



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

Ecofisiología de *Tillandsia caput-medusae* E.
Morren y *Bromelia karatas* L. en condiciones del
Bosque Tropical Seco

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE Maestra en
**Ciencias en Biodiversidad y Conservación
de Ecosistemas Tropicales**

PRESENTA

Imelda Iveth Méndez Fernández





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

Ecofisiología de *Tillandsia caput-medusae* E.
Morren y *Bromelia karatas* L. en condiciones del
Bosque Tropical Seco

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE **Maestra en
Ciencias en Biodiversidad y Conservación de
Ecosistemas Tropicales**

PRESENTA

Imelda Iveth Méndez Fernández

Directora

Dra. Marisol Castro Moreno

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Asesores

Dra. Claudia González Salvatierra

Instituto Tecnológico de Chetumal

Dr. Iván de la Cruz Chacón

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

SECRETARÍA ACADÉMICA DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 24 de septiembre de 2025

Oficio No. SA/DIP/I097/2025

Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Imelda Iveth Méndez Fernández

CVU: 1272359

**Candidata al Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales**

Instituto de Ciencias Biológicas

UNICACH

Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado *Ecofisiología de Tillandsia caput-medusae* E. Morren y *Bromelia karatas* L. en condiciones del Bosque Tropical Seco y como Directora de tesis la Dra. Marisol Castro Moreno (CVU: 205070) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento, así como entregar en esta Dirección una copia de la *Constancia de Entrega de Documento Recepcional* que expide el Centro Universitario de Información y Documentación (CUID) de esta Casa de estudios, en sustitución al ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"

Dra. Dulce Karol Ramírez López
DIRECTORA



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Archivo/minutario.

EPL/DKRL/igp/gtr

**2025, Año de la mujer indígena
Año de Rosario Castellanos**

Ilustración: Noé Zenteno



Ciudad Universitaria, libramiento norte
poniente 1150, col. Lajas Maciel C.P. 290
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
investigacionyposgrado@unicach.mx

*Hay placer en los bosques sin sendero,
Hay éxtasis en una costa solitaria.
Está la soledad donde nadie se inmiscuye,
por el océano profundo y la música con su rugido.
¡No amo menos al hombre, pero sí más a la naturaleza!*
Lord Byron.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), por la beca otorgada (CVU: 1272359), que me permitió continuar con mis estudios de posgrado en la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Instituto de Ciencias Biológicas.

A mi directora de tesis, la **Dra. Marisol Castro Moreno**, por creer en mí desde el inicio, brindarme su confianza y permitirme desarrollar este trabajo. Gracias por su guía, paciencia y apoyo constante durante todo este proceso.

A mi asesora, la **Dra. Claudia González Salvatierra**, por recibirme con tanta calidez durante mi estancia, por compartir generosamente sus conocimientos y contagiarme siempre de su entusiasmo. Gracias por motivarme a ver más allá y seguir creciendo como persona y como científica.

Al **Dr. Iván de la Cruz Chacón**, por su disposición, orientación y aportaciones que enriquecieron tanto el desarrollo de esta investigación como mi formación.

A mis revisoras, la **Mtra. Ana Guadalupe Rocha Loredó**, la **Dra. Clara Luz Miceli Méndez** y la **Dra. Carolina Orantes García**, por el tiempo dedicado, así como por sus observaciones y sugerencias que contribuyeron a mejorar este manuscrito.

A las doctoras y compañeros del **Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal**, así como al laboratorista docente, el **Dr. Josymar Chorley Sánchez**, por el apoyo y acompañamiento brindado durante este periodo.

A todos los colegas que me acompañaron en el trabajo de campo: **Mauro, Daniel, Andrea, Armando, Arturo, Julisa, Kike, Josué, Alejandra, Gaspar y Camacho**. De manera especial, a **Alondra, Iris, Evelin y Ervin**, quienes no solo fueron parte fundamental de esta investigación, sino también una fuente de cariño, fortaleza y amistad sincera. Gracias por ser mi red de apoyo dentro y fuera del ámbito académico.

Finalmente, a mi madre **Elena**, por su amor incondicional, por caminar a mi lado en cada etapa de esta aventura y por enseñarme, con su ejemplo, que la perseverancia y el cariño son la base de todo logro.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	I
--------------	---

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
1.2 OBJETIVOS	
1.2.1 Objetivo general.....	4
1.2.2 Objetivos particulares.....	4
1.3 HIPÓTESIS.....	4
1.4 ÁREA DE ESTUDIO.....	5
1.5 ESPECIES DE ESTUDIO	
1.5.1 <i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren.....	6
1.5.2 <i>Bromelia karatas</i> L.	7
1.6 ESQUEMA GENERAL DEL ESTUDIO.....	9
1.7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12

CAPÍTULO 2. CARACTERIZACIÓN DE LA FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Tillandsia caput-medusae* Y *Bromelia karatas* EN EL BOSQUE TROPICAL SECO, DE VILLA ALLENDE, SAN FERNANDO, CHIAPAS.

2.1 INTRODUCCIÓN.....	16
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
2.3 RESULTADOS	
2.3.1 Caracterización de la fenología reproductiva de <i>Tillandsia caput-medusae</i> y <i>Bromelia karatas</i>	20
2.3.2 Fenología reproductiva de <i>Tillandsia caput-medusae</i>	21
2.3.3 Fenología reproductiva de <i>Bromelia karatas</i>	24

2.3.4 Relación de las fases de la fenología reproductiva con las condiciones ambientales de la temporada de seca y lluvia del BTS.....	27
2.4 DISCUSIÓN.....	29
2.5 CONCLUSIONES.....	32
2.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	33
CAPÍTULO 3. CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS DE <i>Tillandsia caput-medusae</i> Y <i>Bromelia karatas</i> EN EL BOSQUE TROPICAL SECO DE VILLA ALLENDE, SAN FERNANDO, CHIAPAS.	
3.1 INTRODUCCIÓN.....	38
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	40
3.3 RESULTADOS	
3.3.1 Caracterización ambiental del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	42
3.3.2 Ganancia de carbono.....	43
3.3.3 Pigmentos fotosintéticos.....	43
3.3.4 Estructuras de captación de agua y CO ₂ : Tricomas y estomas.....	45
3.3.5 Contenido relativo de agua.....	46
3.3.6 Relación de las características fisiológicas con las condiciones ambientales de la temporada de lluvia y seca del BTS.....	46
3.3.7 Conjunción de características fenológicas y fisiológicas.....	50
3.4 DISCUSIÓN.....	52
3.5 CONCLUSIONES.....	56
3.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
4. CONCLUSIONES GENERALES.....	62

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Zona de estudio ubicado en la zona de Protección de recursos Naturales “Villa Allende” en San Fernando, Chiapas, México.....	5
Figura 2. <i>Tillandsia caput-medusae</i> en fase reproductiva <i>in situ</i>	7
Figura 3. Ejemplar adulto de <i>Bromelia karatas</i> <i>in situ</i>	8
Figura 4. Diseño general del trabajo de ecofisiología de <i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren <i>Bromelia karatas</i> L. en condiciones del Bosque Tropical Seco.....	11
Figura 5. Caracterización de la fenología reproductiva de <i>Tillandsia caput-medusae</i> y <i>Bromelia karatas</i> durante un ciclo estacional en el Bosque Tropical Seco.....	20
Figura 6. Fenología reproductiva de <i>Tillandsia caput-medusae</i>	22
Figura 7. Índice de la actividad fenológica de <i>T. caput-medusae</i> durante un ciclo anual de junio de 2023 a julio de 2024.....	23
Figura 8. Fenología reproductiva de <i>Bromelia karatas</i>	25
Figura 9. Índice de la actividad fenológica de <i>B. karatas</i> durante un ciclo anual de junio de 2023 a julio de 2024.....	26
Figura 10. Relación de las fases de la fenología reproductiva de <i>Tillandsia caput-medusae</i> con las condiciones ambientales del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas...	27
Figura 11. Relación de las fases de la fenología reproductiva de <i>Bromelia karatas</i> con las condiciones ambientales del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas...	28
Figura 12. Climograma de los datos ambientales del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	42
Figura 13. Acidez titulable ($\mu\text{eq/g}$) en hojas de <i>Tillandsia caput-medusae</i> (a) y <i>Bromelia karatas</i> (b) durante la temporada de seca y de lluvia del bosque tropical seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	43
Figura 14. Pigmentos fotosintéticos (mg/L) de <i>Tillandsia caput-medusae</i> en la temporada seca y de lluvia del BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	44

