



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
CARRERA DE BIOLOGÍA**

**LA DIVERSIDAD DE HONGOS MICROSCÓPICOS
Y SU CARACTERIZACIÓN FUNCIONAL, EN TANQUES
DE *Tillandsia* (BROMELIACEAE) EN
UN BOSQUE DE NIEBLA**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A:

MAYRA DEL CARMEN FRAGOSO MEDINA

Directora de tesis:
M. en C. María Elena Huidobro Salas



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz,
Estado de México 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y a los profesores que contribuyeron en mi formación académica y personal.

A la maestra María Elena Huidobro Salas, por su orientación, comprensión, conocimientos y tiempo brindado para la realización de este trabajo, por la amistad que me brindó y por ser una gran persona. Al doctor José Luis Gama Flores por siempre estar dispuesto a compartir sus valiosos conocimientos, acompañado de una sonrisa.

A mis sinodales, el Biól. Erick Loeza Torres y las Mtras. Irene Frutis Molina y María Patricia Jácquez Ríos por su motivación, ayuda, sugerencias y acertadas correcciones para la realización de este escrito.

Agradezco el apoyo brindado por parte del área de Diversidad Vegetal, en particular al Biól. Moisés Chávez por su asesoría y paciencia en el laboratorio.

Mi mayor gratitud a mis padres Mayra Medina y José Montejo, y a la pequeña Florencia junto a su gato Merlot, porque ustedes me alientan día a día, confían en mí y son la base de mis fortalezas.

“Lo que se vio una vez ya no se vuelve/ A ver igual dicen las hojas secas. / Hora del té, tostadas, margarina. / Todo envuelto en una especie de niebla.”

Nicanor Parra

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
MARCO TEÓRICO.....	4
LAS PLANTAS EPIFITAS.....	4
CLASIFICACIÓN DE BROMELIACEAE DE ACUERDO CON PITTENDRIGH (1948).....	5
NUTRICIÓN EN PLANTAS FITOTELMATA.....	6
IMPORTANCIA DE LOS HONGOS EN PROCESOS ECOLÓGICOS.....	7
ESPECIES DE TRABAJO.....	8
ANTECEDENTES.....	9
OBJETIVOS.....	11
OBJETIVO GENERAL.....	11
OBJETIVOS PARTICULARES.....	11
ÁREA DE ESTUDIO.....	12
MÉTODOS.....	14
Obtención de las muestras.....	14
Reconocimiento de las colonias.....	14
Evaluación de grupos funcionales fúngicos.....	15
Comparación de la diversidad y función degradadora.....	17
Medición de parámetros físico-químicos y nutrimentales.....	17
Análisis estadístico.....	17
Métodos.....	18
RESULTADOS.....	19
MEDIO INTERNO DE LOS TANQUES DE <i>Tillandsia deppeana</i> , <i>T. heterophylla</i> y <i>T. viridiflora</i> ..	19
RIQUEZA.....	20
ABUNDANCIA.....	22
DIVERSIDAD.....	24
DISCUSIÓN.....	29
MEDIO INTERNO DEL TANQUE.....	29
RIQUEZA.....	29
ABUNDANCIA.....	31
DIVERSIDAD.....	32
FUNCIÓN DEGRADADORA.....	33
CONCLUSIONES.....	35
LITERATURA CITADA.....	36
ANEXO.....	45

RESUMEN



Una de las modificaciones de las bromelias epífitas para enfrentar las condiciones adversas del ambiente es la disposición de las hojas, formando un tanque en donde acumulan agua y materia orgánica, que representa un hábitat para microorganismos como los hongos anamorfos. En este trabajo se estudió la diversidad de hongos anamorfos dentro de los tanques de *Tillandsia* sp. y su posible función degradadora dentro de éstos. Los muestreos se realizaron *in situ* en un bosque de niebla, de la localidad de Nuevo Necaxa, Puebla, durante la estación seca y lluviosa del año. Se colectó parte del agua y detritus contenidas en los tanques y se evaluó la calidad físico-química y nutrimental. Los aislamientos correspondieron a un total de 33 especies de micromicetos, agrupados en Deuteromicetes y Zygomycetes. De los cuales 18 pertenecen a la estación seca y 15 a la lluviosa. En la primera los hongos más abundantes fueron *Epicoccum* sp. 1 y *Epicoccum* sp. 2; en la estación lluviosa *Trichosporon* sp. y *Geotrichium* sp. fueron los hongos mejor representados. La diversidad de micromicetos se considera de media a baja, para ambas estaciones. En general, los grupos funcionales dominantes fueron las poblaciones fúngicas ureolíticas, amilolíticas, fosfáticas, proteolíticas, amonificantes, celulolíticas y quitínicas.

PALABRAS CLAVE:

Hongos microscópicos, diversidad, *Tillandsia*, tanques, epifitas, función degradadora, bosque de niebla.

INTRODUCCIÓN



Las plantas epífitas son aquellas que han abandonado el hábito terrestre y se han adaptado a crecer sobre otras plantas. Vivir por encima del suelo desfavorece la captación de agua y minerales, sin embargo las epífitas presentan modificaciones morfológicas y anatómicas como la disposición de las hojas, formando una especie de embudo que lleva el líquido hacia el centro, esta estructura recibe el nombre de tanque y es una estrategia para satisfacer los requerimientos de agua y materia orgánica. Ejemplo de organismos que presentan tanques son las orquídeas, algunos helechos y principalmente las bromelias del género *Tillandsia* (Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

Tillandsia deppeana, *T. heterophylla* y *T. viridiflora* son algunas de las epífitas que se encuentran en el bosque de niebla de Necaxa, Puebla y que son de interés para este trabajo, pues dentro de sus tanques, además de agua se acumula también materia orgánica, proporcionando condiciones ideales como temperatura estable, humedad y protección contra depredadores (Benzing, 2000; Kitching, 2000), lo cual permite el crecimiento y desarrollo de una gran variedad de organismos que incluyen bacterias, hongos, algas, rotíferos, nemátodos, oligoquetos, insectos, arácnidos, crustáceos y ranas. En este medio, también denominado fitotelmata, se producen una serie de interacciones entre los organismos vivos y el conjunto de factores físicos, y se dan procesos biológicos como la fotosíntesis, la descomposición, la depredación, el mutualismo, la simbiosis, etc. (Blaustein y Chase, 2007).

Como ejemplo de lo anterior podemos mencionar que, las raíces de *Tillandsia* sirven únicamente como sistemas de adhesión y no como absorción de nutrientes, por lo que su sustento depende de los minerales almacenados, provenientes de la lixiviación, de la materia orgánica que queda atrapada dentro de los tanques y de la función que realicen los organismos descomponedores, como los hongos microscópicos (Beutelspacher, 1999; Brighigna *et al.*, 2000; Blaustein y Chase, 2007).

Los hongos microscópicos son aquellos cuyos esporóforos miden menos de un milímetro, éstos están presentes en todos los phyla (Alexopoulos, Mims y Blackwell, 1996) y al ser quimioheterótrofos, liberan al medio enzimas extracelulares que degradan polímeros complejos, en nutrientes simples y solubles, los cuales quedan en el medio externo potencialmente disponibles para todos los microorganismos (Webster, 1980; Deacon, 1988) y en este caso, también podrían ser absorbidos por la planta, a través de las paredes celulares de los tricomas peltados presentes en sus hojas.

A pesar de que la habilidad enzimática de los hongos microscópicos podría tener una importante función ecológica en el ciclo de vida de las bromelias epífitas, los trabajos relacionados con los aspectos funcionales de los hongos en estos microecosistemas son escasos, por lo que conocer esta información contribuiría a entender algunos de los mecanismos que *Tillandsia* utiliza para su nutrición.

MARCO TEÓRICO



LAS PLANTAS EPIFITAS

El término epifitas o epífitas se asigna a aquellas plantas que crecen adheridas a los troncos y ramas de árboles y arbustos principalmente. El vocablo proviene del griego *epi* “sobre” y *phytón* que significa “planta”. El organismo sobre el que crece una epifita se llama forofito y es utilizado sólo como medio de soporte (Benzing, 1990).

Debido a que las plantas epifitas crecen por encima del suelo, tienen una baja disponibilidad de agua, sales minerales y luz, en comparación con las plantas terrestres. Para adaptarse a estas condiciones, el grupo ha tenido que experimentar diversos cambios morfo-estructurales y funcionales que les permiten contrarrestar los factores limitantes para su establecimiento y desarrollo (Valdivia, 1977; Cabral, 2002).

Entre las modificaciones morfológicas de las epifitas encontramos la formación de depósitos colectores de humus, en los cuales crean su propio suelo, las modificaciones de hojas y tallos para formar domacios, donde albergan una gran cantidad de insectos los cuales podrían proveer de nitrógeno a la planta. Por otro lado la succulencia en tallos y hojas, así como la disposición de las hojas en forma de roseta basal o tanque les permiten retener agua (Benzing, 2000; Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

Anatómicamente hablando, entre las estrategias para evitar la pérdida de agua están el desarrollo de una cutícula gruesa impermeable sobre la superficie epidérmica, la cual permite la regulación eficaz de la evapotranspiración. Los tricomas también son importantes en la retención de agua, además de reflejar la luz y ofrecer protección contra los herbívoros. El velamen, un tejido especial en las raíces, sirve para protegerlas de daños mecánicos, en época de lluvias guarda agua y en temporada seca funciona como aislante contra el calor y la desecación (Benzing, 1990; Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

En un gran número de plantas epifitas se ha desarrollado el metabolismo ácido de las

crásulaceas (CAM), el modo de fotosíntesis que conserva el agua. Otra adaptación fisiológica de las epifitas es la asociación con un hongo micorrízico, el cual les permite aumentar la absorción de nutrientes (Medina, 1987; Lüttge, 1989).

Las epifitas ofrecen una variedad de nichos y recursos que son aprovechados por diversos grupos de organismos, además son protagonistas en la economía de nutrientes y energía de muchas comunidades forestales del trópico, que es en donde las epifitas presentan una mayor diversidad, esto relacionado con la variedad de sustratos, posibles polinizadores y la presencia de condiciones micro-climáticas favorables para su establecimiento (Aguirre-León, 1992; Zotz y Andrade, 2002).

Cabe resaltar que, basadas en los rasgos adaptativos y de fidelidad a la comunidad vegetal; hábito de crecimiento, tolerancia climática, tipo de sustrato, y estrategias para asegurar los recursos nutrimentales las epífitas pueden clasificarse en diferentes categorías (Ver anexo y tabla 1).

CLASIFICACIÓN DE BROMELIACEAE DE ACUERDO CON PITTENDRIGH (1948)

En particular dentro de las especies de la familia Bromeliaceae también existe una clasificación específica para los miembros de esta taxa basada en su estrategia para la adquisición de recursos dividiéndolas dentro de cuatro categorías:

Tipo I Raíz-Suelo: comprende especies terrestres cuyo suministro de agua y nutrientes es tomado del suelo a través de las raíces (Hemiepífitas).

Tipo II Raíz-Tanque: estas especies tienen un pequeño tanque donde pueden acumular un poco de agua y materia orgánica. Poseen raíces funcionales que invaden la base del tanque (Epífitas facultativas).

Tipo III Tanque-Tricomias absorbentes: especies epifíticas con un tanque bien desarrollado donde almacenan agua y materia orgánica. Las raíces no presentan una función de absorción, sino que este proceso se lleva a cabo por tricomas los cuales están

principalmente localizados en la base de las hojas (Epífitas fitotelmata).

Tipo IV Atmósfera-Tricomas absorbentes: especies epifíticas con tanques pobremente desarrollados o ausencia de éstos. Las raíces son fibrosas y funcionan solamente para asegurar el anclaje pues son los tricomas los que realizan la función de absorción, en este caso los tricomas están localizados en toda superficie de la hoja (epífitas verdaderas).

En una revisión más reciente Benzing (2000) divide la categoría Tipo III en dos tipos, uno predominantemente CAM perteneciendo a Bromelioideae y un segundo grupo en su mayoría como C₃ perteneciendo a Tillandsioideae.

NUTRICIÓN EN PLANTAS FITOTELMATA

El término fitotelmata hace referencia a pequeños depósitos de agua que se acumulan naturalmente en ciertas estructuras de las plantas como hojas modificadas, partes florales, axilas foliares, cáscaras de frutos e inclusive huecos en los troncos de los árboles (Maguire, 1971; Montero y Barberis, 2007).

Como ya se ha mencionado en los apartados anteriores, algunas bromelias tipo tanque pueden absorber agua y nutrientes a través de los tricomas presentes en sus hojas, es por esto que los fitotelmata son un componente importante en la adquisición de estos recursos.

De acuerdo con Frank (1983) las plantas fitotelmata tienen dos tipos de nutrición derivados del origen de los nutrientes que absorben.

Anemófila: adquiere los nutrientes transportados por el viento y para poder absorberlos deben competir con las algas, en estas plantas encontramos individuos consumidores de algas como los ostrácodos y quironómidos.

Dendrófila: obtienen los nutrientes que caen de los árboles cuya degradación por organismos descomponedores o detritívoros permite que puedan ser absorbidos por la planta.

IMPORTANCIA DE LOS HONGOS EN PROCESOS ECOLÓGICOS

Los hongos son quimioheterótrofos, liberan al medio enzimas extracelulares que degradan polímeros complejos en nutrientes simples y solubles que de esa manera pueden ser incorporados a su metabolismo por absorción (Webster, 1980).

Si el hongo obtiene su alimento directamente de otro organismo, se trata de un hongo parásito, por el contrario si el alimento se obtiene de materia orgánica muerta se denomina saprófito, la mayoría de los cuales son capaces de utilizar celulosa, hemicelulosa y lignina que son los principales componentes de la materia orgánica vegetal. Se conocen, sin embargo, formas intermedias: hemisaprobios y hemiparásitos capaces de cambiar la manera de nutrirse de acuerdo con las circunstancias (Deacon, 1988).

La velocidad con la cual un recurso se descompone depende de su composición química, de factores edáficos y de la colonización de los recursos por organismos saprófitos. La descomposición es producto de la actividad enzimática, en la cual los tipos de enzimas requeridas dependen del tipo de sustrato.

