; respectivamente). No existen trabajos que documenten el número de flores que producen las plantas epífitas a

Tabla 8. Características de los frutos de los individuos de *Tillandsia deppeana* Steudel en las diferentes alturas sobre el nivel del suelo en el área de estudio.

Planta Número	Altura sobre el suelo (m)	Número de Frutos	Relación Fr/Fl	Peso de los Frutos (x+s mgr)	Frutos Abortados	Frutos Dañados
1	2.00	15	0.1807	235.7+67.8	0	0
2	2.40	16	0.1404	263.4+54.7	0	0
3	3.15	32	0.8649	286.5+71.9	0	0
4	6.10	11	0.1549	292.1+52.3	2	2
5	9.20	11	0.0932	283.7+73.2	0	0
6	12.00	84	0.6774	276.8+65.8	0	0
7	12.00	115	0.7468	249.8+69.7	4	0
inv	0.00	33	0.2245	254.4+79.5	0	0

\* promedio de cinco plantas

Tabla 9. Características de las semillas de los individuos de *Tillandsia deppeana* Steudel en las diferentes alturas sobre el nivel del suelo en el área de estudio.

Planta Número	Altura sobre el suelo (m)	Semillas por Fruto (x+s)	Semillas totales	Peso de las semillas (x+s mgr)
1	2.00	144.33+24.78	2165	0.638+0.00015
2	2.40	113.13+48.23	1810	0.622+0.00039
3	3.15	118.69+19.67	3798	0.837+0.00027
4	6.10	134.45+32.41	1479	0.161+0.00024
5	9.20	125.91+52.89	1385	0.132+0.00025
6	12.00	131.54+57.53	11049	0.839+0.00022
7	12.00	105.10+65.29	12087	0.617+0.00019
inv	0.00	116.33+67.86	3839	0.700+0.00016

\* promedios de cinco plantas

diferentes alturas sobre el nivel del suelo (muestra floral). Sin embargo, para plantas terrestres, Roubik y colaboradores (1982) encontraron que en general los árboles de *Cochlospermum vitifolium* (Willd) Spreng. produjeron un mayor número de flores en el estrato alto (>7m) que en el estrato bajo (<4m). Aparentemente, para *T. deppeana*, las diferentes condiciones de altura, luz y humedad que se presentan en los árboles, no producen cambios en las características de sus flores. Todas las plantas tienen el mismo potencial de floración. Para el presente estudio, la muestra de individuos fue pequeña, por lo que se considera necesario realizar nuevas observaciones que complementen éstos resultados. Además, tener presente en la interpretación de los mismos que para el caso de *C. vitifolium* las flores de los estratos fueron de una misma planta, y en *T. deppeana* son diferentes individuos los observados en las diferentes alturas.

#### 4).- Frutos.

El número de frutos producidos por las plantas fué muy variable (Tabla 6), y parece no estar relacionado con el daño observado en cada una. El individuo No. 3, con 14.79% de sus espigas dañadas, produjo 37 flores, de las cuales se desarrollaron 32 frutos. En cambio la planta No. 5, con 40% de daño, tuvo 118 flores y sólo se formaron 11 frutos.

Zimmerman y Aide (1989) consideran que la producción de frutos en epífitas, particularmente orquideas, puede ser afectada por la historia pasada de la planta. La producción de flores y frutos observada en los individuos estudiados de *T. deppeana*, quizá dependa de la historia de procedencia de cada una de ellas: si la planta que en ese momento se esté reproduciendo, se desarrolló de retoño (ca. 4 años; obs. pers.) o de semilla (ca. 20 años; Matos y Rudolph, 1984). Aspecto que no conocemos para los individuos de *T. deppeana* estudiados. Por otro lado, los valores de la relación flor/fruto también fueron muy variables. Sin embargo, se puede ver que fueron muy bajos en plantas que no presentaron daño en sus espigas (plantas 1 y 2). En cambio en otras las relación fué muy alta (plantas 3, 6, y 7). A los 3.15 y 12.00 m de altura el éxito reproductivo de *T. deppeana* es aparentemente muy alto. Concordando con la baja y nula proporción de daño observada en esos sitios y, tal vez, a que los polinizadores puedan localizar más fácilmente a esas plantas. Esto nos sugiere que la formación de muchas flores no asegura la producción de un gran número de frutos. Sutherland (1987) probó que la producción abundante de flores por individuos de *Agave mckelveyana* (Agavaceae) no contribuye a las características femeninas de la planta, sino que contribuyen como donadores de polen en la actividad masculina. Por otra parte, si una planta de *T. deppeana* es dañada, ésta no necesariamente va a dedicar sus recursos a