Figura 15. Pigmentos fotosintéticos (mg/L) de <i>Bromelia karatas</i> en la temporada seca y de lluvia del BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	44
Figura 16. Estructuras de captación de agua y CO ₂ de <i>Tillandsia caput-medusae</i> en el BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	45
Figura 17. Estructuras de captación de agua y CO ₂ de <i>Bromelia karatas</i> de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.....	45
Figura 18. Contenido relativo de agua de <i>Tillandsia caput-medusae</i> (a) y <i>Bromelia karatas</i> (b) durante las temporada seca y de lluvia en el Bosque Tropical Seco.....	46
Figura 19. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 33.57, F = 11.01), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de <i>T. caput-medusae</i> y las variables explicativas (variables ambientales), durante la temporada de lluvia y seca del BTS (p = 0.001).....	47
Figura 20. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 33.57, F = 11.01), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de <i>T. caput-medusae</i> y las variables explicativas (variables ambientales), durante la temporada de lluvia (verde azulado), transición a la temporada seca (naranja), temporada seca (amarillo) y transición a lluvia (morado) del BTS (p = 0.001).	48
Figura 21. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 19.31% F = 4.95), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de <i>B. karatas</i> y las variables explicativas (variables ambientales), durante la temporada de lluvia y seca del BTS.....	49
Figura 22. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 19.31% F = 4.95), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de <i>B. karatas</i> y las variables explicativas (variables ambientales), durante la temporada de lluvia (verde azulado), transición a la temporada seca (naranja), temporada seca (amarillo) y transición a lluvia (morado) del BTS (p = 0.001).....	50

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicados para las fases registradas en <i>T. caput-medusae</i>	21
Cuadro 2. Variables descriptivas del análisis estadística circular aplicados para las fases registradas en <i>B. karatas</i>	24
Cuadro 3. Fenología reproductiva y características fisiológicas de <i>Tillandsia caput-medusae</i> y <i>Bromelia karatas</i> durante la temporada seca y de lluvia del BTS.....	51

RESUMEN

El Bosque Tropical Seco (BTS) se caracteriza por su marcada estacionalidad, lo que representa un reto para las plantas que lo habitan. Las variaciones ambientales influyen directamente tanto la fenología reproductiva (floración y fructificación) como procesos fisiológicos fundamentales, entre ellos la asimilación de CO₂, la fotosíntesis y la regulación estomática. A pesar de estas condiciones limitantes, algunas familias como Bromeliaceae han desarrollado adaptaciones que les permiten sobrevivir y reproducirse en este ambiente. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue determinar las características fenológicas y fisiológicas de dos bromeliáceas con distintos hábitos: *Tillandsia caput-medusae* (epífita) y *Bromelia karatas* (terrestre), en el BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.

Durante la investigación se monitoreo la temperatura, humedad relativa y precipitación. De julio del 2023 a junio de 2024 se realizaron observaciones a 50 individuos de *T. caput-medusae* y *B. karatas* desde las 8:00 hasta las 12:00 horas. Con un luxómetro se registró la cantidad de luz, al mismo tiempo se contabilizó el número de individuos por especie en prefloración, se anotó el número de botones florales, flores abiertas, flores senescentes, frutos en desarrollo, frutos desarrollados y frutos con semillas dispersadas. Para el estudio fisiológico, de diciembre de 2023 a octubre de 2024, se colectaron 10 individuos de cada especie, se trasladaron al Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal para la determinación de ácidos orgánicos, cuantificación de pigmentos fotosintéticos, la densidad de tricomas y estomas, y el contenido relativo de agua (CRA). Para el análisis de datos se aplicaron pruebas de estadísticas circulares, univariadas y multivariadas (Kruskal-Wallis, RDA y PERMANOVA).

Los resultados mostraron que en ambas especies las fases fenológicas fueron unimodales y sincrónicas (*T. caput-medusae* $r > 0.8$, *B. karatas* $r > 0.7$). En *T. caput-medusae*, la prefloración ocurrió en la temporada seca, mientras que la floración y el desarrollo de frutos se concentraron en la temporada de lluvias. Los frutos terminaron de madurar y las semillas se dispersaron en la siguiente temporada seca. Estas fases estuvieron asociadas con temperatura máxima y mínima, humedad relativa y precipitación. En *B. karatas*, en cambio, la prefloración y la floración se presentaron en la temporada seca, mientras que el crecimiento de los frutos se dio en la temporada de lluvias. Aquí, el flujo fotosintético, la temperatura máxima y la humedad relativa

fueron los factores más correlacionados. En el aspecto fisiológico, *T. caput-medusae* mostró diferencias significativas entre la temporada seca y de lluvia en todas las variables ($p < 0.05$), reflejando una alta plasticidad. En *B. karatas* los cambios fueron más limitados, observándose diferencias únicamente en la densidad estomática y en el CRA. El análisis de redundancia señaló que la humedad relativa explicó la mayor parte de la varianza en ambas especies.

En conjunto, los resultados confirman que aunque *T. caput-medusae* y *B. karatas* comparten el mismo ecosistema, cada una ha desarrollado estrategias distintas para enfrentar la marcada estacionalidad del BTS. Mientras la epífita sincroniza su reproducción con la disponibilidad de agua y ajusta de manera flexible sus rasgos fisiológicos, la terrestre responde principalmente a través de su fenología y modificaciones parciales en algunas características fisiológicas. Esto demuestra la importancia de la variabilidad ambiental como modulador de la dinámica reproductiva y fisiológica de las bromeliáceas en el Bosque Tropical Seco.

Palabras clave: Bromeliaceae, fenología reproductiva, fisiología vegetal, estacionalidad.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN.

1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

El Bosque Tropical Seco (BTS) es uno de los ecosistemas más contrastantes y desafiantes para la flora. Se caracteriza por una marcada estacionalidad con periodos prolongados de sequía que puede variar de cinco a siete meses (Trejo, 2015). Este entorno impone una serie de restricciones ambientales que obligan a las especies vegetales a desarrollar mecanismos y estrategias adaptativas tanto a nivel fenológico como fisiológico para sobrevivir y reproducirse exitosamente (Rodríguez-Duque *et al.*, 2021). La fenología estudia los ciclos de vida de las plantas y la fisiología analiza los procesos vitales que permiten la adaptación y funcionamiento de las especies en su medio. Ambas disciplinas son herramientas clave para comprender cómo las plantas enfrentan las condiciones extremas del BTS (Medina, 1977; Bradley *et al.*, 1999; Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Dentro de las estrategias de la fenología reproductiva de las plantas, destaca la sincronización de la floración con las variaciones estacionales y la actividad de los polinizadores, lo cual permite optimizar el uso de los recursos energéticos disponibles en el hábitat (Medina, 1987). En estos ecosistemas la floración suele ocurrir a mediados y finales de la temporada seca, coincidiendo con la pérdida de follaje en al menos el 75 % de las especies vegetales. En estas condiciones, muchas plantas han desarrollado adaptaciones que les permiten mantener un metabolismo fotosintético activo como los tallos fotosintéticos o las lenticelas en plantas leñosas; así como tejidos suculentos, cubiertas impermeables y la vía fotosintética CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), estas características contribuyen a prevenir la desecación y maximizar la eficiencia del uso del agua, como en el caso de las bromelias (Medina, 1987; Rzedowski, 2006; Ceballos *et al.*, 2010; Balvanera, 2012).

La familia Bromeliaceae Juss. comprende 3,788 especies (Givnish *et al.*, 2007; Gouda *et al.*, 2023) que se encuentran exclusivamente en el continente americano, desde el Sur de Estados Unidos hasta la Patagonia Argentina, con la excepción de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr. que habita en África (Zizka *et al.*, 2009; Espejo-Cerna y López-Ferrari, 2018). En Chiapas se encuentran 133 especies de las 422 reportadas para México (Espejo-Cerna y López-Ferrari, 2018). Las bromeliáceas se han adaptado a una amplia gama de hábitos desde el terrestre

al epífito y se pueden encontrar desde zonas semi-áridas hasta bosques tropicales, desde el nivel del mar hasta zonas montañosas (Medina, 1990; Coppens d'Eeckenbrugge y Leal, 2003).