La habilidad de diferentes especies de hongos para producir enzimas específicas dicta en parte la sucesión de hongos. Esta colonización se da en función de la habilidad del hongo para utilizar el recurso, su velocidad de arribar a éste ya sea por crecimiento o por transporte de esporas, y de la competencia con especies de hongos similares fisiológicamente (Dighton, 2003). De esta manera, la actividad de los hongos tiene importantes repercusiones en el funcionamiento de los ecosistemas, al interferir en la producción primaria, en el caso de las micorrizas; y en el reciclaje de nutrientes al formar parte de los organismos descomponedores en las cadenas tróficas (Heredia *et al.*, 2008).

ESPECIES DE TRABAJO

Las bromelias utilizadas para este trabajo son organismos epifitos, con hojas rosuladas que forman tanques al menos en edad adulta (Fig. 1). *Tillandsia deppeana* Steud. Esta planta puede alcanzar 60 cm de alto, tiene hojas de color verde oscuro, con puntos violeta o café de tamaño y distribución variable, la inflorescencia es erecta, con 6-16 espigas arregladas en una espiral alrededor de las axilas (Hechavarria *et al.*, 2014). *T. heterophylla* E. Morren puede alcanzar 50 cm o hasta 1.5 m de alto, sus hojas son agudas a acuminadas, la inflorescencia es terminal erecta y puede tener entre 1-6 espigas (Cach-Pérez, 2008). *T. viridiflora* (Beer) Baker. Puede llegar a medir 65 cm ó 1 m de alto, sus hojas son estrechamente triangulares, y la inflorescencia es erecta, terminal y simple (Krömer *et al.*, 2012).



Figura 1. Epifitas de tanque. A) *Tillandsia deppeana* B) *T. heterophylla* C) *T. viridiflora*

Tabla 1. Categorías pertenecientes a las especies de trabajo de acuerdo a diferentes clasificaciones. Ver anexo 1.

SISTEMA DE CLASIFICACIÓN	ESPECIE		
EPIFITAS DE BENZING (1990)	<i>T. deppeana</i>	<i>T. heterophylla</i>	<i>T. viridiflora</i>
Esquema I	Epifitas verdaderas		
Esquema II	Plantas herbáceas, Rosuladas y Colectoras de desechos		
Esquema III	Homoiohídricas. Acumuladoras o Represadoras		
Esquema IV	Tipos solares	Tolerantes a la sombra	
Esquema V	Relativamente independientes del forofito, con raíces solamente de anclaje		
DURACIÓN DEL SUMINISTRO	Suministro continuo (CS)		
BROMELIACEAE PITTENDRIGH (1948)	Tipo III Tanque-Tricomias absorbentes		
BROMELIACEAE BENZING (2000)	Tipo IV Epifitas formadoras de tanques con metabolismo C3		
NUTRICIÓN EN FITOTELMATA	Dendrófila y Anemófila (en menor medida)		

ANTECEDENTES



Existen numerosas investigaciones que han analizado la fauna que se desarrolla en los fitotelmata, estos trabajos incluyen aspectos relacionados con la diversidad de organismos, con los factores bióticos y abióticos que influyen en la estructura de la comunidad, y con mayor frecuencia sobre la composición de especies de mosquitos,

debido a su relación con la transmisión de enfermedades (Richardson, 1999; Wittman, 2000; Armbruster *et al.*, 2002; Liria, 2007).

No obstante, respecto a los estudios sobre comunidades fúngicas asociadas a tanques de epifitas Bromeliaceae la mayoría de estos se limitan a mencionar la presencia de hongos y a situarlos como organismos descomponedores dentro de la cadena trófica de estos microecosistemas (Beutelspacher, 1999; Brighigna *et al.*, 2000).

La excepción a lo anterior es el trabajo de Gutiérrez (2011), en el que reportan que la mayor parte de los micromicetes registrados dentro de los tanques son saprobios generales y celulolíticos, la mayoría son habitantes comunes del suelo y en menor proporción especies acuáticas.

Por otro lado, Gomes *et al* (2015) estudiaron la diversidad de levaduras y su actividad enzimática extracelular, presentes en tanques de bromelias, durante la estación lluviosa y la estación seca. En total se aislaron 36 especies de levaduras la mayoría basidiomicetes de los cuales *Occultifur sp.*, *Cryptococcus podzolicus* y *Cryptococcus sp. 1* fueron los hongos más abundantes, mientras que *Candida silvae* y *Aureobasidium pullulans* fueron las especies de ascomicetes más frecuentes. La actividad de proteasas fue la más ampliamente expresada seguida de xilanasa, amilasa, pectinasa y celulasa.

Debido a que las partículas de suelo transportadas por el viento, podría ser una vía de ingreso de los hongos al tanque, y dada la similitud con el área de estudio (bosque de niebla), se incluye la revisión sobre el conocimiento de los hongos anamorfos saprobios en México (Heredia-Abarca, Arias-Mota y Becerra-Hernández, 2008).

OBJETIVOS



OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este trabajo es evaluar la diversidad de hongos microscópicos presentes en tanques de *Tillandsia deppeana*, *T. heterophylla* y *T. viridiflora* además de analizar la posible función que estos hongos desempeñan dentro de los tanques, en dos estaciones del año.

OBJETIVOS PARTICULARES

Para los siguientes objetivos se consideraron dos condiciones de exposición ambiental, así como las dos estaciones del año.

- a) Describir el medio interno de los tanques según parámetros físico-químicos y nutrimentales.
- b) Conocer la riqueza específica de los micromicetos presentes en los tanques.
- c) Determinar la abundancia relativa de los micromicetos.
- d) Estimar y comparar la diversidad de micromicetos presentes en los tanques.
- e) Identificar la función degradadora de cada uno de los micromicetos dentro de los tanques.

ÁREA DE ESTUDIO



El estudio se realizó en las cercanías de la presa Necaxa, en la cabecera municipal Nuevo Necaxa, municipio de Juan Galindo, Puebla. Esta localidad se localiza en las coordenadas 20° 13' N, 98°0' O a 1,300 msnm aproximadamente y pertenece en mayor proporción a la provincia fisiográfica Sierra Madre Oriental y en menor medida al Eje Neovolcánico. El clima del lugar es Cfw, templado subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura media anual es 24-26°C y el rango de precipitación es de 1,100-1,300 mm (INEGI, 2009).

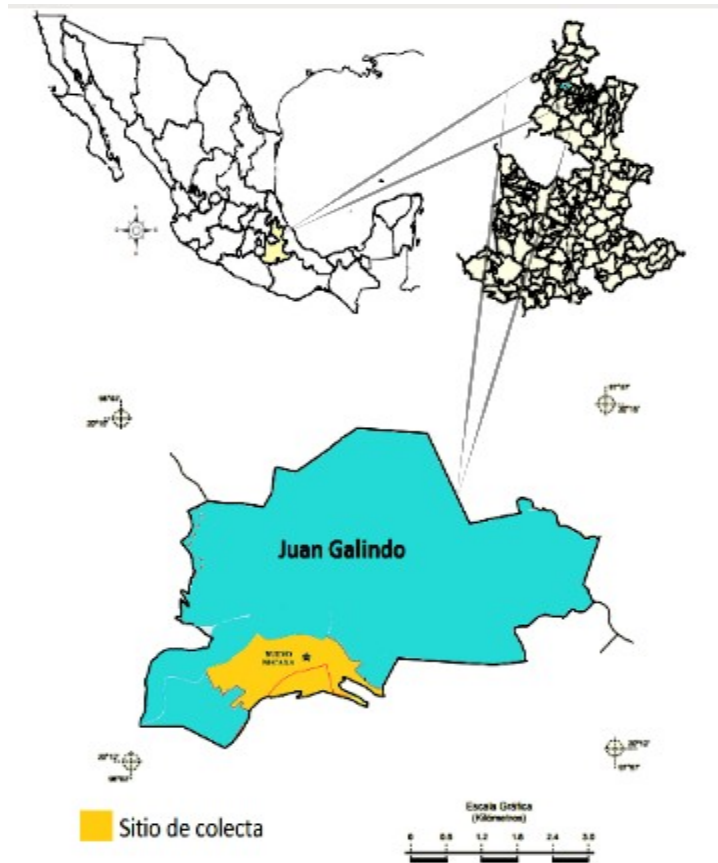


Figura 2. Localización del municipio de colecta en el estado de Puebla

La formación vegetal del área de estudio comprende al bosque mesófilo de montaña el cual se caracteriza por la presencia de nubes a nivel de la vegetación por lo que también es nombrado bosque de niebla (Williams-Linera, 2007).

En el dosel del bosque de niebla predominan árboles caducifolios de clima templado con afinidad holártica, por ejemplo *Liquidambar*, *Quercus* y *Pinus*, mientras el sotobosque está conformado por especies tropicales perennifolias de afinidad neotropical, y en las copas de los árboles destacan las epifitas (principalmente de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae) las cuales alcanzan sus mayores expresiones de variedad y pueden llegar a ser el 25% del total de las especies del bosque (Foster, 2001; Rzedowski, 2006).

El bosque de niebla es considerado el ecosistema forestal más amenazado en México (Challenger, 2011), y el sitio de estudio no es la excepción pues está sujeto a factores de amenazas como la urbanización y la explotación de recursos forestales.



Figura 3. Paisaje del sitio de estudio

MÉTODOS



Obtención de las muestras

Se realizaron dos colectas, una en la estación seca (marzo) y otra en la estación más lluviosa (agosto) del año 2014. El área de estudio se dividió en sitio protegido y sitio expuesto, donde el primero es el que presentó mayor cobertura vegetal y el segundo es el más cercano a la carretera, con gran cantidad de claros. Como ya se mencionó en el marco teórico, los ejemplares que se eligieron para realizar este estudio fueron *Tillandsia deppeana*, *T. heterophylla* y *T. viridiflora* las cuales comparten la característica de formar tanques.

Para facilitar la obtención de las muestras se utilizó una pipeta estéril de 50 mL, con la cual se extrajo 30 mL del agua y detrito contenidos en el tanque de cada tilandsia. Estas muestras se guardaron en tubos estériles de ensaye con rosca, para su transporte.

Reconocimiento de las colonias

Ya en el laboratorio, de cada una de las muestras colectadas se tomaron alícuotas de 50 μ l y se sembraron en cajas Petri con medio de cultivo Agar Papa Dextrosa (PDA) mezclado con ampicilina en una concentración de 0.5g/L, el antibiótico se añadió con la finalidad de inhibir el crecimiento de bacterias; las cajas se incubaron a temperatura ambiente y luz fluorescente, según criterios estándares (Larone, 2002), se realizaron cinco repeticiones por cada planta.

Al observar crecimiento de los hongos en las cajas Petri se describió el color, aspecto y número de cada colonia diferente, con el propósito de facilitar su reconocimiento durante su manejo. Asimismo, estas colonias se aislaron individualmente y se resembraron en cajas de Petri con medio PDA.

Una vez conseguida la purificación de las cepas se realizaron microcultivos de cada una de ellas, y las laminillas resultantes se observaron en el microscopio óptico. Para la determinación taxonómica se emplearon las claves de Barnett y Hunter (1972), Domsch, Gams y Anderson (1980) y Larone (2002).

Para conocer la abundancia de los hongos microscópicos se contó el Número de Unidades Formadoras de Colonia (UFC) por volumen sembrado.

Evaluación de grupos funcionales fúngicos

Para conocer la función degradadora de los micromicetos se realizaron las siguientes pruebas:

a) Población fúngica ureolítica: Se determinó la capacidad de los micromicetos de hidrolizar la urea en dos moléculas de amoníaco por la acción de la enzima ureasa, mediante la prueba de ureasa la cual consistió en cultivar cada cepa en caldo nutritivo con urea y dejar incubar a 35 °C por 8-24 horas, se tomó como resultado positivo el cambio de color amarillo-naranja a rosa-rojo y como negativo sin cambio de color (MacFaddin, 2004).

b) Población fúngica amonificante: Las cepas se cultivaron en tubos que contenían caldo nutritivo con asparragina como fuente de carbono y nitrógeno, se incubó por 20 días a 23°C, posteriormente se detectó el amoníaco producido mediante el reactivo de Nessler. Se tomó como resultado positivo el cambio de color amarillo-naranja al reaccionar el amonio con el reactivo aplicado (Pochon y Tardieux, 1965).

c) Población fúngica amilolítica: Para probar que los micromicetos hidrolizan el almidón por medios enzimáticos, se cultivaron en medio de agar en placa con almidón soluble, la incubación fue a 20 °C por 5 días; para la lectura de los resultados se agregó directamente a la placa Yodo acuoso de Lugol, se tomó como resultado positivo el medio de color púrpura-azul con un área incolora alrededor del crecimiento (MacFaddin, 2004).

d) Población fúngica proteolítica: La producción de enzimas de tipo proteolítico que licúan la gelatina se determinó al cultivar las cepas en medio de gelatina nutriente en placa, incubando a 35 °C por 18-24 h, se interpretó como resultado positivo la presencia de turbidez en la zona alrededor del desarrollo o la presencia de una precipitación de color blanco lechoso. Se consideró sin licuefacción cuando el medio permaneció limpio (MacFaddin, 2004).

e) Población fúngica celulolítica: Las cepas se cultivaron en caldo nutritivo conteniendo una lámina de papel bond, posteriormente se observó al microscopio la invasión del micelio en la lámina, para determinar la degradación de celulosa (Brasil *et al.*, 2004 modificación).

f) Población fúngica lignolítica: Las cepas se cultivaron en caldo nutritivo conteniendo un trozo de madera de pino, posteriormente se detectó la actividad de lacasas al añadir guayacol a las muestras y observar el cambio de coloración debido a la oxidación de éste (Crawford, 1978 modificación).

g) Población fúngica quitínica: Las cepas se cultivaron en caldo nutritivo conteniendo exoesqueleto de camarón para determinar la degradación de quitina, se tomó como lectura positiva cuando los trozos de quitina vistos con un microscopio óptico, presentaban invasión por micelio (Escobar-Sierra *et al.*, 2013).

h) Población fúngica fosfatídica: Para determinar la capacidad de los micromicetos de producir la enzima fosfatasa se cultivaron las cepas en caldo con difosfato de fenolftaleína (PDP) y se incubaron a 35 °C por 18-24 h (con las tapas de los tubos hacia abajo), donde se tomó como positivo el caldo coloreado de rosa-rojo brillante y negativos cuando el caldo permaneció claro o blanco (MacFaddin, 2004).