la producción del mayor número de frutos posibles. La producción de éstos últimos esta sujeta a la intervención de otros factores, entre ellos, probablemente las visitas de los polinizadores y los recursos con que cuente la planta (Sutherland, 1986, 1987).

Por otra parte, los frutos manifestaron ser semejantes en cuanto a su peso ( $\chi^2=0.01$ ,  $P<0.05$ ). Lo que hace suponer que aunque ocurra daño en las espigas, o pocas flores lleguen a ser polinizadas, el tamaño general promedio del fruto (en peso) no cambia. No se manifiesta en frutos de mayor tamaño y peso, una mayor asignación de recursos cuando la planta es dañada o pocas flores son polinizadas.

#### 5).- Características de las semillas.

Las características observadas de las semillas refuerzan la idea anterior (Tabla 7). El promedio de semillas por fruto y el peso promedio de las semillas no varió en las diferentes plantas ( $\chi^2=9.29$  y  $\chi^2=0.94$ ,  $P<0.05$ ; respectivamente). Roubik y colaboradores (1982) encontraron en su estudio con *Cochlospermum vitifolium*, que el número de semillas por fruto no estuvo influenciado por la altura en el árbol a la cual se desarrolló éste. Esto sugiere que las condiciones presentes en los diferentes sitios en los árboles en donde se encuentra *T. deppeana* no influyen en la

producción de semillas por fruto. Por otra parte, también sugiere que las características de las semillas (nutrientes y potencialidades de vuelo por el apéndice plumoso, manifestada por el peso de la semilla) no varían en los frutos cuando éstos son dañados. ¿Qué es lo que hace la planta cuando es dañada antes y durante la floración? ¿Como se podría comprobar que sí existe una respuesta de la planta a condiciones adversas durante la reproducción? ¿Como afecta la incidencia de herbívoros (insectos y mamíferos) a la bromelia? Es necesario realizar estudios específicos para responder a éstas interrogantes.

La correlación de la altura en los árboles con las características reproductivas de las plantas (Tablas 4, 5, 6, y 7) no fue significativa ( $r_s=N.S.$ ). Esto sugiere que, aparentemente, las respuestas individuales de las plantas de *T. deppeana* a las condiciones microclimáticas en los árboles no están siendo reflejadas en las características reproductivas de los individuos. También que, aunque las plantas son dañadas durante la reproducción, no se aprecia que éstas realicen alguna acción de sobreproducción en los remanentes reproductivos.

e).- Patrón de Dispersión y Deposición de las Semillas.

Del total de 8,500 semillas utilizadas en el experimento, 3,849 permanecieron en la charola del "árbol padre", y 4,651 fueron dispersadas por el viento. De éstas últimas, sólo 171 (2.01%) fueron capturadas o dejaron alguna marca en las trampas. Sin embargo, hay que tener presente que una semilla pudo dejar una o varias marcas en los cartones, así que las cifras presentadas a continuación pueden estar sobreestimadas. De los cálculos realizados se desprende que cada semilla tuvo una probabilidad de 0.037% para llegar a establecerse en las trampas que cubrían una superficie de 3.40 m<sup>2</sup>. Si consideramos que un individuo de *L. macrophylla* tiene una superficie promedio de 87.78 m<sup>2</sup> (en forma gruesa y en dos dimensiones), que puede ser alcanzada por las semillas de *T. deppeana*; entonces, teóricamente, podemos esperar que 4,418.82 semillas lleguen a tocar un árbol. De acuerdo con los datos de número de semillas por individuo obtenidas con los individuos mantenidos en invernadero (ver Resultados y Discusión inciso B), ésta cifra es equivalente a las semillas que deberían producir uno y medio individuos de la bromelia. A pesar de lo anterior, y como ya se mencionó, encontramos únicamente un promedio de 4.2 plantas adultas de la bromelia por árbol hospedero de *L. macrophylla*. Estos individuos de *T. deppeana* deberían en teoría producir por lo menos ca. 15,336 semillas