Las bromelias terrestres, como *Bromelia karatas* son altamente xeromórficas, y pueden estar densamente cubiertas de tricomas que son importantes para la reflexión de la luz; en tanto que, las bromelias epífitas como *Tillandsia caput-medusae* tienen escamas o tricomas foliares peltados altamente especializados para la absorción de agua y minerales de la lluvia y de la atmósfera; ambas características en conjunto con características fisiológicas como la acumulación de ácidos orgánicos, que funciona como un indicador directo del funcionamiento del metabolismo CAM, y los pigmentos fotosintéticos, que además de participar en la conversión de energía química contribuyen a la fotoprotección, les permiten sobrevivir en diversos ambientes (Granados-Sánchez *et al.*, 2003; Medina, 2024).

Estas especies convergen en el Bosque Tropical Seco y debido a sus hábitos, son sensibles a los cambios ocasionados por perturbaciones antropogénicas y la deforestación. Los BTS han sido severamente afectados por procesos derivados de las actividades humanas, modificando la estructura y composición de sus comunidades vegetales teniendo repercusiones sobre la biodiversidad (Espinosa-Jiménez *et al.*, 2014; García-Martínez, 2017).

Por lo anterior, se planteó estudiar la fenología y fisiología *in situ* en un ciclo estacional durante la temporada seca y de lluvia de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas*, bromelias de diferente hábito de crecimiento en el BTS pero tienen en común la vía fotosintética CAM, para esto se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cuáles son las estrategias fenológicas y fisiológicas de *T. caput-medusae* y *B. karatas* para sobrevivir en las estaciones contrastantes del bosque tropical seco? ¿Cómo influyen los factores ambientales en estas estrategias? ¿Las estrategias son diferentes entre la temporada seca y de lluvia?

Los resultados de este estudio permitirán comprender cómo estas especies de bromelias responden fenológica y fisiológicamente a la marcada estacionalidad del bosque tropical seco. Esta información podrá ayudar a predecir su comportamiento ante escenarios de cambio climático y de perturbación ambiental.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo general

Determinar las características fenológicas y fisiológicas de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* en el Bosque Tropical Seco (BTS) de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.

1.2.2 Objetivos particulares

- Caracterizar la fenología de *T. caput-medusae* y *B. karatas* en el bosque tropical seco de Villa Allende.
- Describir las respuestas fisiológicas de *T. caput-medusae* y *B. karatas* en el BTS.
- Relacionar las respuestas fisiológicas y fenológicas con las condiciones ambientales de la temporada seca y lluvia del BTS.

1.3 HIPÓTESIS

Las bromelias *T. caput-medusae* y *B. karatas* que habitan los Bosques Tropicales Secos presentan adaptaciones fenológicas y fisiológicas a la variación estacional de radiación solar, temperatura, precipitación, disponibilidad de nutrientes y CO₂. Se espera que independientemente de su hábito (epífita o terrestre), ambas especies inicien la etapa fenológica de floración durante la temporada seca coincidiendo con las temperaturas máximas anuales y que desplieguen mecanismos de tolerancia a la sequía que modulen su capacidad fotosintética reflejados en cambios en la fotorrespiración, concentración de pigmentos fotosintéticos, densidad de estructuras para captura de agua y CO₂ y el contenido relativo de agua en los tejidos.

1.4 ÁREA DE ESTUDIO

La investigación se realizó en el área de protección de recursos forestales "Villa Allende" ($16^{\circ} 48' 08''$ N y $93^{\circ} 11' 19''$ W) ubicada en San Fernando, Chiapas, México; específicamente en el vértice cinco de la zona que incluye el sendero de ciclismo y terrenos aledaños. Este sitio forma parte del Complejo Cañón del Sumidero-Selva El Ocote (Complejo PNCS-REBISO) y se caracteriza por la presencia de Bosque Tropical Seco, un tipo de vegetación donde al menos la mitad de los árboles pierden sus hojas durante la temporada de sequía que se extiende de noviembre a abril (Villalobos-Sánchez, 2013; Miranda, 2015). De acuerdo con el INEGI (2010), el clima de la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una precipitación media anual de 1 000 mm y una temperatura media anual de 24°C . El suelo predominante es de tipo Leptosol, caracterizado por ser muy delgado, pedregoso y poco desarrollado, a menudo con una alta concentración de material calcáreo, aunque también presenta una capa superficial rica en materia orgánica (CEIEG, s.f.; Figura 1).

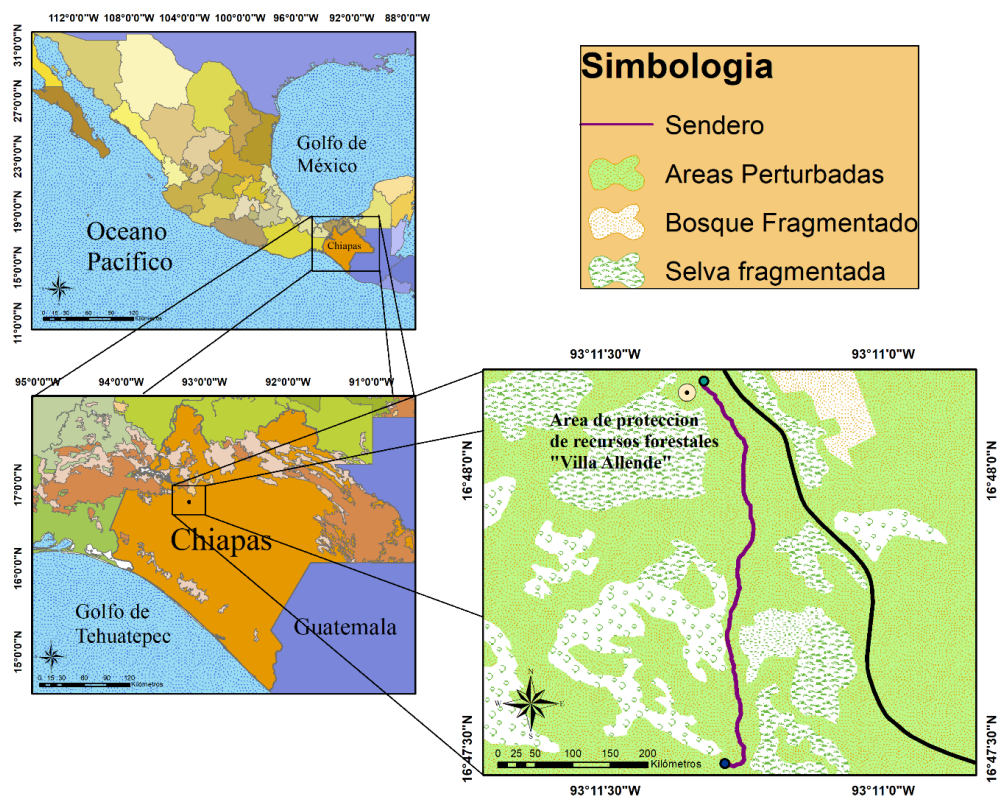


Figura 1. Zona de estudio ubicado en la zona de Protección de recursos Naturales “Villa Allende” en San Fernando, Chiapas, México. Mapa elaborado por Juan Antonio Toledo González.

1.5 ESPECIES DE ESTUDIO

1.5.1 *Tillandsia caput-medusae* E. Morren.

Es una bromelia epífita sin tallo de 15-25 (-40) cm de alto. Hojas a menudo superiores a la inflorescencia, cubiertas de escamas gruesas pálidas ligeramente extendidas; vainas ampliamente ovadas o elípticas, fuertemente infladas, formando un pseudobulbo ovoide, fusionándose gradualmente en las láminas; láminas linear-triangulares, atenuadas, involuto-subuladas, generalmente muy contorsionadas, de hasta 15 mm de ancho. Escapo erecto o ascendente, delgado; brácteas del escapo densamente imbricadas, foliáceas. Inflorescencia simple o digitada compuesta de 2 a 6 espigas; brácteas primarias ampliamente ovadas, generalmente más pequeñas que las brácteas florales y con poco o ningún limbo, lepidotas; espigas suberectas a extendidas, a menudo curvadas, linear-lanceoladas, agudas, de hasta 18 cm de largo, de 6 a 12 flores con varias brácteas estériles reducidas en la base; raquis casi recto, delgado, angulado, glabro. Brácteas florales suberectas o divergentes, imbricadas, ovado-lanceoladas, obtusas, pero con el ápice a menudo enrollado y de apariencia aguda, ecarinadas, de hasta 2 cm de largo, iguales o ligeramente superiores a los sépalos, apenas más del doble de largo que los entrenudos y dejando al descubierto el raquis, cartáceo, prominentemente nervado, casi o totalmente glabro, rojo, rosa y verde; flores subsésiles. Sépalos oblongos, obtusos, subcoriáceos a cartáceos, prominentemente nervados, glabros, los posteriores algo connados; pétalos lineares, erectos, de 1 a 3 cm de largo, violetas; estambres y pistilo exsertados. Cápsula delgadamente cilíndrica, de 3 a 4 cm de largo (Smith *et al.*, 1977) (Figura 2).