Comparación de la diversidad y función degradadora

Para evaluar la diversidad de deuteromicetes se obtuvo el índice de Shannon-Wiener y se contrastó el valor obtenido en la estación seca con lo obtenido en la lluviosa; también se comparó el número que se obtuvo en los puntos muestreados, para lo cual el área de estudio se dividió en sitio protegido y sitio expuesto, donde el primero es el que presentó una mayor cantidad de cobertura vegetal y el segundo es el de mayor cercanía a la carretera, con una mayor cantidad de claros.

Para comparar la función degradadora de los hongos anamorfos presentes en los tanques de *Tillandsia*, se utilizó la misma división del área de estudio.

Medición de parámetros físico-químicos y nutrimentales

Inmediatamente después de la colecta, se midió la cantidad de amonio (NH₄) y ortofosfatos (PO₄) (equipo Hanna Instruments, modelo HI83203), el pH (tiras colorimétricas), la temperatura y la humedad (higrómetro) del tanque de cada tillandsia, estos dos últimos parámetros también se midieron en el sitio donde se encontró cada planta.

Análisis estadístico

La riqueza (S) de micromicetes se tomó como el número total de especies aisladas y se

evaluó mediante el índice de Margalef $D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln(n)}$ para la estación seca y para la estación lluviosa. Con los datos de la riqueza y la abundancia de hongos de cada tanque de tillandsia se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener de acuerdo a la ecuación $H' = -\sum(p_i) (\ln p_i)$. El valor de equitabilidad de la abundancia de los micromicetos en la

comunidad se calculó usando el índice de Pielou $J' = \frac{H'}{\ln S}$ Se aplicó el coeficiente de

Jaccard $I_j = \frac{c}{a+b-c}$ para medir la similitud de las comunidades de hongos entre las diferentes estaciones. Se utilizó la prueba t-Student para determinar si existían diferencias significativas en las medias de los índices calculados, según cada estación (Magurran, 1988). Los resultados obtenidos de las pruebas bioquímicas fueron datos semicuantitativos.

Métodos

En el siguiente cuadro se resume el diseño metodológico implementado:

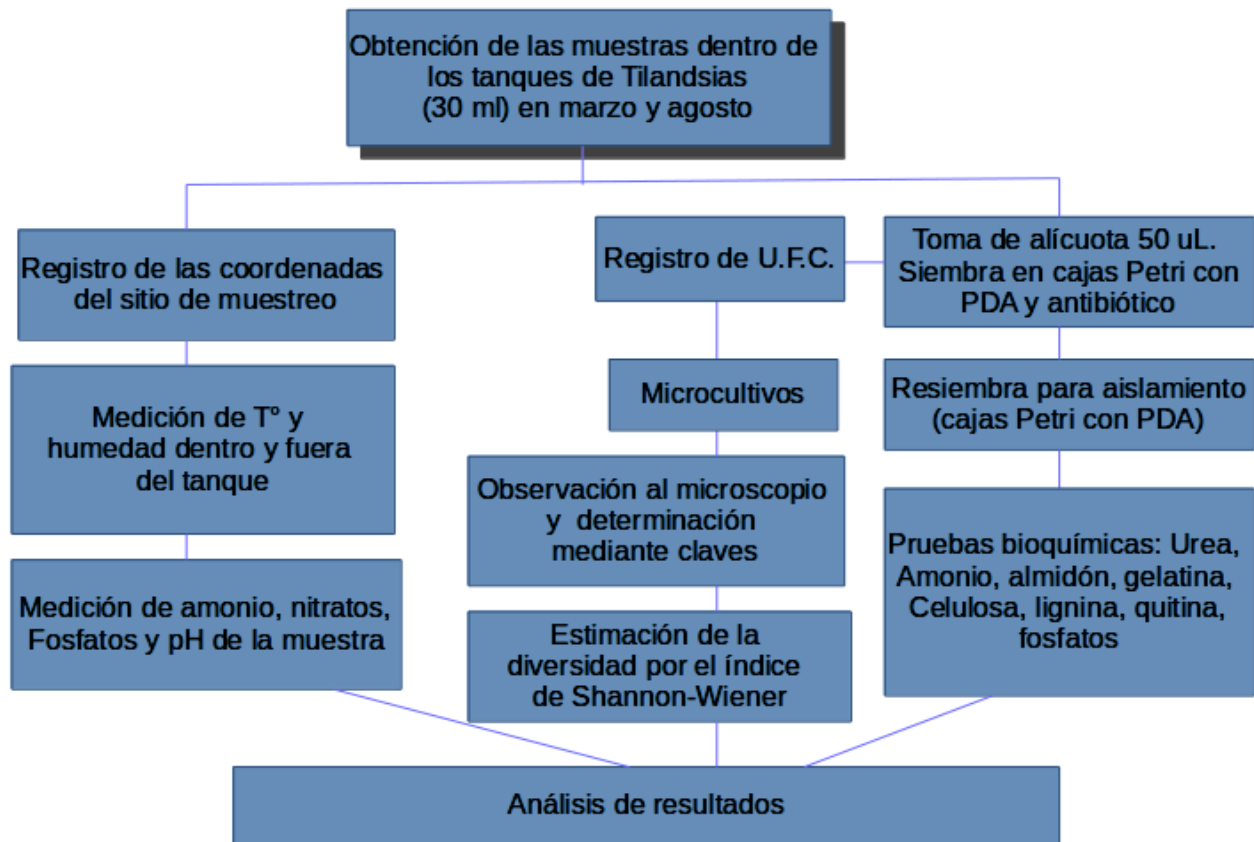


Figura 4. Diagrama concerniente a los métodos de acuerdo al momento de realización

RESULTADOS



MEDIO INTERNO DE LOS TANQUES DE *Tillandsia deppeana*, *T. heterophylla* y *T. viridiflora*

De acuerdo a las condiciones ambientales del tanque, la temperatura se mantuvo cálida independientemente del sitio y la temporada. Este patrón fue diferente en lo concerniente a la humedad del tanque de la epifita, donde los mayores valores se registraron en los sitios protegidos, para ambas estaciones. En relación al pH, este parámetro no mostró cambio alguno en su condición de acidez, ni espacial ni temporalmente (tabla 2).

En cuanto a los factores nutrimentales, hay una mayor cantidad de nitratos, amonio y fosfatos en la temporada de lluvias, independientemente de la distribución espacial (tabla 2).

Tabla 2. Factores físico-químicos y nutrimentales del medio acuático de los tanques (SP: sitio protegido y SE:sitio expuesto). Con excepciones, los números son el promedio de los datos de cada especie

Estación	Temperatura (°C)		Humedad (%)		pH		NO ₃ (mg/L)		NH ₄ (mg/L)		PO ₄ (mg/L)	
	SP	SE	SP	SE	SP	SE	SP	SE	SP	SE	SP	SE
Seca	27.60±2.4	29.80±1.6	53±1.4	36±1.3	5	5	0.02	0.02	0.55	0.21	30.50±6.3	>50
Lluviosa	23.30±1.6	28.40±2.4	87	62	5	5	8.30	8.53	0.93	0.98	98.8	71.3

RIQUEZA

En total, de los dos muestreos se obtuvieron 33 morfotipos. Taxonómicamente comprendidos en dos subdivisiones, cuatro clases y cinco familias (tabla 3). Cabe señalar que los micromicetos fueron determinados únicamente hasta el nivel de género, donde la mayoría de las especies pertenecen en su mayoría a la clase Hyphomycetes. En la estación seca, se encontraron 9 especies en el sitio protegido (SP) y 9 en el sitio expuesto (SE). Durante la estación lluviosa se obtuvieron 11 especies de hongos en el SP y 4 en el SE (fig. 5).

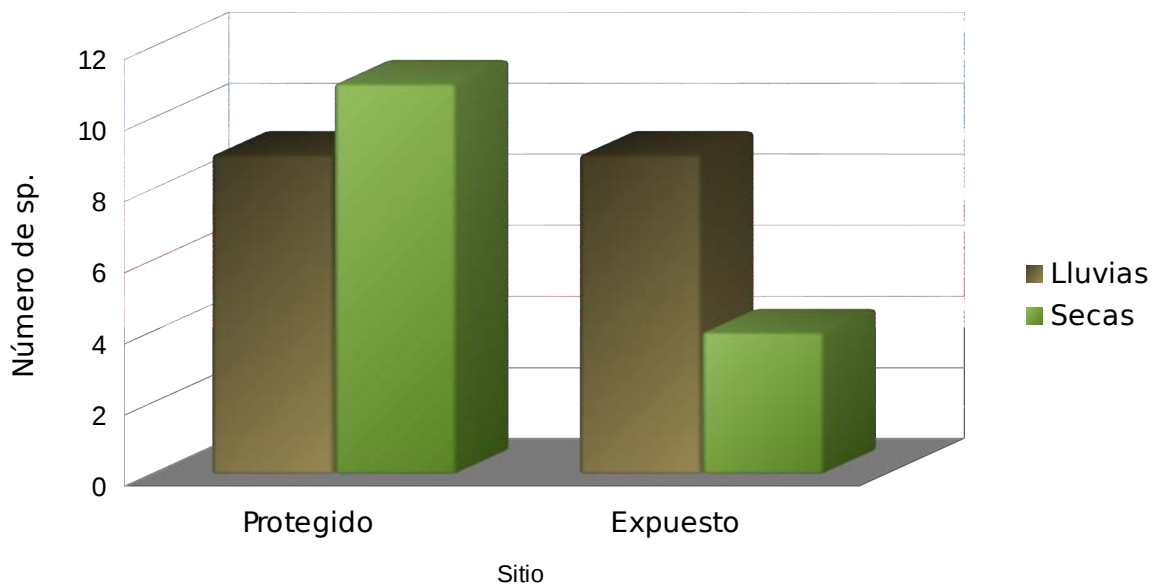


Figura 5. Riqueza de hongos según la distribución espacial y temporal

La diversidad de hongos microscópicos en tanques de *Tillandsia* y su caracterización funcional

Tabla 3. Riqueza taxonómica de acuerdo a la clasificación en Herrera y Ulloa (1998), basado en el sistema saccardiano y sus modificaciones en el caso de los deuteromicetos

No.	División	Subdivisión	Clase	Familia	Nombre científico
1	Eumycota	Deuteromycotina	Blastomycetes	Cryptococcaceae	<i>Trichosporon</i> sp.
2			Hyphomycetes	Agonomycetacea	<i>Papulaspora</i> sp. 1
3				Agonomycetacea	<i>Papulaspora</i> sp. 2
4				Moniliaceae	<i>Acremonium</i> sp.
5				Moniliaceae	<i>Ambliosporium</i> sp.
6				Moniliaceae	<i>Botrytis</i> sp. 1
7				Moniliaceae	<i>Botrytis</i> sp. 2
8				Moniliaceae	<i>Botrytis</i> sp. 3
9				Moniliaceae	<i>Chrysosporium</i> sp.
10				Moniliaceae	<i>Cylindrocarpon</i> sp. 1
11				Moniliaceae	<i>Cylindrocarpon</i> sp. 2
12				Moniliaceae	<i>Cylindrocarpon</i> sp. 3
13				Moniliaceae	<i>Geotrichum</i> sp. 1
14				Moniliaceae	<i>Geotrichum</i> sp. 2
15				Moniliaceae	<i>Geotrichum</i> sp. 3
16				Moniliaceae	<i>Gliomastix</i> sp.
17				Moniliaceae	<i>Idriella</i> sp.
18				Moniliaceae	<i>Torulomyces</i> sp.
19				Moniliaceae	<i>Trichoderma</i> sp.

La diversidad de hongos microscópicos en tanques de *Tillandsia* y su caracterización funcional

20			Moniliaceae	<i>Trychophyton</i> sp. 1
21			Moniliaceae	<i>Trychophyton</i> sp. 2
22			Moniliaceae	<i>Verticillium</i> sp.
23			Moniliaceae	<i>Wallemia</i> sp.
24			Dematiaceae	<i>Aureobasidium</i> sp.
25			Dematiaceae	<i>Cladosporium</i> sp.
26			Tuberculariaceae	<i>Epicoccum</i> sp. 1
27			Tuberculariaceae	<i>Epicoccum</i> sp. 2
28			Tuberculariaceae	<i>Fusarium</i> sp.
29		Coelomycetes	Melanconiaceae	<i>Chaetomidium</i> sp.
30			Melanconiaceae	<i>Pestalotiopsis</i> sp.
31	Phycomycotina	Zygomycetes	Mucoraceae	<i>Absidia</i> sp.
32			Mucoraceae	<i>Mortierella</i> sp.
33			Mucoraceae	<i>Rhizomucor</i> sp.

ABUNDANCIA

Los resultados de la abundancia absoluta de cada especie, para cada época y cada sitio se muestran en la figuras 7 y 8. En cuanto a la abundancia relativa para la estación seca y el SP el hongo más representativo fue *Epicoccum* sp.2 con el 38.5% de las UFC/50µL y en el SE fue *Epicoccum* sp.1 con el 37.8% de las UFC/50µL. Mientras que para la estación lluviosa y en el sitio protegido el hongo más abundante fue *Trichosporon* sp. con 69.23% y en el sitio expuesto fue *Cladosporium* sp. con 55.56% de UFC/50µL.