anualmente, y aumentar la probabilidad de deposición de las semillas en un 100% (de acuerdo con la probabilidad estimada en éste experimento). Sin embargo, no todos los individuos de *T. deppeana* tienen oportunidad de manifestar todo su potencial reproductivo (ver Resultados y Discusión incisos B).

Los registros de las semillas en las trampas fueron encontrados entre 3.30 m y 10.64 m de altura sobre el nivel del suelo (Tabla 8). Los porcentajes mas altos de captura se tuvieron entre 3.55 m y 6.50 m (49.7%), y entre 7.55 m y 10.50 m (44.44%). Estos datos refuerzan las observaciones sobre la distribución real de las bromelias en el campo (Figura 5), en donde las mayores frecuencias se observaron entre 9.00 m y 17.0 m de altura (extendiendo hasta 9.00 m el rango de mayor frecuencia de la bromeliacea). Dentro del rango anterior, las frecuencias maximas correspondieron a las categorías de altura 16.0 y 17.0 m (con una frecuencia de 14 y 12 individuos, respectivamente) (Figura 5). Lo que indica que si se hubieran colocado trampas a esas alturas, probablemente se hubiera reflejado éste patrón en la deposición experimental de las semillas.

La distancia que existe entre los árboles va a ser un factor determinante para que la deposición de las semillas se realice en los sitios óptimos. Ya que a mayor distancia

entre árboles hospederos, las semillas deben de realizar un mayor y mejor desplazamiento (tiempo de vuelo y distancia recorrida). El 62% de las semillas marcadas se capturaron entre 8.80 m y 15 m de distancia de el "árbol padre", y el 38% entre 24.5 m y 28 m. La distancia en la cual se capturó el mayor número de semillas es muy cercana a la distancia promedio observada para los árboles hospederos preferentes (*L. macrophylla*), 12.82 m ( $s=6.98$ ,  $n=30$ ). La distancia

Tabla 8.- Registros de las marcas encontradas en las trampas colocadas a diferentes alturas durante el experimento de dispersión de *Tillandsia depeana*. Se indica el número de trampa, la altura a la que encontraban colocados los cartones (m), y el número de marcas encontrado en cada uno (F).

Trampa 1		Trampa 2		Trampa 3	
altura (m)	F	altura (m)	F	altura (m)	F
8.90 - 8.60 =	3	5.80 - 5.50 =	9	10.64 - 10.43 =	1
8.50 - 8.20 =	2	5.20 - 4.90 =	10	10.04 - 9.74 =	1
8.10 - 7.80 =	19	4.60 - 4.30 =	16	9.44 - 9.14 =	7
7.70 - 7.40 =	11	4.00 - 3.70 =	8	8.84 - 8.54 =	3
7.30 - 7.00 =	8	3.40 - 3.10 =	8	8.24 - 7.94 =	2
Trampa 4		Trampa 5		Trampa 6	
altura (m)	F	altura (m)	F	altura (m)	F
7.70 - 7.40 =	3	7.70 - 7.40 =	12	7.70 - 7.40 =	4
7.10 - 6.80 =	0	7.10 - 6.80 =	1	7.10 - 6.80 =	1
6.50 - 6.20 =	7	6.50 - 6.20 =	9	6.50 - 6.20 =	7
5.90 - 5.60 =	2	5.90 - 5.60 =	12	5.90 - 5.60 =	5

promedio registrada entre los árboles de todas las especies de hospederos en que se encontró *T. deppeana* en el área de estudio fué de 11.87 m ( $s=6.24$ ,  $n=55$ ). La mayor distancia de vuelo que pudimos registrar de las semillas de *T. deppeana* fué de 35 m, que excede en varios metros el promedio de distancia entre árboles. Es por ello que pensamos que durante la dispersión de las semillas de *Tillandsia deppeana* éstas no deben de tener dificultad para alcanzar un hospedero. El establecimiento y posterior desarrollo de la planta obedece a la interacción de un gran número de factores bióticos y abióticos.