La distribución de *Tillandsia caput-medusae* comprende desde México (Chiapas, Chihuahua, Colima, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Sonora, Veracruz y Zacatecas), Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá. Crece desde los 250 hasta los 2 300 msnm, en el bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus*, bosque de *Quercus-Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Juniperus*. Es común que crezca sobre *Coccoloba bardadensis*, *Psidium guajava*, *Pithecellobium dulce*, *Peltogyne mexicana*, *Brosimum alicastrum* y especies de *Juniperus*, *Bursera*, *Quercus* y *Spondias* (Diego-Escobar, 2013).



Figura 2. *Tillandsia caput-medusae* en fase reproductiva *in situ*.

1.5.2 *Bromelia karatas* L.

Bromelia terrestre con hojas de 1.5 a 3 m de largo; vainas densamente ferrugíneo-lanosas en el envés; láminas lineares a alargado-triangulares, 2.5 a 5 cm de ancho, el haz glabro, el envés con indumento pálido-lepidoto adpreso. Escapo ausente o muy corto; inflorescencia 1-compuesta, densamente corimboso-capitada, 9 a 14 cm de largo, con las hojas internas de la roseta subyacentes a la inflorescencia de color rojo brillante, brácteas primarias parecidas a las hojas internas pero las láminas fuertemente reducidas, envolviendo y cubriendo gran parte de las ramas laterales, ramas laterales hasta 8 cm de largo, densifloras u obsoletas, con las flores más o menos fasciculadas, brácteas florales oblanceoladas, 8-9 cm de largo, alcanzando la mitad de la longitud de los sépalos u obviamente mucho más largas, densa y evanescentemente ferrugíneas, flores sésiles o brevipediceladas; sépalos 2.5-3 cm de largo, densamente ferrugíneo-lepidotos, glabrescentes, coriáceos; pétalos rosados, matizados de blanco basalmente, fusionados por cada 1/2 cm de su longitud. Fruto fusiforme de 6 a 9 cm de largo (WFO, 2024; Figura 3).

Su distribución comprende desde México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, Guayana Francesa, Surinam, Venezuela, Colombia, Ecuador, Brasil y las Islas del Caribe. Crece

desde los 0 hasta 1 500 msnm, en bosques espinosos, bosques subcaducifolios y en las zonas del Pacífico (WFO, 2024).



Figura 3. Ejemplar adulto de *Bromelia karatas* in situ.

1.6 ESQUEMA GENERAL DEL ESTUDIO

En el Bosque Tropical Seco de Villa Allende se han documentado al menos 19 especies de bromelias, entre ellas *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* (Espinosa-Jiménez *et al.*, 2014), las cuales se colectaron para su identificación en el Herbario Eizi Matuda del Instituto de Ciencias Biológicas. Ambas especies se localizaron a lo largo del sendero y en terrenos aledaños en el vértice cinco de la zona de estudio. Para los individuos de *T. caput-medusae* se etiquetaron a los hospederos y se registró el número total de individuos por hospedero hasta tener un total de 50 ejemplares. En tanto que para *B. karatas* se etiquetaron 50 individuos.

La investigación inició una vez que se localizaron y registraron igual número de los individuos de ambas especies (Figura 4).

Datos ambientales. Se monitoreó la temperatura (°C) y humedad relativa (%) del microambiente durante el ciclo estacional de junio del 2023 a octubre de 2024 con *dataloggers* ubicados en dos puntos del sitio. Los datos se registraron cada hora durante los meses de cada estación. Se obtuvieron los datos de temperatura, humedad y precipitación de la estación meteorológica 7165 (CONAGUA) que es la más cercana al área de estudio, ubicada en Tuxtla Gutiérrez (Carretera Tuxtla - Chicoasén Km. 1.5, Fracc. Los Laguitos). En el estudio fenológico se midió la cantidad de luz (Lux) que recibió cada planta con un luxómetro (Fotolux MXFLU-001) y se multiplicó por 0.019 para obtener la Densidad de Flujo de Fotones Fotosintéticos (PPFD; $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$).

Fenología. El estudio fenológico reproductivo se realizó de manera observacional de julio del 2023 a junio del 2024. Los datos fenológicos se registraron de un total de 50 individuos de cada especie, ubicados a lo largo del sendero (Figura 1). Los registros fenológicos evaluados fueron el número de individuos en prefloración, número de botones florales, flores abiertas, flores senescentes, desarrollo de frutos, número de frutos desarrollados y número de frutos dispersados. Los registros se llevaron a cabo cada semana cuando se observó el inicio de floración, la presencia de botones florales y flores abiertas. Posteriormente, las visitas se efectuaron cada 15 días, de 8:00 a 12:00 hrs.

Fisiología. El análisis fisiológico se realizó de diciembre de 2023 a octubre de 2024, cinco meses de sequía y cinco de lluvia. Mensualmente se recolectaron 10 individuos por especie. Para *T. caput-medusae* se seleccionaron individuos de más de 12 cm de largo, mientras que para *B. karatas* se recolectaron de tres a cinco hojas por cada individuo juvenil. Las muestras se transportaron en fresco en bolsas de papel Kraft al Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal en la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas para la evaluación de ácidos orgánicos, pigmentos fotosintéticos, contenido relativo de agua; así como la densidad de tricomas y estomas.

Análisis de datos. La visualización del periodo de la fenología se hizo en el programa SigmaPlot 12.5, los patrones fenológicos y la estacionalidad de las fases reproductivas se analizó usando la estadística circular con el programa Oriana 4.0 (Kovach, 2018). Además de un análisis de correlación lineal entre las fases de la fenología y los factores ambientales del BTS.

Para el análisis de variables fisiológicas se aplicaron pruebas univariadas, Kruskal Wallis para determinar diferencias significativas entre la temporada seca y lluvia, así mismo se realizaron pruebas de correlación lineal para eliminar co-linealidades. Posteriormente se realizaron análisis exploratorios mediante Análisis de Redundancia (RDA) que permitieron identificar los factores ambientales que influyen en las respuestas observadas y un análisis de PERMANOVA para evaluar si existen diferencias de las características fisiológicas con las temporadas.