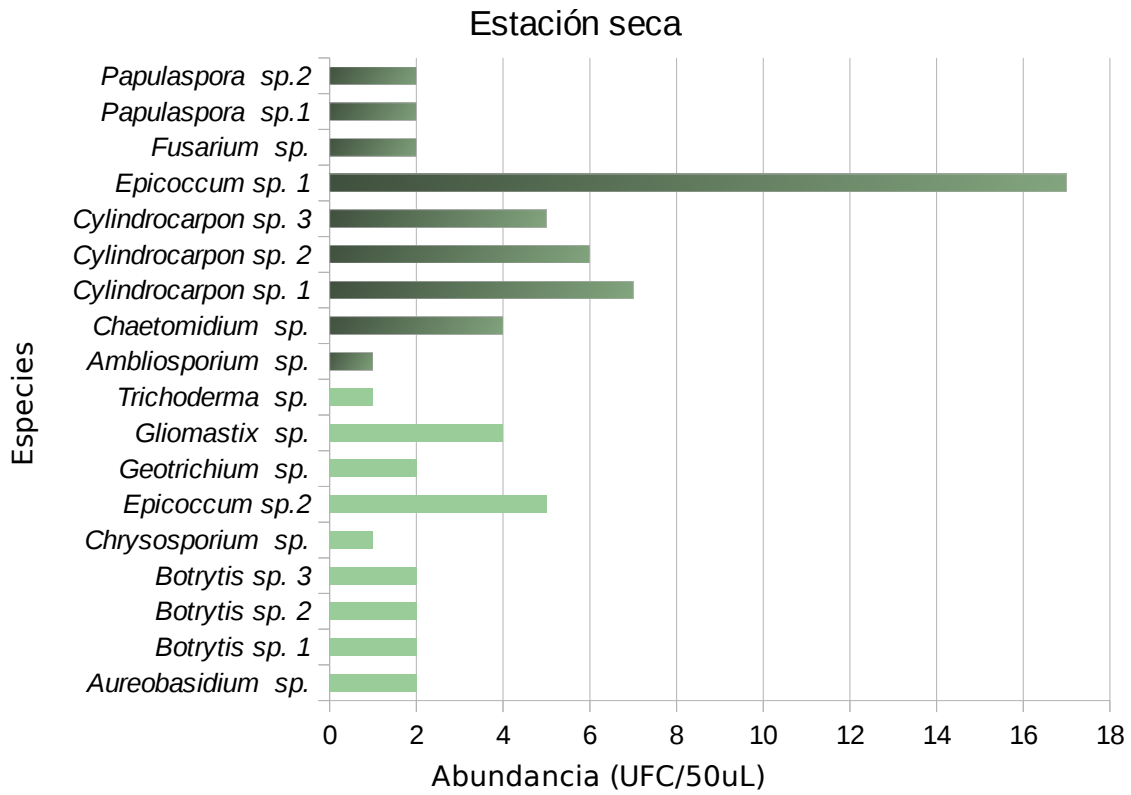


Figura 6. Abundancia absoluta de los hongos anamorfos. SP: SE:

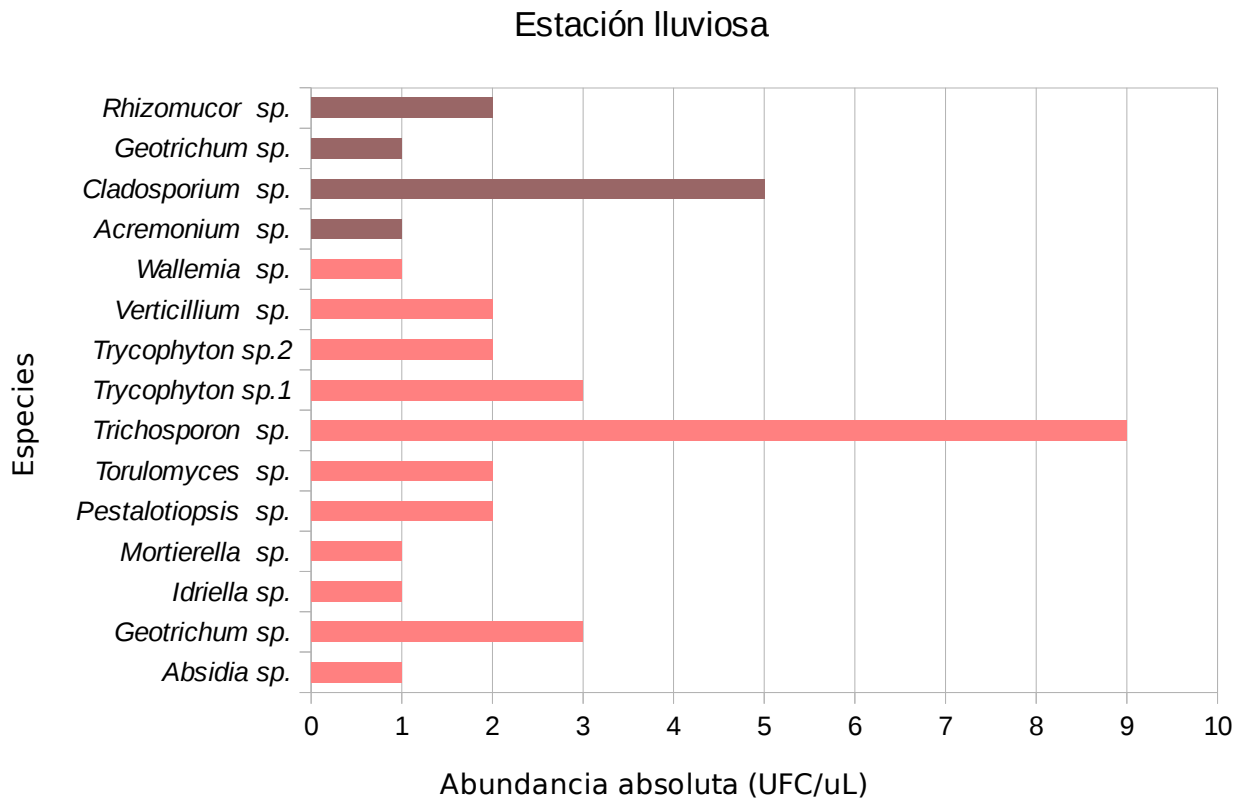


Figura 7. Abundancia absoluta de los hongos anamorfos. SP: ■ SE: ■

DIVERSIDAD

La diversidad de micromicetos en los tanques de bromelias, especialmente (SP y SE), de acuerdo con el índice de Shannon-Wiener para la estación seca, es semejante. Teniendo para el sitio protegido un valor de 2.07 bits/ind y para el sitio expuesto un valor de 1.86 bits/ind. Mientras que en la estación lluviosa, especialmente sí es diferente, siendo la diversidad de hongos en el sitio protegido casi el doble de lo registrado en el sitio expuesto ($H' = 2.11$ bits/ind y $H' = 1.15$ bits/ind, respectivamente).

De acuerdo a la prueba t-Student, no existen diferencias significativas entre las estaciones seca y lluviosa, en relación a los valores obtenidos para los índices de Shannon-Wiener,

Margaleff y equitatividad de Pielou ($P \leq 0.05$), ni entre los índices (tabla 4). Los valores estimados para el Coeficiente de Similitud de Jaccard fueron nulos (fig. 6 y 7).

Tabla 4. a. Riqueza específica b. Índice de diversidad de Shannon-Wiener c. Índice de diversidad Margaleff d. Índice de equitatividad de Pielou. Según estación seca y lluviosa. Los datos son el promedio del SP y SE y la desviación estándar (DS).

Estación	S^a	H^b	D_{Mg}^c	J^{d}
Seca	18	1.96±0.14	2.36±0.38	0.89±0.07
Lluviosa	15	1.63±0.67	2.20±1.18	0.85±0.04

FUNCIÓN DEGRADADORA

Las poblaciones relacionadas metabólicamente constituyen agrupaciones denominadas grupos funcionales, en este trabajo son más dominantes los hongos ureolíticos, amilolíticos, proteolíticos y con actividad de fosfatasas, seguidos de las poblaciones amonificantes, celulolíticos y con presencia de quitinasas (figs. 8-11). En la estación seca, las actividades enzimáticas dominantes son amilasas, ureasa, proteasas y fosfatasas, mientras que los carbohidratos complejos son escasamente degradados (figs. 8 y 9). El patrón anterior es diferente tanto espacial como temporalmente en la época de lluvias. Cabe señalar que existen ciertas similitudes en la actividad enzimática independiente del sitio, donde la degradación de la celulosa es dominante y el proceso de amonificación es el menos registrado (figs. 10 y 11).

Taxonómicamente, los micromicetos *Papulaspora* sp. 1, *Papulaspora* sp.2, *Trichoderma* sp. (época de secas) y *Torulomyces* sp. (época de lluvias) fueron los hongos que presentaron una mayor actividad enzimática al degradar todos los sustratos. De los ocho sustratos evaluados, las especies de hongos degradaron en promedio 6.22 sustratos en la época de secas y 4.86 en la época de lluvias (figs. 12 y 13).

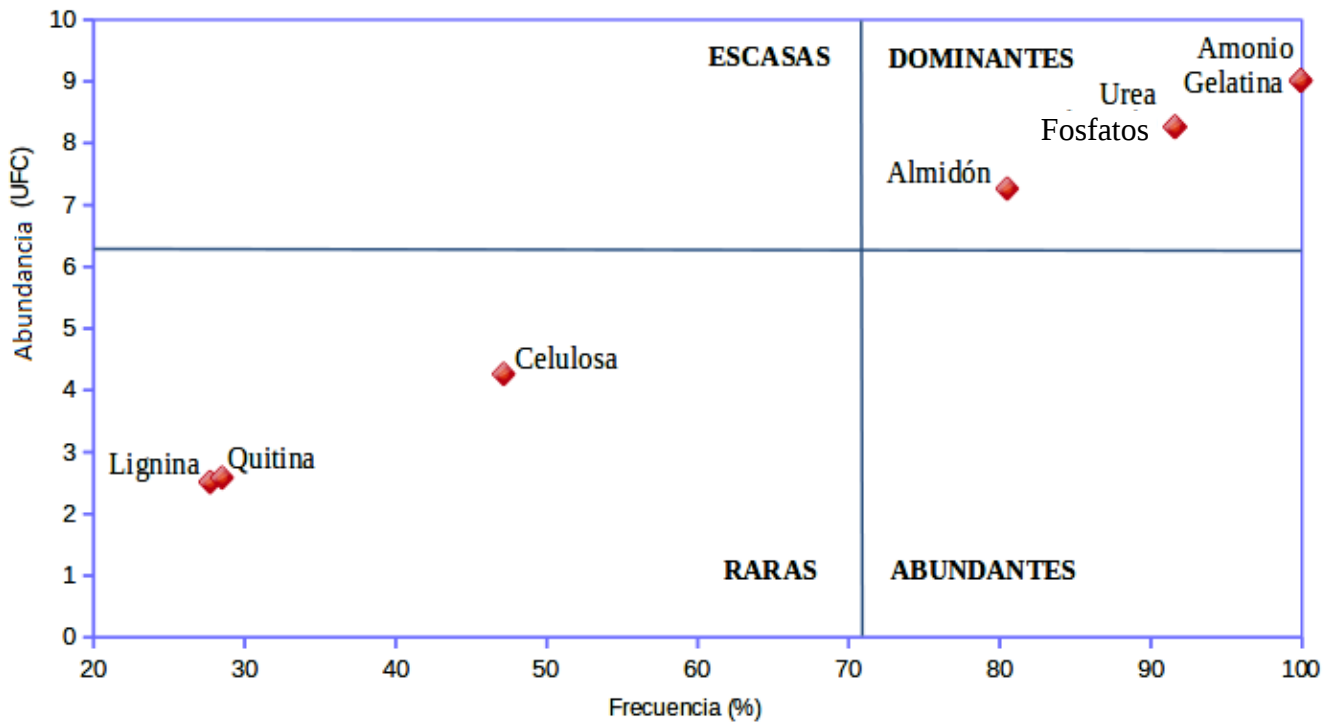


Figura 8. Análisis binario de la comunidad de hongos dentro de los tanques, en la estación seca y sitio protegido.

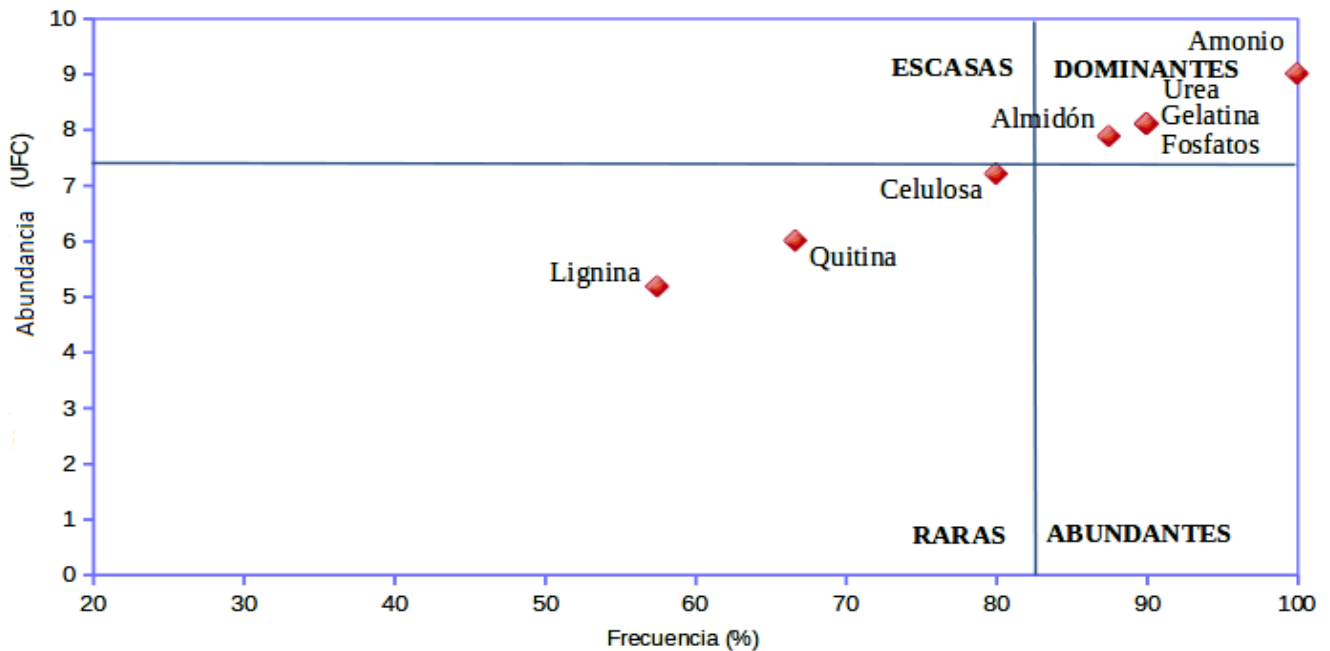


Figura 9. Análisis binario de la comunidad de hongos dentro de los tanques, en la estación seca y sitio expuesto.