Es claro que los resultados obtenidos en este experimento nos dan una idea sobre la dispersión y deposición de las semillas de *T. deppeana*, aunque presenta muchas limitaciones para su análisis. Sin embargo, para ampliar la información y obtener una interpretación más precisa, es necesario efectuar nuevas repeticiones apostando un mayor número de trampas a diferentes alturas de las empleadas y distancias de la fuente de semillas, soltando un número de semillas semejante a la cantidad que se produce en la naturaleza. Además, lograr contar con un sistema que permita la cuantificación de las semillas en el campo, ya que durante el experimento no se pudieron calcular las semillas que se fijaron en las cercanías de la planta madre.

## f).- Prueba de Germinación:

La prueba de germinación duró 30 días (23 de octubre-23 de noviembre), desde la siembra hasta que ya no se registraron nuevas germinaciones; transcurriendo 15 días antes de que las semillas iniciaran la germinación. Siete días después germinaron casi todas las semillas, permaneciendo algunos días más el resto en las cajas de Petri; suspendiéndose la prueba cuando las semillas que no germinaban presentaron crecimiento de hongos. Los resultados indican que la respuesta de las semillas colocadas a temperatura ambiente difiere: las que permanecieron cubiertas alcanzaron 80% de germinación ( $s=1.56$ ) y las descubiertas 34% ( $s=2.01$ ) (Tabla 9). En cambio, la reacción de los lotes de semillas mantenidos a temperatura constante fué muy similar: 51% en las descubiertas ( $s=1.85$ ) y 52% en las cubiertas ( $s=1.55$ ) (Tabla 9). El análisis de varianza indica que existen diferencias entre los cuatro tratamientos efectuados (temperatura ambiente luz, temperatura ambiente oscuridad, temperatura constante luz y temperatura constante oscuridad) ( $F_3=12.02$ ,  $F_{0.001}(3,36)=6.68$ ). Esto sugiere que las semillas de *T. deppeana* tienen mejor respuesta de germinación cuando se encuentran a temperatura ambiente y en sitios muy sombreados. Sin embargo, en un ensayo de germinación realizado previamente con semillas de la misma cohorte (1-15 de mayo), no se observaron diferencias

significativas (t-Student,  $t=2$ ,  $P<0.05$ ) (Tabla 9, cifras en paréntesis) entre el lote de semillas descubiertas mantenidas a temperatura constante y el lote de semillas descubiertas mantenidas a temperatura ambiente: 91% ( $s=0.74$ ) y 78% ( $s=1.93$ ), respectivamente. Esto sugiere que probablemente la viabilidad de las semillas de *T. deppeana* se reduce con el tiempo; aspecto que es necesario estudiar con mayor detenimiento.

Tabla 9. Germinación de las semillas de *Tillandsia deppeana* en los diferentes tratamientos de luz y temperatura que fueron sometidas.

Número de Lote	Porcentaje de Germinación Tratamientos			
	Temperatura ambiente		Temperatura constante	
	Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad
1	80 (90) <sup>†</sup>	100	30 (40) <sup>†</sup>	30
2	30 (80) <sup>†</sup>	90	70 (40) <sup>†</sup>	60
3	20 (90) <sup>†</sup>	100	50 (80) <sup>†</sup>	70
4	30 (90) <sup>†</sup>	90	40 (90) <sup>†</sup>	50
5	20 (80) <sup>†</sup>	80	50 (80) <sup>†</sup>	30
6	40 (100) <sup>†</sup>	70	60 (100) <sup>†</sup>	50
7	40 (100) <sup>†</sup>	70	90 (100) <sup>†</sup>	40
8	20 (100) <sup>†</sup>	70	40 (100) <sup>†</sup>	70
9	10 (90) <sup>†</sup>	50	50 (90) <sup>†</sup>	50
10	50 (90) <sup>†</sup>	80	30 (90) <sup>†</sup>	70
Promedio	34.0 (91.0) <sup>†</sup>	80.0	51.0 (78.0) <sup>†</sup>	52.0