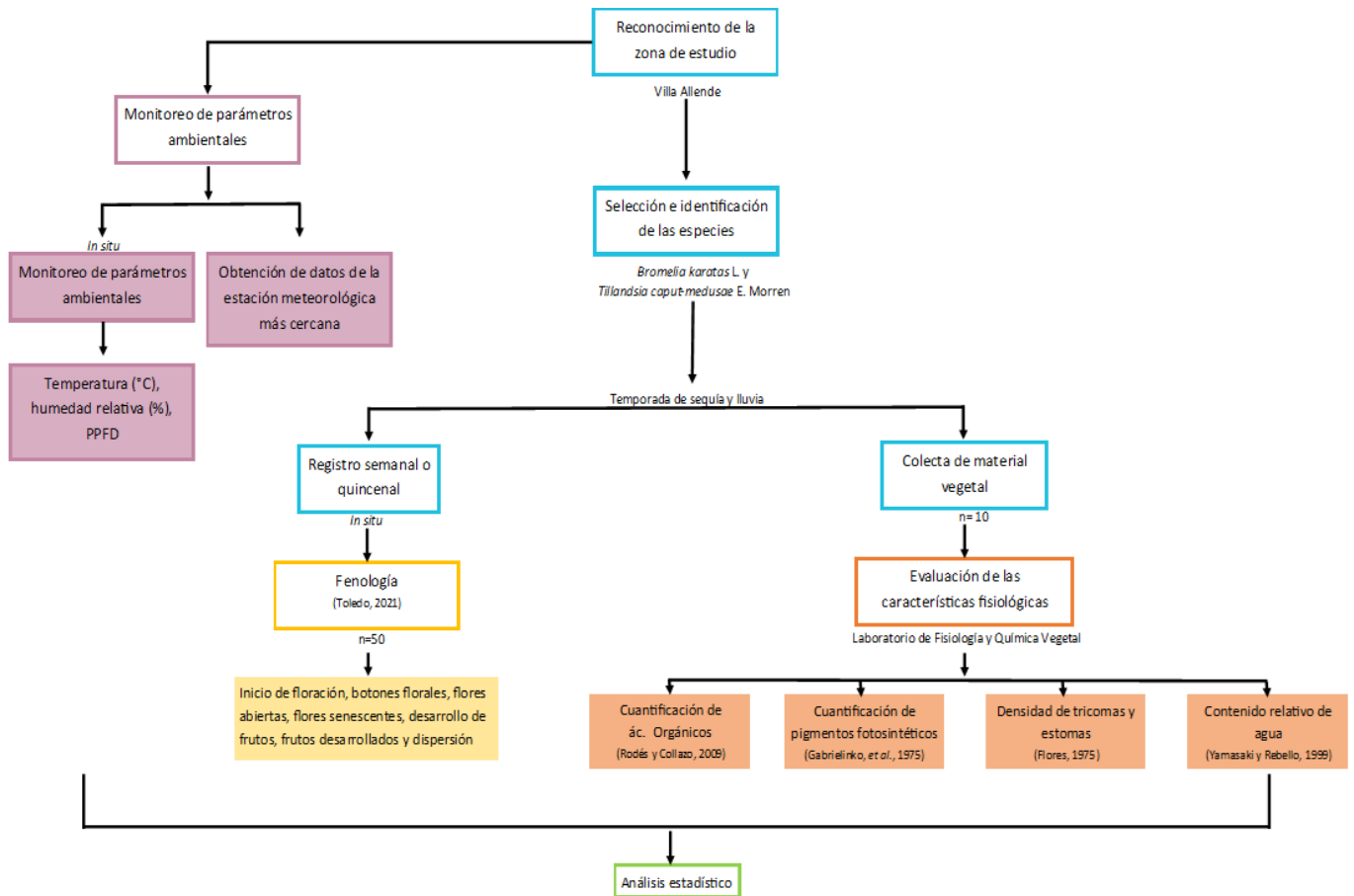


Figura 4. Esquema general del trabajo de ecofisiología de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren y *Bromelia karatas* L. en condiciones del Bosque Tropical Seco.

1.7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Azcón-Bieto, J. & Talón, M. (2008). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Madrid: McGraw-Hill – Interamericana. Madrid, España. 651.

Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales, *Ecosistemas*. 1-2 (21): 136-147.

Bradley, N. L., Leopold, A., Ross, J. & Huffaker, W. (1999). Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96 (17): 9701-9704.

Ceballos, G., Cantú, C. & Bezaury Creel, J. (2010). Áreas de conservación de las regiones prioritarias de las selvas secas, En: *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Editores: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury Creel, J. y Dirzo, R. México, D.F. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 349-368.

Comisión Estatal de Información Estadística y Geográfica. (CEIEG). (2024). Datos del municipio de San Fernando [en línea] disponible en <<https://ceieg.chiapas.gob.mx/info-estadistica/poblacion/079>> [consulta: 20 marzo 2024].

Coppens d'Ecckenbrugge, G. & Leal, F. (2003). Morphology, Anatomy and Taxonomy, in Bartholomew, In: *The Pineapple: Botany, Production and Uses*. Eds. D.P., Paull, R.E. and Rohrbarch, K.G. CAB International. New York. 13-32.

Diego-Escobar, M.V., Flores-Cruz, M. & Koch, S. (2013). *Flora de Guerrero*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 122.

Espejo-Serna, A. & López-Ferrari, A. R. (2018). La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*. 96 (3): 533-554.

Espinosa-Jiménez, J., López-Cruz, A., Pérez-Farrera, M. A. & López, S. (2014). Inventario Florístico de la cañada La Chacona-Juan Crispín y zonas adyacentes, Depresión Central de Chiapas, México. *Botanical Sciences*. 92 (2): 205-241.

García Martínez, R. (2017). *Diversidad de epífitas vasculares en un gradiente sucesional de la Selva Baja Caducifolia en San Fernando, Chiapas*. Tesis de Licenciatura. Chiapas: Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Givnish, T.J., Millam, K.C., Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso*. 23: 3-26.

Gouda, E.J., Butcher, D. & Gouda, C.S. (2023). Encyclopaedia of bromeliads, version 4. Utrecht: Utrecht University Botanic Gardens.

Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G., Hernández-García, M. & Sánchez González, A. (2003). Ecología de las plantas epífitas, *Chiapingo*. Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente. 9 (2): 101-111.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2010). Compendio de información geográfica municipal: San Fernando [en línea] disponible en <https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07079.pdf> [consulta: 20 marzo 2024].

Medina, E. (1977). Introducción a la ecofisiología vegetal. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. 116.

Medina, E. (1987). Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Revista Biología Tropical*. 35: 55-70.

Medina, E. (1990). Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*. 59: 71-100.

Miranda, F. (2015). La Vegetación de Chiapas. Ed. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. México. 686.

Rodríguez-Duque, D, Echeverry-Loaiza, Z, Loaiza, S, & Ruiz-Agudelo, L. (2021). La flora y la vegetación del Bosque Seco Tropical Hernán Victoria Mena, En: Bosque Seco Tropical Hernán Victoria Mena: Un refugio para la Biodiversidad de Cartago, Valle del Cauca. Eds. Rodríguez-Duque, D. & Henao-Isaza, J. Empresas Públicas de Cartago E.S.P Corporación Universitaria de Santa Rosa de Cabal. Cartago, Colombia. 17-38.

Rzedowski, J., (2006). Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 492.

Smith, L.B. & Downs, R.J. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae). List of flora Neotropical Monograph. 14 (2): 663-1492.

The World Flora Online. (WFO). (2024). *Bromelia karatas* L. Published on the Internet. Available at: <<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000341882>> [consulta: 26 agosto 2024].

Trejo, I. (2015). Bosques tropicales secos. *Okara*. 9 (2): 261-274.

Villalobos-Sánchez, G. (2013). El contexto físico y su importancia para la preservación de la biodiversidad. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

(CONABIO). La Biodiversidad de Chiapas: Estudio del estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas. México. 27-40.

Zizka, G., Schmidt, M., Schulte, K., Novoa, P. & König, K. (2009). Chilean Bromeliaceae: diversity, distribution and evaluation of conservation status. *Biodiversity and Conservation*. 18: 2449-2471.

CAPÍTULO 2. CARACTERIZACIÓN DE LA FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Tillandsia caput-medusae* Y *Bromelia karatas* EN EL BOSQUE TROPICAL SECO VILLA ALLENDE, SAN FERNANDO, CHIAPAS.

2.1 INTRODUCCIÓN

El Bosque Tropical Seco (BTS) es uno de los ecosistemas más amenazados del planeta, ya que enfrenta una acelerada pérdida debido a la conversión de tierras para la agricultura y ganadería. Además, es altamente vulnerable al cambio climático (Abernethy *et al.*, 2018; CONANP, 2020). Esta vegetación se caracteriza por una marcada estacionalidad con periodos de sequía que pueden durar de seis a siete meses lo que significa grandes desafíos para las plantas que lo habitan, ya que deben sobrevivir a condiciones ambientales altamente restrictivas. La disponibilidad de agua se considera el principal factor limitante en el BTS, pues regula procesos ecológicos, incluyendo los eventos fenológicos (Trejo, 2015; Neves *et al.*, 2017; Marques *et al.*, 2022).

La fenología estudia los eventos periódicos de los ciclos de vida de los organismos y su relación con factores bióticos y abióticos. En las comunidades vegetales, la fenología reproductiva (floración y fructificación; Williams-Linera y Meave, 2002) está influenciada por factores climáticos como la precipitación, la temperatura, el fotoperiodo y la radiación, que actúan como señales ambientales para sincronizar estos procesos con la actividad y disponibilidad de recursos para los polinizadores (Medina, 1987; Arroyo *et al.*, 1988; Bonilla & Zuloaga, 1994; Wright & Calderón, 2018). En los BTS la floración está frecuentemente relacionada con la temporada de seca, ocurriendo a mediados y finales de este periodo (Rzedowski, 2006; Berdugo-Lattke & Rangel-Ch, 2015); sin embargo, el evento de floración se encuentra más estudiado en especies leñosas en comparación con las herbáceas como las bromelias, en este contexto, la fenología reproductiva resulta clave para comprender los patrones de floración y fructificación de las bromelias con las condiciones del entorno (Morellato *et al.*, 2013; Parra-Tabla *et al.*, 2017).