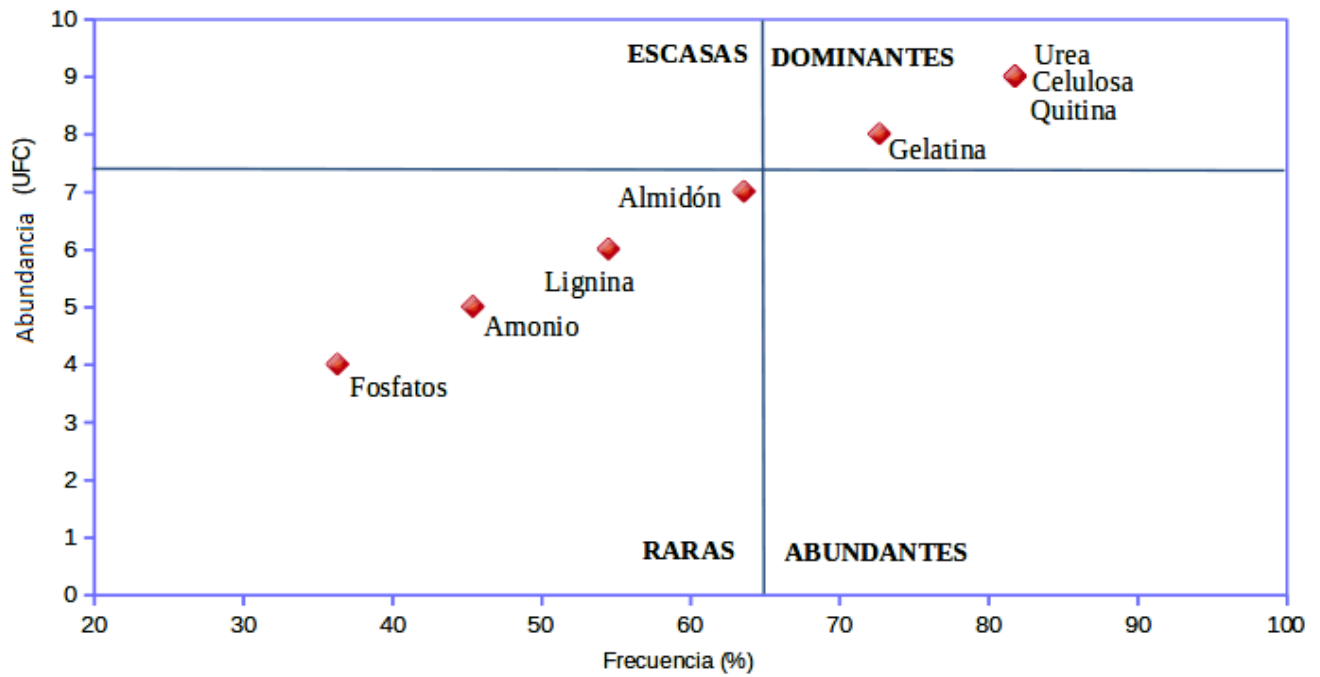


Figura 10. Análisis binario de la comunidad de hongos dentro de los tanques, en la estación lluviosa y sitio protegido.

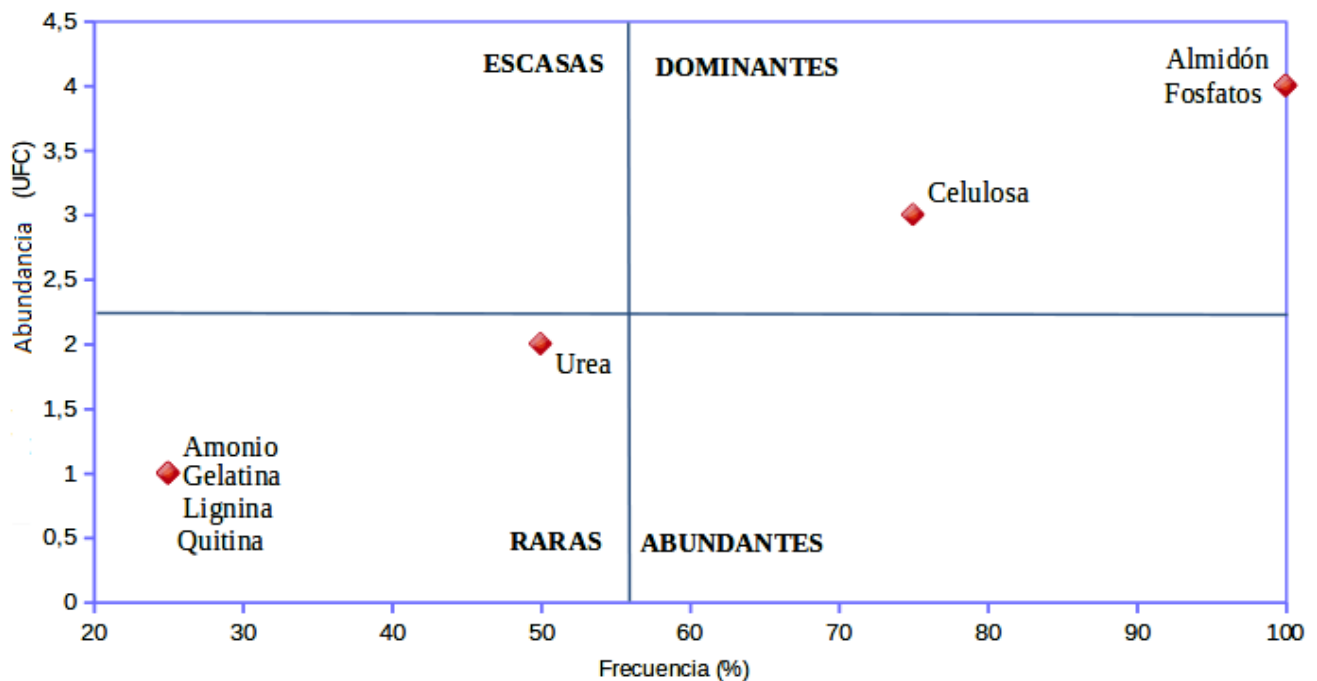


Figura 11. Análisis binario de la comunidad de hongos dentro de los tanques, en la estación lluviosa y sitio expuesto.

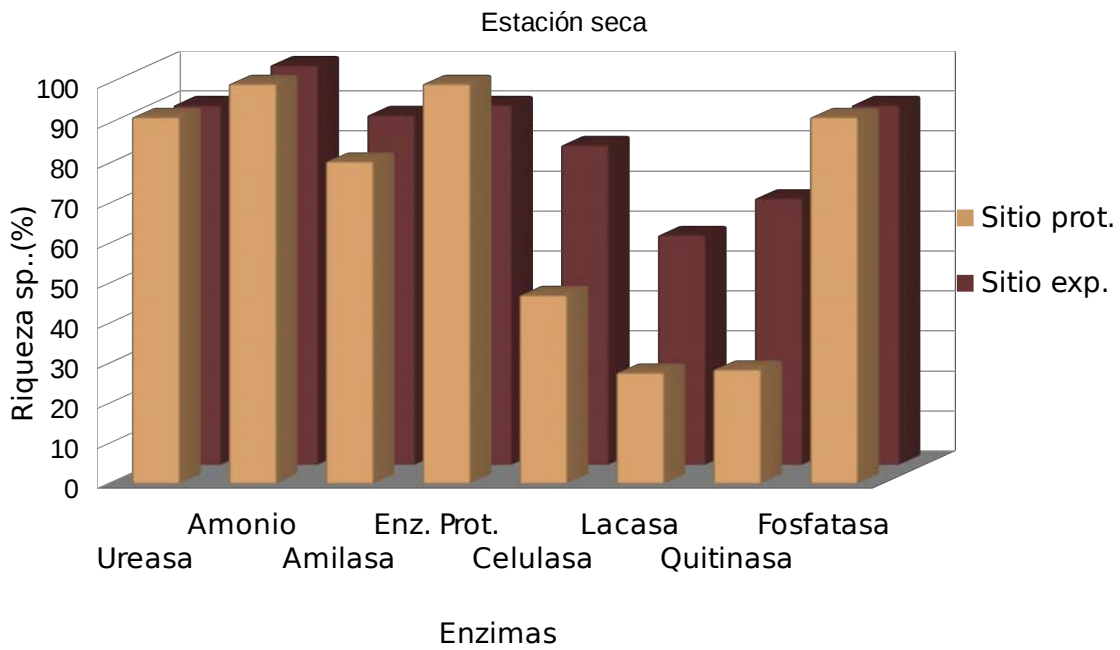


Figura 12. Porcentaje de actividad enzimática de acuerdo al tipo de sustrato.

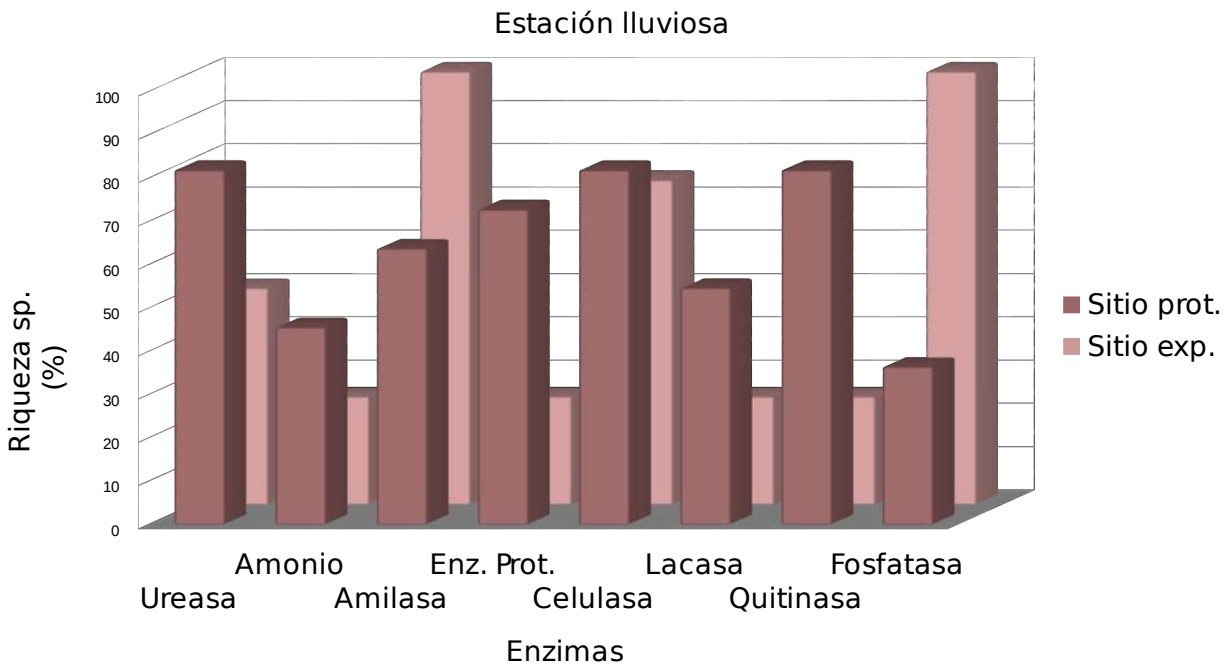


Figura 13. Porcentaje de actividad enzimática de acuerdo al tipo de sustrato.

DISCUSIÓN



Los estudios sobre comunidades fúngicas en tanques de bromelias son escasos, por lo que también se tomaron como referentes aquellos trabajos relacionados con la diversidad de hongos en suelos forestales, incluidos los suelos que se forman en los estratos superiores, o con la diversidad funcional en los tanques, así como otros sobre fauna fitotelmata en donde también se incluyen a los hongos.

MEDIO INTERNO DEL TANQUE

Las condiciones ambientales dentro del tanque de las tilandsias es adecuado para el crecimiento de hongos microscópicos, pues estos organismos, por lo general, se desarrollan en temperaturas que van de los 20-30 °C; la mayoría proliferan en ambientes con humedad relativa a partir de 60%, pero también hay otros que pueden hacerlo en condiciones más secas. El pH ácido del medio también es idóneo para el crecimiento fúngico, (Heredia *et al.*, 2008) y se ha reportado esta misma condición en trabajos anteriores sobre bromelias epifitas de tanque (Pittl *et al.* 2010).

La cantidad de nitrógeno en forma de nitratos y amonio es similar a lo reportado por Gutiérrez-Esquivel (2011) y por Pittl *et al.* (2010), a excepción de la estación lluviosa donde los nitratos son más altos. Los niveles de fosfatos son considerablemente más altos que lo reportado por Gutiérrez-Esquivel, lo que podría deberse a que es un componente de las partículas de detritus.

RIQUEZA

La riqueza específica fue mayor en los sitios protegidos que en los expuestos, esto podría atribuirse a que en los primeros sitios las tilandsias estudiadas están cubiertas por las capas del dosel, cuyos restos vegetales podrían incluir micelio y esporas de hongos

microscópicos. En relación al número total de especies, éste es similar al que se reporta en el trabajo de Gomes *et al* (2015), en el que también se colectó en la estación seca y en la estación más lluviosa del año. Algunos géneros como *Acremonium*, *Cladosporium*, *Idriella* y *Epicoccum* han sido registrados en troncos herbáceos, inflorescencias y hojas muertas de materiales colectados en bosques mesófilos de montaña del estado de Veracruz (Arias, Heredia y Mena-Portales, 2010).

Géneros como *Absidia*, *Acremonium*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Geotrichum*, *Mortierella* y *Trichoderma* también han sido descritos como parte de la microbiota edáfica de bosques de coníferas (Sharma, 1981). En el caso de *Cylindrocarpon*, fue encontrado en selvas de Tabasco (Becerra-Hernández *et al.*, 2008). Por otro lado, Fierro-Toscazo y colaboradores (2007) encontraron hongos de suelo asociados a hojas de *Tillandsia*, destacando *Epicoccum* y *Trichoderma*, géneros que también se encontraron dentro de los tanques de *T. deppeana*, *T. heterophylla* y *T. viridiflora*.

Dadas las condiciones dentro del tanque, donde la acumulación de agua parecería un sustrato más importante que el detrito, se esperaría la presencia de hongos microscópicos típicamente acuáticos. Sin embargo, la mayoría de los micromicetos registrados son saprófitos de restos vegetales, aunque algunos géneros como *Aureobasidium*, *Geotrichum*, *Trichosporon* y *Trycophyton* también tienen la capacidad de habitar en ambientes dulceacuícolas. Aunque la riqueza encontrada es semejante a la reportada en otros trabajos, cabe la posibilidad de que esta sea mayor, por lo que se recomienda para futuras investigaciones que también se utilice el cultivo en medio Agua-agar, propicio para hongos acuáticos (Romaní *et al.*, 2009).

Un aspecto que explica la presencia de micromicetos asociados a restos vegetales y del suelo, es la manera de ingreso de esporas al tanque, a través del arrastre de la materia orgánica presente en los tallos y ramas del forofito, del aporte de hojas en diferentes estados de descomposición, de las partículas de suelo transportadas por el aire, así como de material fecal de la fauna asociada a las bromelias (Brighigna *et al.*, 2000).