ANOVA  $F_S=12.02$   $F_{0.001}(3,36)=6.68$

\*Los valores en paréntesis fueron obtenidos en el ensayo de germinación realizado en el mes de mayo.

Estos resultados nos sugieren que las semillas de *T. deppeana* aparentemente pueden germinar sin dificultad bajo condiciones de luz o de sombra, sin requerir condiciones especiales de temperatura; o al menos no de los rangos utilizados en el presente estudio. Si durante la dispersión las semillas alcanzan en el bosque algún sitio bien iluminado, o bien bajo poca sombra, con algo de humedad muy probablemente germinaran. Estas son las condiciones ambientales prevalecientes en el bosque caducifolio durante el periodo de dispersión de las semillas. Resulta hasta cierto punto lógico lo anterior, puesto que ésta bromelia presenta en las primeras etapas de su vida las características de las bromelias adultas atmosféricas, es decir, plantas que resisten gran iluminación y condiciones ambientales muy xéricas, capturando los nutrientes contenidos en la humedad ambiental; permitiéndole sobrevivir en las primeras etapas de su vida. Por otra parte, los resultados nos indican también que la gran mayoría de las semillas que produce cada uno de los individuos de *T. deppeana* son viables en los primeros meses después de que éstas maduran (entre el 80-90%). Por lo que potencialmente casi todas las semillas de una cohorte pueden contribuir al reclutamiento de nuevos individuos a la población, para el mantenimiento y colonización de nuevos sitios en el bosque. Aunque con el paso del tiempo las semillas parecen reducir su viabilidad, aquéllas que alcancen a fijarse en sitios que

tengan un notable incremento en la cobertura vegetal (producción de hojas que modifiquen significativamente la intensidad de luz en ese punto particular) tendrán una alta probabilidad de germinar.

¿Porqué hay relativamente pocos individuos de *T. deppeana* en el bosque? El análisis de los resultados de los incisos A, B, E y F. nos indican que aparentemente son pocos los sitios seguros (safe sites) que existen en el área de estudio para *T. deppeana*. Aunque el número de semillas producido por individuo sea alto, y el potencial de germinación también lo sea, únicamente se encuentran, entre los 11.0 y 17.0 m de altura, las condiciones más favorables para el desarrollo de los individuos hasta adultos reproductivos, sugiriendo que existe una alta mortalidad de semillas y plántulas; teniendo probablemente más esperanzas de vida las plantas que logran establecerse en sitios con exposición Norte.

## CONCLUSION

Todos los eventos de la reproducción de *Tillandsia deppeana* actúan como moduladores de la distribución y de la dinámica de la población. La sincronía de la dispersión de las semillas, la floración durante el periodo caducifolio del bosque y la "desnudez" diferencial de las especies de árboles, seguramente ha sido determinante en la selección de *L. macrophylla* como árbol hospedero preferente. La presencia de los árboles sin hojas facilita el contacto de los propágulos con la corteza, aparentemente en los sitios con mayor superficie (troncos y ramas cerca de horquetas); además maximiza el encuentro de los colibríes con la bromelia al permitir que se exponga la inflorescencia sin que las hojas interfieran. Janzen (1967) considera que ciertas características de la estación seca (como las mencionadas para *T. deppeana*) parecen favorecer la polinización y dispersión, tanto respecto a los agentes que las efectúan como a la planta.

Las características florales presentadas por *T. deppeana* la incluyen, sin lugar a dudas, dentro del síndrome de polinización por aves, y la estrategia nómada de forrajeo

(trapline). Es necesario realizar un mayor número de observaciones durante todo el periodo reproductivo para conocer todos los visitantes y el papel que desempeñan.