En las especies de la subfamilia Bromelioideae, las semillas de los frutos carnosos son dispersadas principalmente por vertebrados, mientras que las semillas plumosas de las especies de la subfamilia Tillandsioideae son dispersadas por el viento (Mondragón *et al.*, 2011). En el BTS, las bromelias epífitas y terrestres desempeñan un papel ecológico significativo, por ejemplo, *Tillandsia caput-medusae* es una epífita que tiene la capacidad de captar agua y nutrientes del aire, por lo tanto, contribuye a la estructura y funcionalidad del ecosistema. Por

otro lado, *Bromelia karatas* es una bromelia terrestre que al formar parte del sotobosque proporciona microhábitats para una amplia variedad de fauna. Ambas especies ofrecen un microambiente y recursos alimenticios como néctar y frutos para polinizadores y dispersores (Benzing, 2000). Así, estas especies de bromelias muestran estrategias reproductivas influenciadas por presiones ambientales y ecológicas que determinan su floración y fructificación (SanMartín-Gajardo & Morellato, 2003).

El estudio de la fenología reproductiva dentro del mismo género o familia, permite evaluar la importancia de la estacionalidad climática y las interacciones ecológicas, para comprender el funcionamiento de los ecosistemas, las comunidades y sus dinámicas; sin embargo, estos estudios suelen centrarse en árboles, arbustos o especies de importancia económica por lo que los estudios de las herbáceas o epífitas son escasos (SanMartín-Gajardo & Morellato, 2003; Morellato *et al.*, 2013; Escobedo-Sarti & Mondragón, 2016). Por lo tanto, el objetivo de este estudio se centra en caracterizar la fenología reproductiva de las bromelias *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* de hábito distinto y relacionarla con las condiciones ambientales del BTS, donde ambas especies coexisten.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Fenología reproductiva: El estudio de la fenología reproductiva se realizó de manera observacional de julio del 2023 a junio del 2024. Se seleccionaron 50 individuos de diferentes tamaños de cada especie previamente identificados.

Se tomaron en cuenta siete fases de la fenología reproductiva: (1) Prefloración: en *T. caput-medusae* esta fenofase se consideró cuando se observó el desarrollo del escapo floral y las brácteas de color amarillo verdoso. En *B. karatas* se consideró momentos antes del inicio de la floración, cuando las hojas internas y las brácteas primarias se tornaron de color rojo brillante, mientras que las hojas externas eran de color morado, y las hojas comenzaron a separarse; (2) Botones florales: esta fenofase se registró cuando se observaron las flores inmaduras, con los pétalos cerrados, en *T. caput-medusae* pétalos de color violeta con la punta blanca y en *B. karatas* los pétalos de color lila sobresaliendo del tomento café; (3) Flores abiertas: en *T. caput-medusae* esta fenofase se contempló cuando el pistilo y los estambres estaban expuestos. En *B. karatas* con la apertura de los pétalos, los cuales se tornaron de color morado claro a morado oscuro dependiendo su estado de madurez; (4) Flores senescentes: se tomó en cuenta esta fenofase para ambas especies cuando las flores se marchitaron, es decir, el color de pétalos cambió a marrón oscuro; (5) Frutos en desarrollo: esta fenofase se consideró posteriormente a la fecundación de las flores, cuando los frutos comenzaron a formarse. En *T. caput-medusae* se tomó en cuenta cuando la infrutescencia presentó un color verde claro. En *B. karatas* cuando la infrutescencia se tornó a color amarillo claro sobresaliendo del tomento; (6) Frutos desarrollados: se consideró esta fenofase cuando los frutos se encontraban totalmente formados, durante el periodo de maduración, en *T. caput-medusae* cuando los frutos se tornan a color verde oscuro con una longitud de tres a cuatro centímetros. En *B. karatas*, cuando los frutos se tornan color rosa o rojo brillante y sobresalen del tomento; (7) Dispersión de semillas: en *T. caput-medusae* se registró esta fenofase durante la apertura de los frutos para liberar semillas y en *B. karatas* cuando los frutos se desprendieron de la infrutescencia.

Posteriormente, se registró el número de individuos en cada una de las fenofases. Los registros se hicieron un día a la semana de 8:00 a 12:00 hrs., cuando se observó el inicio de floración, la presencia de botones florales y flores abiertas. A partir de las flores senescentes y

hasta la dispersión de las semillas, las visitas se efectuaron cada 15 días (Montes *et al.*, 2014; modificado de Toledo *et al.*, 2021).

Condiciones ambientales: Se registraron de forma continua los parámetros ambientales de temperatura (°C), humedad relativa (%), punto de rocío (°C), densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD; $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$) y precipitación (mm) durante julio del 2023 a junio del 2024. Los datos de temperatura y humedad relativa se registraron cada 60 min con dos sensores (Elitech RC-51H), que se colocaron con una distancia aproximada de 3,000 m entre ellos, uno al inicio del sendero y el segundo al final. Con estos datos se obtuvo el punto de rocío de acuerdo con la siguiente fórmula: $x = \ln (\text{Humedad relativa } [\%] / 100) + \text{Temperatura } [^{\circ}\text{C}] / (243.04 + \text{Temperatura } [^{\circ}\text{C}])$. Se realizó el promedio mensual del punto de rocío con los datos obtenidos. La Densidad de Flujo de Fotones Fotosintéticos (PPFD; $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), se obtuvo al multiplicar los valores de Lux por 0.019. Para medir la cantidad de luz (Lux) que recibió cada planta se usó un luxómetro (Fotolux MXFLU-001), las mediciones se realizaron los días en que se registró la fenología reproductiva, durante 4 h, de las 8:00 a las 12:00 hrs., por lo tanto, se obtuvieron 100 datos por día, y se promediaron por mes para cada especie. Los valores de precipitación diaria de julio de 2023 a junio de 2024 se obtuvieron de la estación meteorológica número 7165 de CONAGUA, en Tuxtla Gutiérrez, que se localiza a 5 826 m del sitio de estudio.

Análisis de datos. Para el análisis fenológico se usó el número de observaciones de cada fase por mes. A cada mes se le asignó un grado comenzando con enero (15°) hasta llegar a diciembre (345°). Los patrones fenológicos y la estacionalidad de las fases reproductivas se analizaron mediante la estadística circular con el programa Oriana 4.0 (Kovach, 2018). Por cada fase se calculó el vector o ángulo medio (μ), el largo del vector medio (r) y la prueba de Rayleigh (Z y p). El ángulo medio representa el promedio de los datos de la actividad fenológica y r es el grado de agregación temporal o sincronía de actividad de la fase para cada especie. Valores altos de r (> 0.5) indican la sincronía o agregación estacional (Morellato *et al.*, 2010; Sigrist *et al.*, 2018). La prueba de Rayleigh (Z) se aplicó para probar la hipótesis nula de que no hay una dirección media de la población. La hipótesis (H_0) establece que las muestras de la población están distribuidas uniformemente alrededor del círculo; la hipótesis alternativa (H_A) prueba que las muestras de una población no presentan una distribución circular uniforme. Esto quiere decir que cuando hay una distribución uniforme la fase no es estacional. Las gráficas se realizaron con el programa estadístico SigmaPlot 12.5.

Por último, se realizó una prueba de correlación de la fenología reproductiva con las condiciones ambientales del Bosque Tropical Seco, en el programa estadístico Past 4.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Caracterización de la fenología reproductiva de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas*.

En *Tillandsia caput-medusae* el proceso de floración tuvo una duración de tres meses, sin embargo, no se observaron flores abiertas. La fase de prefloración se registró hacia el final de la temporada de seca y continuó durante un mes de lluvias. Los botones florales y la senescencia de las flores se observaron exclusivamente durante la temporada de lluvia. La fructificación se extendió por diez meses, iniciando su desarrollo durante la temporada de lluvia. Los frutos desarrollados se observaron durante toda la temporada de sequía, mientras que la dispersión ocurrió al final de esta.

Para *Bromelia karatas*, la floración tuvo una duración de cuatro meses. La fase de prefloración comenzó a mediados de la temporada de sequía y culminó al inicio de lluvias. Los botones florales, flores abiertas y flores senescentes se observaron al final de la temporada seca y a mediados de la lluvia. El desarrollo de los frutos se registró durante la temporada de lluvia con una duración de cuatro meses. Los frutos totalmente desarrollados se observaron en los últimos meses de lluvia y al inicio de secas. No se logró observar la fase de dispersión ya que el individuo se encontró con evidencia de corte en las hojas y sin los frutos (Figura 5).