Otro hecho que confirma el origen de los hongos saprobios de restos vegetales, es que en los ecosistemas acuáticos en general, las entradas de detrito forman una fuerte cadena trófica entre la producción vegetal, los microorganismos detritívoros, los organismos descomponedores y sus depredadores, por lo que incluso se le ha considerado (detrito) como la base de las cadenas tróficas en estos sistemas (Loreto *et al.*, 2015). Por otro lado, Brouard *et al* (2012) encontraron que organismos descomponedores como hongos y bacterias aumentaron en densidad a medida que disminuyó el tamaño de las partículas de materia orgánica y aumentó la superficie del área de colonización.

ABUNDANCIA

Las morfoespecies *Epicoccum* sp.1 y *Epicoccum* sp. 2 tuvieron el mayor número de UFC/50mL, durante la estación seca, este género es conocido por su uso en actividades de biocontrol de fitopatógenos, ya que presenta un metabolismo secundario altamente desarrollado capaz de inhibir hongos de la podredumbre parda (De Cal *et al.*, 2009).

En la estación lluviosa, los micromicetos mejor representados fueron *Trichosporon* sp. y *Cladosporium* sp., las especies que pertenecen al primer género tienen un amplio espectro de sustratos, como el suelo, agua, vegetales, animales y también se han encontrado como parte de la microbiota del contenido intestinal de murciélagos y en los excrementos de aves (Ulloa *et al.*, 2006; Tapia, 2009). Por otro lado, las especies del género *Cladosporium* se han registrado dentro de los hongos más abundantes en las hojas recién caídas de bosques mesófilos de montaña de Veracruz, estos micromicetos son considerados como parásitos débiles que colonizan las hojas senescentes hasta los primeros estados de descomposición foliar (Arias, Heredia y Mena-Portales, 2010).

De acuerdo con Valenzuela *et al* (2001) los hongos saprófitos primarios incluyen a aquellos hongos que se encuentran en las hojas senescentes antes de su caída y que son los colonizadores iniciales sobre los sustratos más abundantes como celulosa, hemicelulosa, lignina y almidón. Ejemplos de estos son los géneros *Epicoccum*,

Mortierella y *Cladosporium* que son especies encontradas en este trabajo, lo cual también explica su abundancia registrada.

DIVERSIDAD

De acuerdo con los diversos índices utilizados, la diversidad es una medida de los tamaños poblacionales de las especies de la comunidad y esta medida en sentido estricto es la equitatividad entre las diversas especies. De acuerdo con eso, se encontró que no hay diferencias en la diversidad de acuerdo a los diversos índices aplicados. La diversidad encontrada se considera media-baja en general, de acuerdo con Moreno (2001). El valor más bajo se registró en el sitio expuesto, de la estación lluviosa ($H'=1.15$). Si bien, la diversidad encontrada es considerada de media-baja, es superior a lo reportado por Gomes *et al* (2015) (estación seca $H'=0.98$, estación lluviosa $H'=0.91$).

En general, el valor bajo de la diversidad, puede ser atribuido al crecimiento de especies predominantes y competitivas en este trabajo, como *Epicoccum* sp.1 y *Epicoccum* sp. 2, durante la estación seca, y *Trichosporon* sp. y *Cladosporium* sp. durante la estación lluviosa. Las especies abundantes suelen influir en la estructura y la diversidad de las comunidades. Esto está relacionado con el valor encontrado, según el índice de equitatividad de Pielou (Magurran, 1988). En este trabajo, un factor que pudo haber influido se encuentra dentro de las condiciones físico-químicas y nutrimentales del tanque y es la perturbación nutrimental de acuerdo con la relación Redfield (Reynolds *et al.*, 2002), cuyo valor ($N:P \leq 1$) indica limitación de nitrógeno.

Finalmente, se empleó el Coeficiente de Similitud de Jaccard para expresar el grado en el que las dos estaciones del año, son semejantes por las especies presentes en ellas. El intervalo de valores para el índice de Jaccard va de 0, cuando no hay especies compartidas entre ambas estaciones, hasta 1, cuando dos estaciones tienen la misma composición de especies (Magurran 1988; Moreno, 2001).

Las especies de micromicetos encontrados en los tanques de tilandsias, son totalmente diferentes entre estaciones, este hecho coincide con lo reportado por Gomes *et al* (2015), donde al analizar las comunidades contenidas en las bromelias, estas mostraron una baja similitud, mostrando una clara separación entre las estaciones seca y lluviosa. Nuestros resultados confirman que hay una heterogeneidad de la composición de las comunidades de micromicetos encontrados dentro de los tanques, independientemente de la estación. En relación a la heterogeneidad de los tanques de bromelias, Guimarães-Souza *et al* . (2006) sugieren que, cada bromelia se ve influenciada por su posición, en relación a la vegetación circundante, lo cual afecta parámetros limnológicos como la temperatura, el pH, los sólidos en suspensión, nitratos, amonio, entre otros, en toda la columna de agua. Esto también se confirma con los resultados de los factores físico-químicos y nutrimentales encontrados en este trabajo (tabla 2). Lo anterior, implica que las comunidades encontradas están en reemplazo continuo por las que aparecerán según cambien las condiciones del ambiente.

FUNCIÓN DEGRADADORA

En general, la actividad enzimática de los micromicetos juega un rol importante en la descomposición, el ciclo de nutrientes y la acumulación de estos, siendo esta función similar, tanto en los ecosistemas terrestres como en los acuáticos (Dighton, 2003).

Adicionalmente, se ha demostrado que los hongos saprófitos son responsables de alrededor del 86% de la inmovilización del nitrógeno en la superficie de los restos vegetales (Beare *et al* ., 1992), esto explica la dominancia de la actividad enzimática de los hongos ureolíticos y amonificantes, registrados en este trabajo (figs. 10 y 11). Así mismo, en las fitotelmata de las bromelias es frecuente la presencia de detritus a base de almidón, que debe ser degradado por las poblaciones fúngicas amilolíticas, también predominantes en los tanques estudiados (Gomes *et al.*, 2015). Las enzimas extracelulares proteolíticas, podrían facilitar la penetración de las capas protectoras celulares, incrementando los sitios disponibles para la colonización de otros organismos

degradadores como las bacterias (Obispo, 1992).

La actividad enzimática se determinó de manera cualitativa y puntual, por lo que no es posible ser concluyente al respecto. Un trabajo a futuro donde se registrara la actividad enzimática y proporción a la cantidad, calidad del sustrato y su variación temporal, daría información más precisa de la dinámica funcional de las comunidades.

Por otra parte, es sabido que las bromelias de tanque suelen tener bajas cantidades de nutrientes, y el crecimiento de estas plantas es muy lento, incluso en condiciones óptimas, por lo que la acción enzimática de la comunidad microfúngica en los tanques de las tillandsias, podría promover su crecimiento, incrementando la disponibilidad de nutrientes, los cuales son absorbidos a través de tricomas peltados (Winkler y Zotz, 2009).

CONCLUSIONES



Dentro de los tanques de *Tillandsia* diferentes grupos de organismos interactúan de forma compleja, por lo que analizar la diversidad microfúngica en conjunto con sus actividades extracelulares es una forma de contribuir también sobre la función de las poblaciones microbianas presentes en estos sistemas. Finalmente, los resultados de este estudio muestran que:

- Las condiciones físico-químicas del medio interno de los tanques de tilandsias, son adecuadas para el establecimiento y proliferación de micromicetos.
- La acumulación de detritus en el tanque influye en la composición de la comunidad de hongos microscópicos encontrada.
- Las especies más abundantes son hongos de amplia distribución.
- Se observa una marcada dinámica de reemplazo en la composición de la comunidad microfúngica.
- Hay una variación de las actividades enzimáticas en función de las condiciones ambientales.
- La actividad enzimática extracelular de los micromicetos contribuye en el reciclaje de la materia orgánica en los fitotelmata estudiados, e influye en el desarrollo de las especies de *Tillandsia* al facilitar la disponibilidad de nutrientes.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-León, E. (1992). Vascular epiphytes of Mexico: a preliminary inventory. *Selbyana* 13: 72-76.
- Alexopoulos, C.J. y Mims, C.W. (1980). *Introductory Micology*. (3^aed.) Nueva York: John Wiley.
- Alexopoulos, C.J., Mims, C.W. y Blackwell, M. (1996). *Introductory Micology*. (4^aed.) Nueva York: John Wiley.
- Arias, R. M., Heredia, G. y Mena-Portales, J. (2010). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos anamorfos del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz III. *Acta bot. Mex.* (90), 19-42.
- Armbruster, P., Hutchinson, R. A. y Cotgreave, P. (2002). Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos*. 96:225-234.
- Barnett, H. L. y Hunter, B. B. (1972). *Illustrated genera of imperfect fungi*. (3th ed.) Minneapolis, USA: Burgess Publishing Company.
- Beare, M. H., Parmelee, R. W., Hendrix, P. F., Cheng, W., Coleman, D. C. y Crossley, D. A. Jr. (1992). Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecol. Monogr.* 62:569-591.
- Becerra-Hernández, C. I., Heredia, G., Arias, R. M., Mena-Portales, J. y Castañeda-Ruiz, R. F. (2008). Los hongos anamorfos del estado de Tabasco. III. *Rev. Mexicana de Micología*. 28: 25-39.
- Benzing, D. H. (1980). *The biology of the bromeliads*. Eureka, California: Mad River Press.

- Benzing, D. H. (1990). Vascular epiphytes. General biology and related biota. USA: Cambridge University Press.
- Benzing, D. H. (2000). Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation. Reino Unido: Cambridge University Press.
- Beutelspacher, C. R. (1999). Bromeliáceas como ecosistemas. México: Plaza y Valdés. pp.123.
- Blaustein, L. y Chase, J.M. (2007). Interactions between mosquito larvae and species that share the same trophic level. *Annual Review of Entomology* 52:489-507.
- Brasil, P., Freer, J., Siika-Aho, M. y Ferraz, A. (2004). Extraction and determination of enzymes produced by *Ceriporiopsis subvermispora* during biopulping of *Pinus taeda* wood chips. *Enzyme and microbial technology*. 34:228-234.
- Brighigna, L., Gori, A. Gronnelli, S. y Favilli, F. (2000). The influence of air pollution on the phyllosphere microflora composition of *Tillandsia* leaves (Bromeliaceae). *Rev. Biol. Trop.* 48 511-517.
- Brouard, O., Céréghino, R., Corbara, B., Leroy, C., Pelozuelo, L., Dejean, A. y Carrias, J.F. (2012). Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology*. 57: 815-823.
- Cabral, E. (2002). Las plantas epífitas del macrosistema Iberá. En: Arbo, M. M. y Tressens, S. G. Flora del Iberá. Corrientes: EUDENE.
- Cach-Pérez, M. J. (2008) Influencia ambiental sobre la fisiología y anatomía foliar de *Tillandsia heterophylla*, bromelia endémica de México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología. A.C.
-

- Challenger, A. (2011). La neblina se levanta: Los árboles del bosque mesófilo de montaña de México, claramente amenazados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. (89)135-137. Recuperado el 19 de agosto de 2015, de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S036621282011000200012&lng=es&tlng=es
- Crawford, D. L. (1978). Lignocellulose decomposition by selected *Streptomyces* strains. *Applied and Environmental Microbiology*. 35(6):1041-1045.
- De Cal, A., Larena, I., Liñán, M., Torres, R., Lamarca, N., Usall, J., Domenichini, P., Bellini, A., de Eribe, X.O. y Melgarejo, P. (2009). Population dynamics of *Epicoccum nigrum*, a biocontrol agent against brown rot in stone fruit. *Journal of Applied Mycobiology*. 106: 592- 605.
- Deacon, J.W. (1988) *Micología moderna*. México: LIMUSA.
- Derwidueé, F. S. y González, A. M. (2010). Anatomía foliar en bromeliaceae del nordeste argentino y paraguay. *Bonplandia* 19(2): 153-173.
- Dighton, J. (2003) *Fungi in Ecosystem Processes*. New York: Marcel Dekker, Inc.
- Domsch, K. H., Gams, W. y Anderson, T. H. (1980). *Compendium of soil fungi*. London: Academic Press.
- Escobar-Sierra, D. M., Ossa-Orozco, C.P., Quintana, M.A. y Ospina, W.A. (2013). Optimization protocol for chitin and chitosan extraction from crustacean shells. *Scientia et Technica*. 18: 260-266.
- Escobedo-Sartí, J. (2013). Bromeliaceae. Desde el Herbario CICY 7:52-54. Recuperado el 17 de agosto de 2015, de http://www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/2013/art-2013/julio2013/bromeliaceae
-

- Fierro-Toscazo, Y., Rudas-Burgos, E., Lara, C., Pinzón, M.A y Sánchez, J. (2007). Caracterización de microorganismos asociados a la descomposición de hojas consumidas por *Tremarctos orantus* (Urcidae) y posible relación en su datación. *Acta biol. Colom.* 12: 109-114.
- Frank, J. H. (1983). Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. En Frank, J. H. y Lounibos, L. P. (Eds.). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities.* (pp. 293) Medford, New Jersey: Plexus Publ.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73-106.
- Givinish, T. J., Millam, K. C. Berry, P. E., y Sytsma, K. J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23:3-26.
- Gomes, F. C. O., Safar, S. V. B., Marques, A. R., Medeiros, A. O., Santos, A. R.O., Carvalho, C., Lachance, M. A., Sampaio, J. P. y Rosa, C. A. (2015) The diversity and extracellular enzymatic activities of yeasts isolated from water tanks of *Vriesea minarum*, an endangered bromeliad species in Brazil, and the description of *Occultifur brasiliensis* f.a., sp. nov. *Antonie van Leeuwenhoek.* 107:597-611.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G. F., Hernández-García, M. A. y Sánchez-González, A. (2003). Ecología de las plantas epífitas. *Rev Chap.* 9(2): 101-111.
- Guimarães-Souza, B. A., Mendes, G. B., Bento, L., Marotta, H., Santoro, A. L., Esteves, F. A., Pinho, L., Farjalla, V. F. y Enrich-Prast, A. (2006) Limnological parameters in the water accumulated in tropical bromeliads. *Acta Limnol Bras* 18:47-53
- Gutiérrez-Esquivel, D. (2011). La diversidad de micromicetos en tanques de epífitas (Bromeliaceae) y su caracterización taxonómica. Tesis de licenciatura. FESI-UNAM.