La realización de la reproducción durante la época seca del año le acarrea a *T. deppiana* algunos riesgos. La formación de tejidos meristemáticos jugosos incrementa la probabilidad de que las plantas tengan interacción con herbívoros. Esta actividad incide ligera o profundamente en el éxito potencial de la reproducción; cuando los herbívoros se alimentan de flores ellos probablemente están perjudicando una gran parte (Janzen, 1967). Además, el largo tiempo que transcurre desde el crecimiento de la flor a la formación y maduración del fruto (un año), expone a los frutos y semillas a numerosos eventos (v.g., herbivoría, tormentas que provoquen la ruptura de las ramas o troncos donde se encuentren las bromelias). Estas acciones pueden afectar la reposición y reclutamiento de individuos en la población. Por otro lado, la floración durante este periodo del año también le representa ventajas a la planta; a).- como ya se mencionó, al ser el lapso en el cual los árboles no presentan hojas en sus ramas permite que este más expuesta y a la vista de los visitantes, y que sus semillas no encuentren tantas interferencias durante la dispersión; y b).- con la floración en la época seca se evita la destrucción de las flores por la lluvia, además de que ésta

última disminuye la actividad de los visitantes (Janzen, 1967, H. Hernández, com. pers.).

Las condiciones ambientales prevalecientes durante ese lapso, también juegan un papel imprescindible en esa elección. La presencia de "nortes" frecuentes y ser la época más seca del año, permiten éxito, tanto en la dispersión y deposición de las semillas, en el incremento en desplazamiento por la fuerza del viento y en alentar las visitas de aves a las flores en busca de líquidos energéticos.

La ubicación de los individuos de *T. deppeana* en diferentes sitios en los árboles aparentemente no modifica sus características y expresiones durante la reproducción sexual. Parece ser, que después de cierta altura (de 3.0 m hacia arriba), está presente la misma oportunidad y potencialidad reproductiva en toda la "población". En otras palabras, aparentemente no hay una respuesta reproductiva diferencial de los individuos en diferentes alturas. Sin embargo, es necesario realizar un mayor número de observaciones en éste sentido.

Aún cuando no se pudo determinar el tamaño real de toda la población, el número de sitios óptimos estimado para el desarrollo de *T. deppeana* en el árbol hospedero preferente

es relativamente bajo; en relación con la cantidad estimada de semillas producidas por las plantas durante un periodo de dispersión, y el alto potencial de germinación de las mismas. La mayor parte de los sitios seguros de la especie se encuentra aparentemente en las alturas en los árboles con mayor frecuencia de individuos. Este panorama puede estar acentuado por la característica heteromórfica de la especie durante su desarrollo, y la longevidad reportada para el estado juvenil (Matos y Rodolph, 1984); y tal vez también a un posible estado de supresión de los individuos jóvenes. Este aspecto no permite evaluar más acertadamente el tamaño y distribución poblacional.

Es necesario considerar con mayor detalle el papel que juega la reproducción vegetativa (producción de retoños) en la dinámica poblacional de *T. deppeana*. Esta característica aparentemente forma parte primordial en el mantenimiento de la población, con la que se logra conservar ocupados los sitios seguros de la especie dentro de la comunidad.

Por último, es necesario conocer el tiempo que permanece *Tillandsia deppeana* en cada una de los estados morfológicos de su desarrollo; correlacionando estos con las condiciones ambientales donde se encuentre la planta. Lo anterior nos permitirá entender si la permanencia por largo tiempo en el estado juvenil es debida a las características

de crecimiento de la especie, o por ser una respuesta de supresión por las condiciones adversas para su total desarrollo.

**ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

## BIBLIOGRAFIA

- ACKERMAN, J.D. 1975. Reproductive biology of *Goodyera oblongifolia* (Orchidaceae). *Madroño* 23:191-198.
- ACKERMAN, J.D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9:52-60.
- ACKERMAN, J.D. 1989. Limitations to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany* 14:101-109.
- ACKERMAN, J.D. Y J.C. MONTERO OLIVER. 1985. Reproductive biology of *Oncidium variegatum*: moon phases, pollination and fruit set. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 54:326-329.
- ADAMS, R.M. Y G.J. GOSG. 1976. The reproductive biology of the epiphytic orchids of Florida III. *Epidendrum anceps* Jaquin. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 45:488-492.
- ADAMS, W.W., III Y C.E. MARTIN. 1986a. Physiological consequences of changes in life form of the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Oecologia* 70:298-304.
- ADAMS, W.W., III Y C.E. MARTIN. 1986b. Heterophylly and its relevance to evolution within the Tillandsioideae. *Selbyana* 9:121-125.
- ADAMS, W.W., III Y C.E. MARTIN. 1986c. Morphological changes accompanying the transition from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Amer. J. Bot.* 73:1207-1214.

- BAKER, H.G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. En: L. Real (ed.), Pollination Biology. Academic Press, Inc. pp. 7-28.
- BENZING, D.H. 1978. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht. (Bromeliaceae) on some of its hosts and other supports in southern Florida. Selbyana 5:95-106.
- BENZING, D.H. 1980. The Biology of Bromeliads. Mad River Press. Eureka. 305 p.
- BENZING, D.H. Y A. RENFROW. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. Bot. Gaz. 135:281-288.
- BENZING, D.H. Y J. SEEMAN. 1978 Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. Selbyana 2:133-148.
- BRAUN-BLANQUEI, J. 1979. Fitosociologia: bases para el estudio de las comunidades vegetales. Blume. Barcelona. pp. 185-197.
- BULLOCK, S. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest. Biotropica 17:287-301.
- BURQUEZ, A.J., J. SARUKHAN K., Y A.L. PEDROZA. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. Bot. J. Linnean Soc. 94:407-419.
- COOK, R.E. 1983. Clonal plant populations. Amer. Scient. 71:244-253.
- DAUBENMAIRE, R.F. 1979. Ecología Vegetal. tratado de autoecología de las plantas. Limusa. México, D.F. 496 p.
- DOWNS, R.J. 1974. Anatomy and Physiology. En: L.B. Smith y R.J. Downs. Flora Neotropica, Monograph No. 14 (Pitcairnioideae). Hafner Press. New York. pp. 2-28.

- DRESSLER, R.C. 1981. The Orchids, Natural History and Classification. Harvard University Press. pp. 80-97.
- FAEGRI, K, Y L. VAN DER PIJL. 1971. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press. Braunschweig. 291 p.
- FRANKIE, G.W. , W.A. HABER, P.A. OPLER Y K.S. BAWA. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. En: C.E. Jones y R.J. Little (eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Scientific and Academic Editions. pp. 360-372.
- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México, D.F. 246 p.
- GARCIA-FRANCO, J.G. 1987. Las Bromelias de México. Revisión Bibliográfica y de Herbario. Publicación Técnica del INIREB. Xalapa, Ver. 94 p.
- GARCIA-FRANCO, J.G. Y C.M. PETERS. 1987. Patron espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en los Altos de Chiapas, México. Brenesia 27:35-45.
- GARDNER, C.S. 1986a. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). Selbyana 9:76-87.
- GARDNER, C.S. 1986b. Preliminary classification of *Tillandsia* based on floral characters. Selbyana 9:130-146.
- GENTRY, A.H. Y C.H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Ann. Missouri Bot. Gard. 74:205-233.
- GILMARTIN, A.J. Y G.K. BROWN. 1985. Cleistogamy in *Tillandsia capillaris* (Bromeliaceae). Biotropica 17:256-259.