Año	2023						2024					
Temporada	lluvia						seca				lluvia	
Mes	jul	ago	sept	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun
<i>Tillandsia caput-medusae</i>	Δ○⊗□	○⊗□	⊗□	□	☑	☑	☑	☑	Δ☑⊗	Δ☑⊗	○	○
<i>Bromelia karatas</i>	○●⊗□	□	□	☑	☑	☑	☑	Δ	Δ	Δ○●⊗□	Δ○●⊗□	□

Figura 5. Caracterización de la fenología reproductiva de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* durante un ciclo estacional en el Bosque Tropical Seco. Símbolos: Δ prefloración; ○ botones florales; ● flores abiertas; ⊗ flores senescentes; □ desarrollo de frutos; ☑ frutos desarrollados y ⊗ dispersión.

2.3.2 Fenología reproductiva de *Tillandsia caput-medusae*.

Se registraron seis fases de la fenología reproductiva de *T. caput-medusae* (Figura 6). Todas las fases fueron unimodales y sincrónicas ($r > 0.8$) con excepción de los frutos desarrollados ($r = 0.563^\circ$; Cuadro 1; Figura 7). La fase de prefloración se registró durante julio de 2023 y de marzo a abril de 2024, alcanzó su intensidad media estimada en abril ($\mu = 93.32^\circ$). La etapa de botones florales ($\mu = 189.534^\circ$) y de senescencia de las flores ($\mu = 181.225^\circ$) se registraron durante la primera semana de julio. El desarrollo de los frutos tuvo una duración de tres meses de julio a septiembre y con un desarrollo promedio durante agosto ($\mu = 234.137^\circ$), los frutos desarrollados duraron seis meses, de octubre a abril, con un promedio durante la primera semana de enero ($\mu = 0.563^\circ$). Por último, la dispersión tuvo su máxima intensidad en abril ($\mu = 103.482^\circ$). Estos datos sugieren la estacionalidad de la población en cada una de las fases fenológicas ($z > 0.5$).

Cuadro 1. Variables descriptivas del análisis de estadístico circular aplicados para las fases registradas en *T. caput-medusae*.

	Fenología reproductiva	Observaciones (No.)	Media del vector (μ)	Fecha media	Longitud media del vector (r)	Prueba de Rayleigh (z)	Prueba de Rayleigh (p)
Floración	Prefloración	19	93.32°	02-abr	0.814	12.906	4.64E-07
	Botones florales	73	189.534°	08-jul	0.885	58.63	<1E-12
	Flores senescentes	96	181.225°	01-jul	0.960	83.68	<1E-12
Fructificación	Desarrollo de frutos	67	234.137°	22-ago	0.939	60.565	<1E-12
	Frutos desarrollados	153	0.563°	01-ene	0.562	49.565	<1E-12
	Dispersión	19	103.482°	12-abr	0.993	19	1.94E-08

Para obtener la fecha media se convirtieron los días del año en grados.

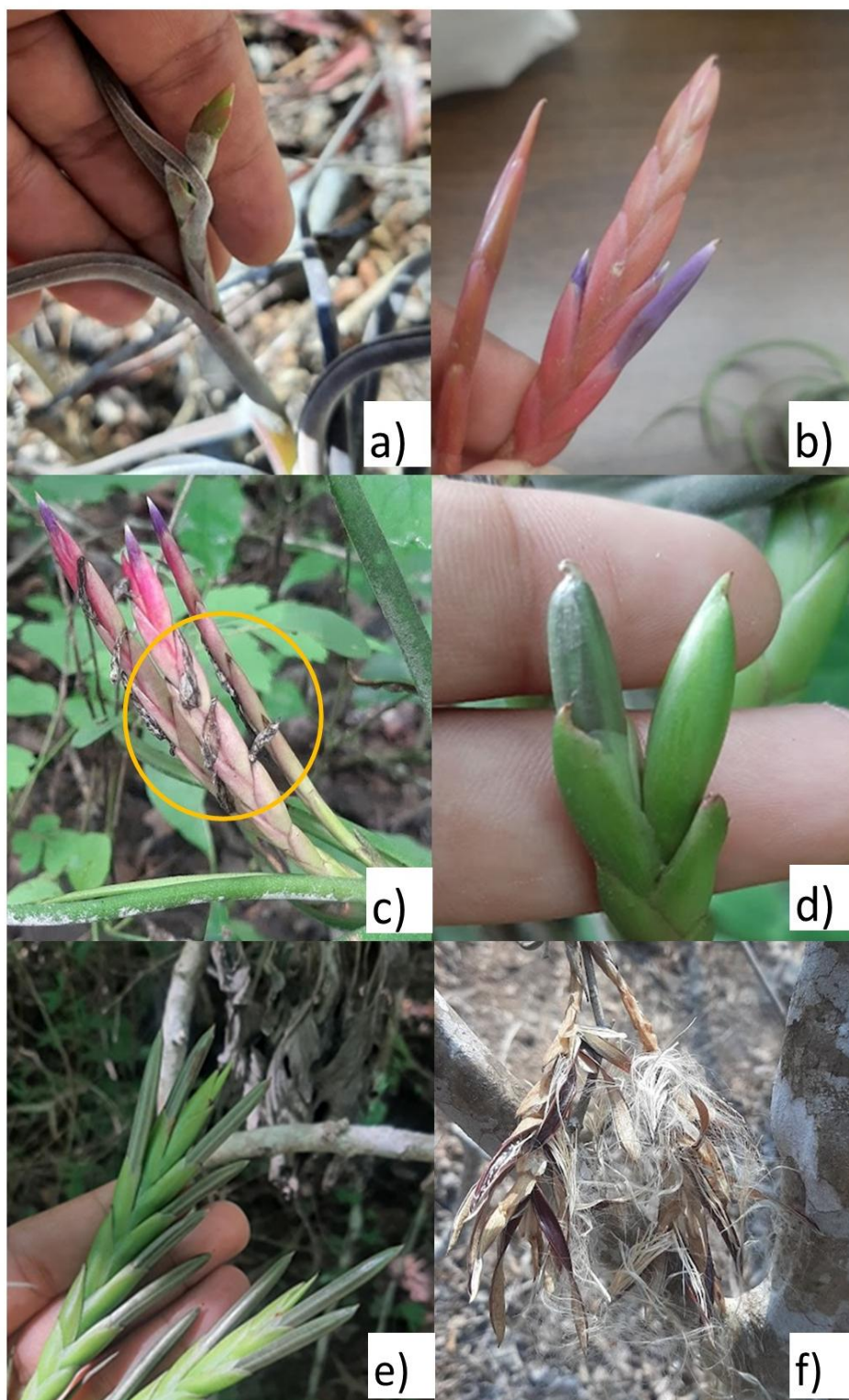


Figura 6. Fenología reproductiva de *Tillandsia caput-medusae*. Prefloración (a); botones florales (b); flores senescentes encerradas en el círculo amarillo (c); desarrollo de frutos (d); frutos desarrollados (e), dispersión de semillas (f).