- Hechavarria-Schwesinger, L. Cabrera, J. L. Canizares-Morera, M. (2014) *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae), an endangered species in Cuba. *Journal of the Bromeliad Society*. 64: 223-227.
- Heredia-Abarca, G., Arias-Mota, R. M. y Becerra-Hernández, C. (2008). Análisis del conocimiento de los hongos anamorfos saprobios en México. En Heredia, G. (Ed.) Tópicos sobre diversidad, ecología y usos de los hongos microscópicos . Xalapa, Ver. Mex: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) e Instituto de Ecología, A.C. Pp. 81-102.
- Heredia, G., Castañeda-Ruiz, R. y Capello, S. (2008). Biología e importancia de los hongos microscópicos filamentos. En Heredia, G. (Ed.) Tópicos sobre diversidad, ecología y usos de los hongos microscópicos. Xalapa, Ver. Mex: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) e Instituto de Ecología, A.C. Pp. 5-26.
- Heredia-Abarca, G., Reyes-Estebanez, M. Arias-Mota, R. M., Mena-Portales, J., Mercado-Sierra, A. (2004). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos conidiales del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*. 66:1-22.
- Herrera, T. y Ulloa, M. (1998). El reino de los hongos: micología básica y aplicada. (2ªed.) México: FCE,IB,UNAM.
- Hornung-Leoni, C. T. (2011). Anatomía foliar de *Tillandsia complanata* Benth. *Pittieria* 35: 133-142
- INEGI. (2009). México en cifras. Información nacional por entidad federativa y municipios. Recuperado el 25 de agosto de 2015, de <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?e=21>

- Kitching, R. L. (2000). Food webs and container habitats. The Natural History and Ecology of Phytotelmata. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W. y Stalpers, J. C. (2008). Dictionary of fungi. (10 th. ed.) Ainsworth & Bisby's.
- Krömer, T., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ehlers, R. y Lautner, J. (2012). Taxonomic and nomenclatural status of the Mexican species in the *Tillandsia viridiflora* complex (Bromeliaceae). *Acta botánica mexicana* (99), 1-20. Recuperado el 22 de agosto de 2015, de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-71512012000200001
- Larone, D.H. (2002). Medically important fungi, a guide to identification. (4th Ed.) Washinton, D.C: Amer. Soc. for Microb. Press.
- Liria, J. (2007). Fauna fitotelmata en las bromelias *Aechmea fendleri* André y *Hohenbergia stellata* Schult del Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Revista Peruana de Biología*.14:33-38.
- Loreto, R., di Lascio, A., Carlino, P., Calizza, E. y Costantini, M.L. (2015). Predator and detritivore niche width helps to explain biocomplexity of experimental detritus-based food webs in four aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Complexity*. 23: 14-24.
- Lüttge, U. (1989). Vascular epiphytes: Setting the scene. En Lüttge, U. (Ed) Vascular plants as epiphytes. New York: Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. Pp. 1-14.
- Mc Cormack, P. J., Wildman, H.G. y Jeffries, P. (1994). Production of antibacterial compounds by phylloplane-inhabiting yeasts and yeastlike fungí. *Appl. Environ. Microbiol.* 60: 927-931.
- MacFaddin, J. F. (2004). Pruebas Bioquímicas para la identificación de bacterias de importancia clínica. (3^a ed.) Médica panamericana.

- Maguire, B. Jr. (1971). Phytotelmata: Biota and Community Structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 439-496.
- Magurran, A. (1988). Ecological diversity and its measurement. New Jersey: Princeton University Press.
- Margalef, R. (1995) Ecología. Barcelona, España: Omega.
- Medina, E. (1987). Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Rev. Biol. Trop.* 35 (1): 55-70.
- Mondragón-Chaparro, D. M., Ramírez-Morillo, I.M., Flores-Cruz, M. y García-Franco, J. G. (2011). La familia Bromeliaceae en México. México: SAGARPA, SNICS, SINAREFI, Univ. Autónoma de Chapingo.
- Montero, G. y Barberis, I. (2007) Los fitotelmata en los agroecosistemas pampeanos. *Rev. Agromensajes de la facultad*. Recuperado el 15 de julio de 2015, de <http://www.fcagr.unr.edu.ar/Extension/Agromensajes/23/15AM23.htm>
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: M & T- Manuales y Tesis SEA.
- Mosti, S., Raffaelli, M. y Brighigna, L. (2005). The *Tillandsia* L. trichome and its use in species identification. *Webbia* 60: 577-598.
- Mosti, S., Papini, A. y Brighigna, L. (2008). A new classification of ecological types in the bromeliad genus *Tillandsia* (Bromeliaceae) based on trichomes. *Rev. Biol. Trop.* 56(1): 191-203.
- Obispo, N. (1992). Los hongos anaeróbicos del rumen. *Zootecnia tropical*. 10 (1): 91-107.
-

- Pittendright, C. (1948). The bromeliad-anopheles-malari complex in Trinidad. I. The Bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89. En Gutiérrez-Esquivel, D. (2011). La diversidad de micromicetos en tanques de epífitas (Bromeliaceae) y su caracterización taxonómica. Tesis de licenciatura. FESI-UNAM.
- Pittl, E., Innerebner, G., Wanek, W. e Insam, H. (2010). Microbial communities of arboreal and ground soils in the Esquinas rainsforest, Costa Rica. *Plant Soil*. 329:65-74.
- Pochon, J. y Tardieux, P. (1965). Técnicas de análisis en microbiología del suelo. Burgos: Editorial T.E.I.
- Reynolds, C. S., Huszar, V. L. M., Kruk, C., Naselli-Flores, L. y Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.* 24:417-428.
- Richardson B. A. (1999). The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica*. 31: 321-336.
- Romaní, A. M., Artigas, J. Camacho, A., Graca, M.A.S. Pascoal, C. (2009). La biota de los ríos: los microorganismos heterotróficos. En A. Elosegi y S. Sergi (Eds.) Conceptos y técnicas en ecología fluvial. (pp.169-218). España: Editorial Rubes.
- Rzedowski, J., (2006). Vegetación de México. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sharma, G. (1981). Effect of fire on soil microorganisms in a Meghalaya pine forest. *Folia Microbiol.* 26: 321-327.
- Tapia, C. (2009). Género *Trichosporon*. *Rev. chilena de infectología* , 26(3), 263-264.

- Ulloa, M., Lappe, P., Aguilar, S., Park, H., Pérez-Mejía, A., Toriello, C. y Taylor, M.L. (2006). Contribución al conocimiento de la micobiota presente en los hábitats naturales de *Histoplasma capsulatum*: un estudio integral en Guerrero, México. *Rev. mex de biodiv.* 77(2):153-168.
- Ulloa, M. y Hanlin, R. T. (2012). *Illustrated Dictionary of Mycology*. (2^aed.) St. Paul, Minnesota: APS Press.
- Valdivia, Q. P. (1977). Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. Las epífitas. *Biótica* 2: 55-81.
- Valenzuela, E., Leiva, S. y Godoy, R. (2001). Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de hojarasca de *Nothofagus pumilo*. *Rev. Chilena de Historia Natural*. 74:737-749.
- Wanderley, M. G. L., Serrano, M. y Moreira, B. A. (2009). Neotropical Bromeliaceae. En: Milliken, W., Klitgard, B. y Baracat, A. 2009. Neotropikey-Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics. Recuperado el 23 de agosto de 2015, de <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Bromeliaceae.htm>
- Webster, J. (1980) *Introducción to Fungi*. Cambridge: University Press.
- Williams-Linera, G. (2007). *El Bosque de Niebla del Centro de Veracruz: Ecología, Historia y Destino en Tiempos de Fragmentación y Cambio Climático*. Xalapa: Instituto de Ecología, A. C. y Conabio.
- Winkler, U. y Zotz, G. (2009) Highly efficient uptake of phosphorus in epiphytic bromeliads. *Ann Bot* 103:477-484.
- Wittman, P. K. (2000). The animal community associated with canopy bromeliads of the lowland Peruvian Amazon rain forest. *Selbyana* 21:48-51.

- Zotz, G. y Andrade, J. L. (2002). La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. En: Ecología y conservación de bosques neotropicales. (pp. 271-296) Costa Rica: Libro Universitario Regional.

ANEXO

SISTEMA DE CLASIFICACIÓN DE EPIFITAS DE BENZING (1990)

Cabe destacar que de acuerdo con un conjunto de criterios, se podría ajustar la misma identidad a distintas categorías cuando se la compara en otros aspectos.

ESQUEMA I

En este grupo se ubican aquellas especies según su relación con el forofito. Existen las siguientes modalidades:

A.- Autótrofas. Estas se caracterizan por únicamente apoyarse en forofitos leñosos, sin extraer nutrientes de su tejido vascular. La interacción puede ser:

1. Accidental. Estas especies no presentan ninguna adaptación a la vida en el dosel aéreo, incluso raramente maduran ahí, excepcionalmente lo hacen en cavidades donde se encuentra lo típico del suelo. Son especies cuyas diásporas (anemócoras, ornitócoras) arriban ahí circunstancialmente.
2. Facultativa. Este grupo se caracteriza por habitar tanto en el forofito como en el suelo. El grupo es muy típico en condiciones de mucha humedad ambiental que origina tapetes de briofitas, líquenes y restos de materia orgánica los cuales retienen lo necesario para el establecimiento de una epifita facultativa. Aunque también es posible encontrarlas en lugares secos, sólo sucede con menor probabilidad, donde se producen las condiciones necesarias.
3. Hemiparásita.
 - a) Primaria.

Estranguladoras: algunas son estranguladoras al principio, después desarrollan raíces que llegan al suelo y entonces son más vigorosas. Con el tiempo el forofito llega a quedar inmerso por las raíces, que lo anastomosan y entonces puede llegar a morir.

No Estranguladoras: también inician su vida sobre el forofito pero a diferencia de las estranguladoras sus raíces no causan opresión.

- b) Secundaria: son hemiparásitas que siguen el camino inverso, primero están en el suelo y luego empieza a trepar a lo largo del forofito hasta alcanzar la partes aéreas. Una característica importante de este grupo es la capacidad de renovación vascular mediante el engrosamiento del tallo el cual favorece el hábito de lianas entre especies de dicotiledóneas.

4. Epífita verdadera: este grupo pasa su vida completa sobre el forofito, sin tener contacto con el suelo ni con el tejido vascular del huésped. El grupo contiene los habitantes más especializados del dosel aéreo, aquellos cuyos suministros de agua y iones minerales con frecuencia se obtienen a través de formas de vidas y fisiología inusual.

B. Heterótrofas.

Ellas se distinguen de todos los grupos anteriores, por el parasitismo, vía haustoria, como el caso de los muérdagos, algunos conservan capacidad fotosintética pero otros obtienen todos los fotosintatos del huésped.

ESQUEMA II

En este segundo esquema se categoriza a las epifitas por su hábito de crecimiento, tipo de nutrición y economía del agua. La característica principal es el crecimiento secundario lo cual a su vez con frecuencia se asocia con el tamaño y en cierto grado con la longevidad.

A. Árboles

B. Arbustos

C. Subleñosas a herbáceas

Las modalidades de epifitas que se encuentran en este esquema pueden ser:

1. Tuberosas
 - a. Almacenaje: leñosa o herbácea
 - b. Mirmecofítica: principalmente herbáceas
2. Ampliamente rastreras: leñosa o herbácea
3. Rastrera estrecha: principalmente herbáceas
4. Rosuladas: herbáceas
5. Maraña de raíz y hojas: herbáceas
6. Colectora de desechos: herbáceas

ESQUEMA III

La humedad y la luz son los factores decisivos que determinan la localización de las epifitas.

A. Poikilohídricas o plantas de resurrección: Muchas briofitas y plantas inferiores, numerosos helechos y muy pocas angiospermas.

B. Homoiohídricas:

- 1) Hygrofitas
- 2) Mesófitas
- 3) Xerofitas
 - a. Tolerantes
 - b. Evasoras

4) Acumuladoras o represadoras

ESQUEMA IV

La luz como factor decisivo en la ubicación y la localización de las epifitas en gradiente que va desde totalmente expuestos a los ambientes totalmente sombreados.

A. Tipos de exposición: prolongada, total o casi total.

B. Tipos solares: tolerantes, media sombra.

C. Tolerantes a la sombra: tolerantes a la sombra intensa.

ESQUEMA V

Las epifitas pueden ser divididas en categorías en base a cómo se adaptan al medio provisor y/o a su asociación con el forofito.

A. Son relativamente independientes del forofito (obtienen humedad y recursos por diversos medios de otras fuentes)

1. Formas atmosféricas con un anclaje mínimo (sin desarrollo radicular).
2. Ramillas/corteza (solamente raíces de anclaje).
3. Las especies que crean un sustituto de suelo (acumuladoras) o atraen colonias de hormigas; especies mirmecofíticas.

B. Tienden a utilizar un medio específico de enraizamiento para obtener nutrientes y humedad (albercas).

1. Adaptadas al humus.

a. Tipos generales que se asientan en mantos de humus superficiales (raíces adventicias).

- b. Tipos que se asientan en mantos de humus profundos (raíces leñosas).
 - c. Nidos de hormigas jardineras y habitantes de plantas atrapadoras (son sustrato-específicas). Nidos endémicos y tanques.
2. Muérdagos (las raíces penetran en la vasculatura del hospedero vía haustoria).

CLASIFICACIÓN DE ACUERDO A LA DURACIÓN DEL SUMINISTRO

Otra forma de visualizar a las especies del esquema V y en base a la duración del suministro se puede distinguir dos grandes grupos.

Las especies con **suministro continuo (CS)** como las bromelias de tanque que son trampas de detritus; la mayor parte de las epifitas en bosque lluvioso, las cuales pueden tener aportes nutritivos y humedad frecuentes. Y las formas **PS o de suplementación pulsada** que incluyen formas xeromórficas de bromeliaceae y se caracterizan por recibir recursos en forma pulsada. Éstas son típicas de ambientes del trópico seco.

El epifitismo se distribuye tanto en las plantas no vasculares como en las vasculares y su diversidad taxonómica es muy abundante, incluyendo familias como Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melostomataceae, Piperaceae, un gran número de Pteridofitas y familias de monocotiledóneas como Araceae, Orchidaceae y Bromeliaceae en mayor medida (Benzing, 1990).