- HARPER, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55:247-270.
- HARPER, J.L. 1983. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London. 892 p.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- JOHNSON, R. 1982. *Estadística Elemental*. Ed. Trillas. México, D.F. pp. 113-148.
- LACK, A.J. Y P.G. KEVAN. 1984. On the reproductive biology of canopy tree, *Syzygium syzygioides* (Myrtaceae) in a rain forest in Sulawesi, Indonesia. *Biotropica* 16:31-36.
- LEOPOLD, A.S. 1985. *Fauna Silvestre de México: Aves y Mamíferos de Caza*. IMRNR. México, D.F. 600 p.
- MADISON, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2:1-13.
- MATOS, J.A. Y D.C. RUDOLPH. 1984. Aspects of life history of *Tillandsia deppeana*. En: S. Gardner (ed.), *Proceedings of The 1982 World Bromeliads Conference*. D. Wheeler Photo Service, Inc. Corpus Cristi, Texas. pp. 71-75.
- McWILLIAMS, E.L. 1974. Evolutionary Ecology. En: L.B. Smith y R.J. Downs. *Flora Neotropica*, monograph No. 14 (Pitcairnioideae). Hafner Press. New York. pp. 40-55.
- MEDINA, E. Y H. KLINGE. 1983. Productivity of Tropical Forests and Tropical Woodlands. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, y H. Ziegler (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol. 12D, *Physiological Plant Ecology IV*. Springer-Verlag. Berlin. pp. 281-303.
- MONTALVO, A.M. Y J.D. ACKERMAN. 1987. Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). *Biotropica* 19:24-31.

- OPLER, P.A., H.G. BAKER, Y G.W. FRANKIE. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234-247.
- ORTEGA, O.R.V. 1981. Proyecto Parque Ecológico Fco. Javier Clavijero. Informe. INIREB-8130034. Xalapa, Ver. 24 p.
- PERRY, D. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155-157.
- PERRY, D.R. Y A. STARRETT. 1980. The pollination ecology of blooming strategy of a neotropical emergent tree *Dipterix panamensis*. *Biotropica* 12:307-313.
- PERRY, D. 1984. The canopy of the tropical rain forest. *Sci. Amer.* 251:114-122.
- PIJL, L. VAN DER. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin. 213 p.
- PITTENDRIGH, C.S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I. *Evolution* 2:58-89.
- RICO-GRAY, V. Y L.B. THIEN. 1987. Some aspects of the reproductive biology of *Schomburgkia tibicinis* Batem. (Orchidaceae) in Yucatan, Mexico. *Brenesia* 28:13-24.
- RICO-GRAY, V. Y L.B. THIEN. 1989. Ant-mealybug interaction decreases reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 5:109-112.
- ROUBIK, D.W., J.D. ACKERMAN, C. COPENHAVER, Y B.H. SMITH. 1982. Stratum, tree, and flower selection by tropical bees: implications for the reproductive biology of outcrossing *Cochlospermum vitifolium* in Panama. *Ecology* 63:712-720.
- SALAS, D.S. 1973. Una bromeliaceae costarricense polinizada por murciélagos. *Brenesia* 2:5-10.

- SILVERTOWN, J.W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman. London and New York. 209 p.
- SOKAL, R.R. Y F.J. ROHLF. 1969. Biometría. Blume. Madrid. 832 p.
- SOTO, E. M. 1986. Localidades y Climas del Estado de Veracruz. INIREB, Xalapa, Ver. 137 p.
- SMITH, L.B. Y R.J. DOWNS. 1974. Flora Neotropica, Monograph No. 14 (Tillandsioideae). Hafner Press. New York. pp. 714.
- STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- SUTHERLAND, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit ratios in plants? *Evolution* 40:117-128.
- SUTHERLAND, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental test with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41:750-759.
- UTLEY, J.F. 1983. A revision of the middle american Thecophylloid *Vrieseas* (Bromeliaceae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* 24:1-81.
- VALDIVIA, P.E. Estudio Botánico Ecológico de la Región del Río Uxpanapa, Ver. NO. 4. Las Epífitas. *Biotica* 2:55-71.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. 718 p.
- ZIMMERMAN, J.K. Y T.M. AIDE. 1989. Patterns of fruit production in neotropical orchids: pollinator vs. resource limitation. *Amer. J. Bot.* 76:67-73.

ZOLA, G.M. 1987. La Vegetación de Xalapa, Veracruz. INIREB.  
Xalapa, Ver. 155 p.