BROMELIACEAE

Las plantas de esta familia son originarias del continente americano, generalmente son hierbas con hojas perennes y rara vez arbustos; han colonizado diferentes ambientes las hay terrestres, rupícolas o epifitas. El tallo usualmente es muy corto y cubierto por vainas, algunas veces largo como en muchas especies de *Tillandsia* o raramente columnar. Las raíces son funcionales pero en muchas especies epifitas sirven meramente como discos de adhesión, ambas están reducidas estructural y funcionalmente (Benzing, 1980; Escobedo-Sartí, 2013).

Las bromelias se pueden reconocer por la manera en la que sus hojas están arregladas en espiral, usualmente rosuladas o distribuidas a lo largo de un tallo, dísticas en pocas especies, en una amplia variedad de colores, formas, tamaños y texturas, simples con margen entero o serrado-espinoso o serrulado, generalmente la vaina de la hoja más ancha que la cuchilla, casi siempre producen estructuras multicelulares diminutas llamadas escamas peltadas o tricomas que sirven para absorber humedad y nutrientes, algunas veces peludas, o parecen estar cubiertas por una cera polvosa epicuticular (Mondragón-Chaparro *et al.*, 2011).

La Inflorescencia es terminal, raramente lateral o pseudolateral, escaposa o sésil, simple o compuesta, panículas, racimos, espigas, cabezuelas, o flores pseudolaterales solitarias, usualmente tienen brácteas conspicuas de colores brillantes, esta coloración puede desaparecer en unos pocos días o durar meses (Wanderley *et al.*, 2009).

Las flores son diurnas o nocturnas, sésiles o pediceladas, perfectas o algunas veces funcionalmente unisexuales, normalmente trímeras. El perianto es heteroclamideo, 3 sépalos están girados a la izquierda y tres pétalos hacia la derecha, libres o connados formando un tubo basal de longitud variable; algunas veces en la superficie interior tiene crestas longitudinales dobles o lígulas localizadas en la base de los pétalos generalmente membranáceos o carnosos. El androceo presenta 6 estambres en dos series, los interiores opuestos a los pétalos y los exteriores opuestos a los sépalos. Los filamentos son redondeados o delgados, libres o unidos a los pétalos o el uno al otro, las anteras son basifijas o dorsifijas. El gineceo se compone de un solo pistilo de un ovario trilocular, con un estigma trifurcado usualmente en espiral-conduplicado; el ovario puede ser súpero o ínfero, con 3 carpelos y 3 lóculos (Ibídem).

El fruto es una cápsula, septicial o indehiscente pero entonces duro y nunca pulposo, bayas flácidas y a menudo dulces. Las semillas son aladas y plumosas con un apéndice en la base o ápice o desnudas, el embrión es pequeño y está situado en la base del endospermo, las semillas generalmente son abundantes, así como también la presencia de vástagos (Benzing, 1980).

Con base en análisis filogenéticos actualmente Bromeliaceae se divide en ocho subfamilias: Tillandsioideae, Bromelioideae, Brocchinioideae, Lindmanioideae, Hechtioideae, Puyoideae, Navioideae y Pitcairnoideae (Givnish *et al.*, 2007). Se reconocen aproximadamente 3,346 especies organizadas en 56 géneros.

TRICOMAS

Una estructura característica de Bromeliceae son los tricomas peltados o escamas, que pueden incluso ser utilizados como caracter diferencial entre géneros (Benzing, 1980; Mosti, *et al.*, 2005). Las escamas o tricomas absorbentes son estructuras multicelulares compuestas de un campo de células vacías (muertas) las cuales responden al movimiento higroscópico y un tronco de varias células (vivas) localizadas en una concavidad en la epidermis foliar. Los tricomas absorbentes constan de 3 partes fundamentales: una cabeza discoidal rodeada de células periféricas, una gran cantidad de células que conforman el ala de la escama y un pedúnculo formado por células de absorción y de paso (Mosti, *et al.*, 2008).

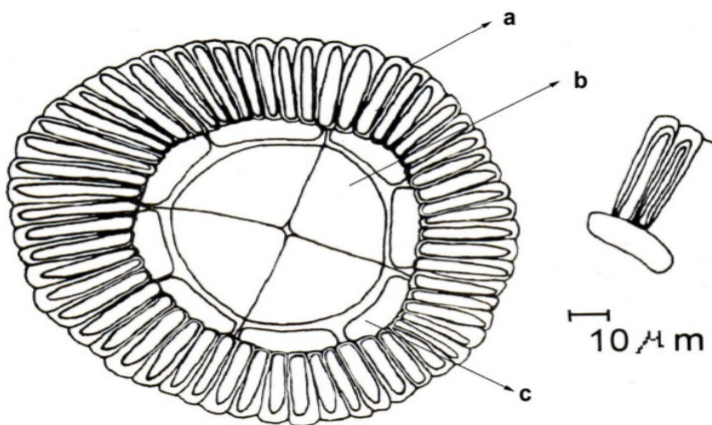


Fig. 14. Vista general de la escama de un tricoma peltado. a) Células del ala b) Células de la cabeza discoidal c) Células de la periferia del disco. *Imagen tomada de Hornung-Leoni (2011).

Debido a que las células del disco están recubiertas por una capa de cutícula gruesa, el agua y nutrientes disueltos pasan entre las alas del disco y luego a las células periféricas y de allí hacia las centrales en su porción sin cutícula por fuerza capilar, pasando luego a la célula de absorción y células de paso (no cubiertas por cutícula) mediante la ósmosis (absorción activa) y finalmente dirigiéndose hacia la célula del pedúnculo para llegar a las células del parénquima (Hornung-Leoni, 2011).

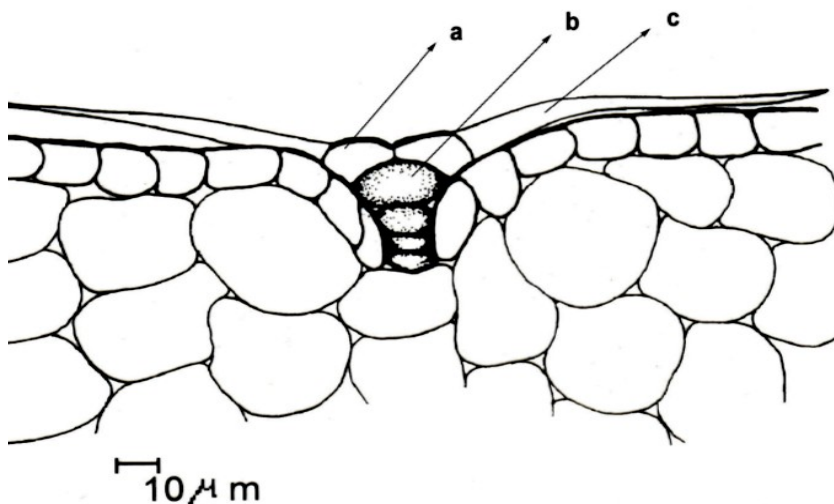


Fig. 15. Corte transversal de la escama.

- a) Célula del disco
- b) Célula del pedúnculo
- c) Célula del ala

Imagen tomada de Hornung-Leoni (2011)

En *Tillandsia* dichos tricomas son particularmente interesantes pues tienen la capacidad de absorber agua y nutrientes disueltos en ella y son la clave para entender el epifitismo en los organismos de este género. Cuando la planta está seca los tricomas mantienen sus partes móviles (el ala) hacia arriba, dando a la hoja una coloración gris claro. Cuando la planta está húmeda, las alas descienden adhiriéndose a la superficie de las hojas la cual recupera su color verde brillante (Derwidueé y González, 2010).

Además de la absorción de nutrientes los tricomas realizan otras funciones (Mosti, *et al.*, 2008), las cuales son:

- La capacidad de coleccionar humedad atmosférica, ya sea en forma de lluvia, niebla o escarcha y distribuirla en la superficie de la hoja, reduciendo la pérdida de agua por evaporación.

- La protección contra la radiación solar por el incremento en la superficie reflectante.
- La colección y el bloqueo mecánico de nutrientes minerales y partículas orgánicas en las hojas que luego se transportan dentro de la hoja.
- El alojamiento de microflora filosférica de degradación como bacterias y hongos y cianobacterias fijadoras de nitrógeno.

Esta plasticidad adaptativa de las tillandsias les permite desarrollarse en diferentes hábitats y crear relaciones simbióticas con pequeños invertebrados.

HONGOS MICROSCÓPICOS

Los hongos son organismos eucariotes, la mayoría de ellos están formados por filamentos denominados hifas que crecen en sus extremos dando como resultado una red que se denomina micelio. Se reproducen tanto sexual como asexualmente, formando esporas en ambos casos como producto final. Las esporas de todos los hongos son microscópicas, así que lo que determina la condición microscópicas de las especies es el tamaño del esporóforo, menor a un milímetro. En todas las divisiones del Reino Fungi existen especies microscópicas, siendo Deuteromycotina la subdivisión con la mayor diversidad de micromicetos (Herrera y Ulloa, 1998).

DEUTEROMICETES

La subdivisión Deuteromycotina comprende las especies de hongos que se reproducen por mecanismos asexuales, por lo común son denominados “hongos imperfectos”. A excepción de los Blastomycetes, los Deuteromycotina típicamente forman un micelio septado y ramificado, con los compartimentos generalmente multinucleados. Los septos, en la mayoría de las especies, tienen un poro central que permite el paso de núcleos y organelos citoplasmáticos de un compartimento a otro (Alexopolus y Mims, 1980).

La mayoría de los Deuteromycotina se reproducen por medio de esporas asexuales conocidas como conidios. Los conidios adoptan casi todas las formas; pueden ser hialinos o pigmentados, secos o con una cubierta mucilaginosa, unicelulares o multicelulares, producidos individualmente o en grupos, usualmente se forman en el ápice o en la parte lateral de una célula fértil especializada llamada célula conidiógena (Deacon, 1988).

Los conidióforos son hifas simples o ramificadas con una o más células conidiógenas. Estos pueden ser formados individualmente, agruparse en estructuras especializadas llamadas sinemas y esporodoquios, o ser producidos en fructificaciones conocidas como acérvulos y picnidios (Herrera y Ulloa, 1998).

Un sinema o coremio consiste en un grupo de conidióforos erectos, generalmente unidos en la base y en parte de su longitud. En un esporodoquio, los conidióforos se originan de un estroma en forma de cojín, formando paquetes erectos más cortos que los de un sinema. Un acérvulo es una fructificación, en forma de plato, de donde crecen conidióforos generalmente cortos que producen conidios embebidos en mucílago de diversos colores. Un picnidio es una fructificación globosa o en forma de botella, y que al madurar se rompe a través del cual se liberan las esporas (Herrera y Ulloa, 1998).

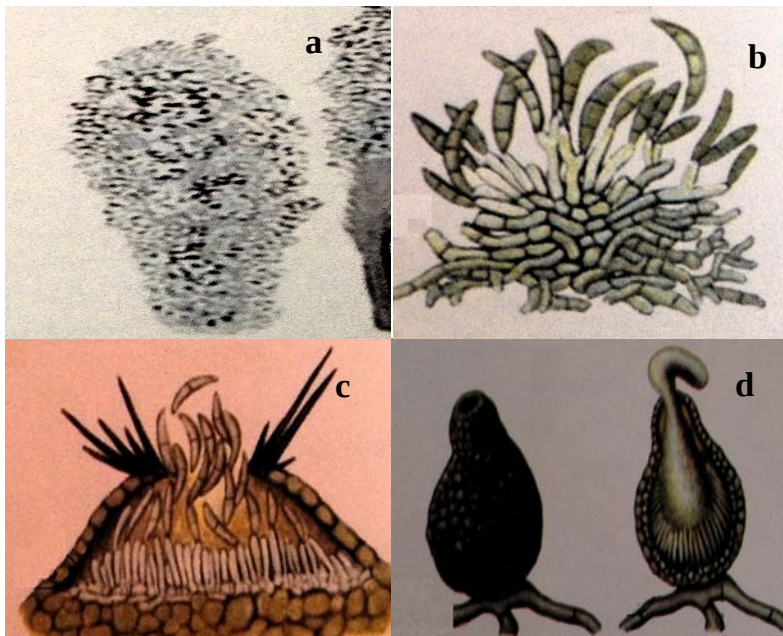


Figura 16. Estructuras de reproducción deuteromicetes. a) sinema b) esporodoquio c) acérvulo d) picnidios Herrera y Ulloa, 1998

Los Deuteromycotina son considerados una clasificación artificial debido a que cuando se conocen las formas sexuales o teleomórficas de estos organismos pueden pertenecer a diferentes phylum (Ulloa y Hanlin, 2012). Sin embargo, frecuentemente pueden ser clasificados de acuerdo a la presencia o no de las estructuras mencionadas anteriormente, separándolos en tres clases: Blastomycetes, Hyphomycetes y Coelomycetes.

En una revisión más reciente (Kirk *et al.*, 2008) no se considera a los deuteromicetes en un grupo taxonómico sino que son considerados como las formas asexuales o los estados conidiales (el anamorfo) de ascomicetes y de basidiomicetes. El estado anamorfo es la forma asexual y el estado teleomorfo es la forma sexual (Ulloa y Hanlin, 2012).

ZYGOMYCETES

Los zigomicetes son hongos cuyas esporas sin flagelos se llaman aplanosporas, y se forman dentro de esporangios. En ciertas formas, los esporangios se comportan como una espora y reciben el nombre de conidios. La germinación de las esporas se da directamente por medio de tubos que después forman el micelio. Las hifas que lo conforman no tienen septos y se denominan cenocíticas; aunque en ocasiones las hifas sí están septadas. Los zigomicetes son hongos eucárpicos, en los que se distinguen muy claramente las hifas vegetativas y las reproductoras (Herrera y Ulloa, 1998).

La clase Zygomycetes se divide en tres órdenes:

Mucorales. Los cuales efectúan la reproducción asexual por aplanosporas contenidas en esporangios y generalmente son saprobios.

Entomophthorales: La reproducción asexual se lleva a cabo por esporangios que se comportan como esporas, la mayoría son parásitos de insectos.

Zoopagales. Los conidios fusiformes, filamentosos o globosos son los encargados de efectuar la reproducción asexual; generalmente son parásitos, depredadores de protozoarios o de nemátodos.