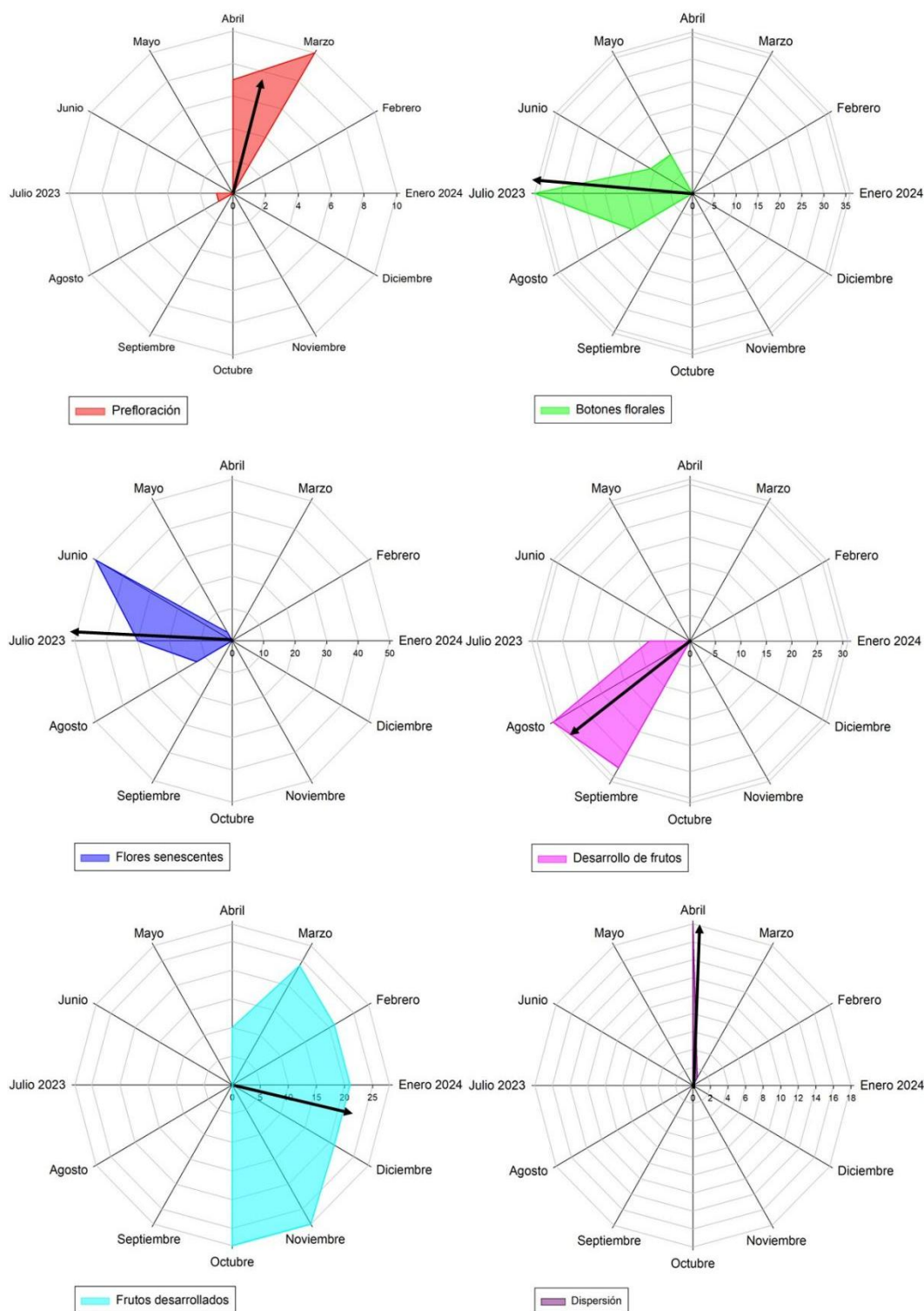


Figura 7. Índice de la actividad fenológica de *T. caput-medusae* durante un ciclo anual de junio de 2023 a julio de 2024. Las zonas sombreadas indican la correspondiente fase fenológica en el mes que ocurrió y el vector promedio (r) se indica con una flecha negra.

2.3.3 Fenología reproductiva de *Bromelia karatas*.

Se registraron seis fases de la fenología reproductiva de *B. karatas* (Figura 8), todas fueron unimodales y sincrónicas ($r > 0.7$; Cuadro 2; Figura 9). La fase de prefloración tuvo una duración de cuatro meses de febrero a mayo. Los botones florales, flores abiertas y flores senescentes tuvieron una duración de cuatro meses, de abril a julio. La intensidad media estimada para los botones florales fue en la primer semana de mayo ($\mu = 123.03^\circ$), al igual que la senescencia de las flores ($\mu = 122.82^\circ$) y las flores abiertas en la tercera semana de abril ($\mu = 111.179^\circ$). El desarrollo de frutos se registró de mayo a agosto, la intensidad máxima se registró en la segunda semana de junio ($\mu = 0.935$), y estuvieron presentes durante un periodo de cinco meses (septiembre a enero) y la media estimada fue a inicios de noviembre ($\mu = 312.261^\circ$).

Cuadro 2. Variables descriptivas del análisis estadístico circular aplicados para las fases registradas en *B. karatas*.

	Fenología reproductiva	Observaciones (No.)	Media del vector (μ)	Fecha media	Longitud media del vector (r)	Prueba de Rayleigh (z)	Prueba de Rayleigh (p)
Floración	Prefloración	4	90°	29-mar	0.846	2.864	0.046
	Botones florales	90	123.03°	01-may	0.835	62.775	<1E-12
	Flores abiertas	34	111.179°	19-abr	0.967	31.823	<1E-12
	Flores senescentes	436	122.82°	02-may	0.914	364.211	<1E-12
Fructificación	Desarrollo de frutos	570	163.183°	11-jun	0.935	511.49	<1E-12
	Frutos desarrollados	126	312.261°	07-nov	0.75	70.85	<1E-12

Para obtener la fecha media se convirtió a los días del año a grados

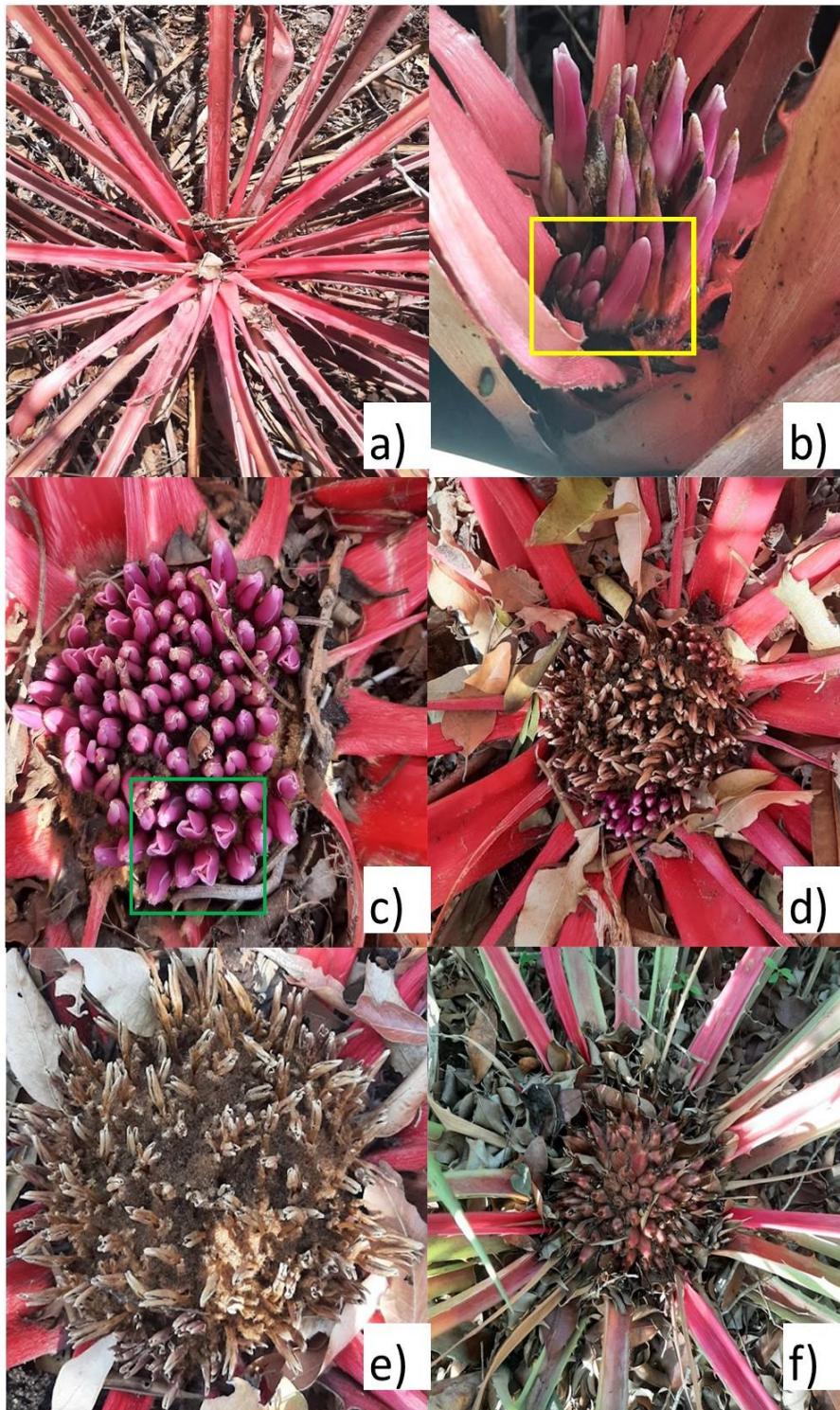


Figura 8. Fenología reproductiva de *Bromelia karatas*. Prefloración (a); botones florales (recuadro amarillo) (b); flores abiertas (recuadro verde) (c); flores senescentes (d), desarrollo de frutos (e), frutos desarrollados (f).

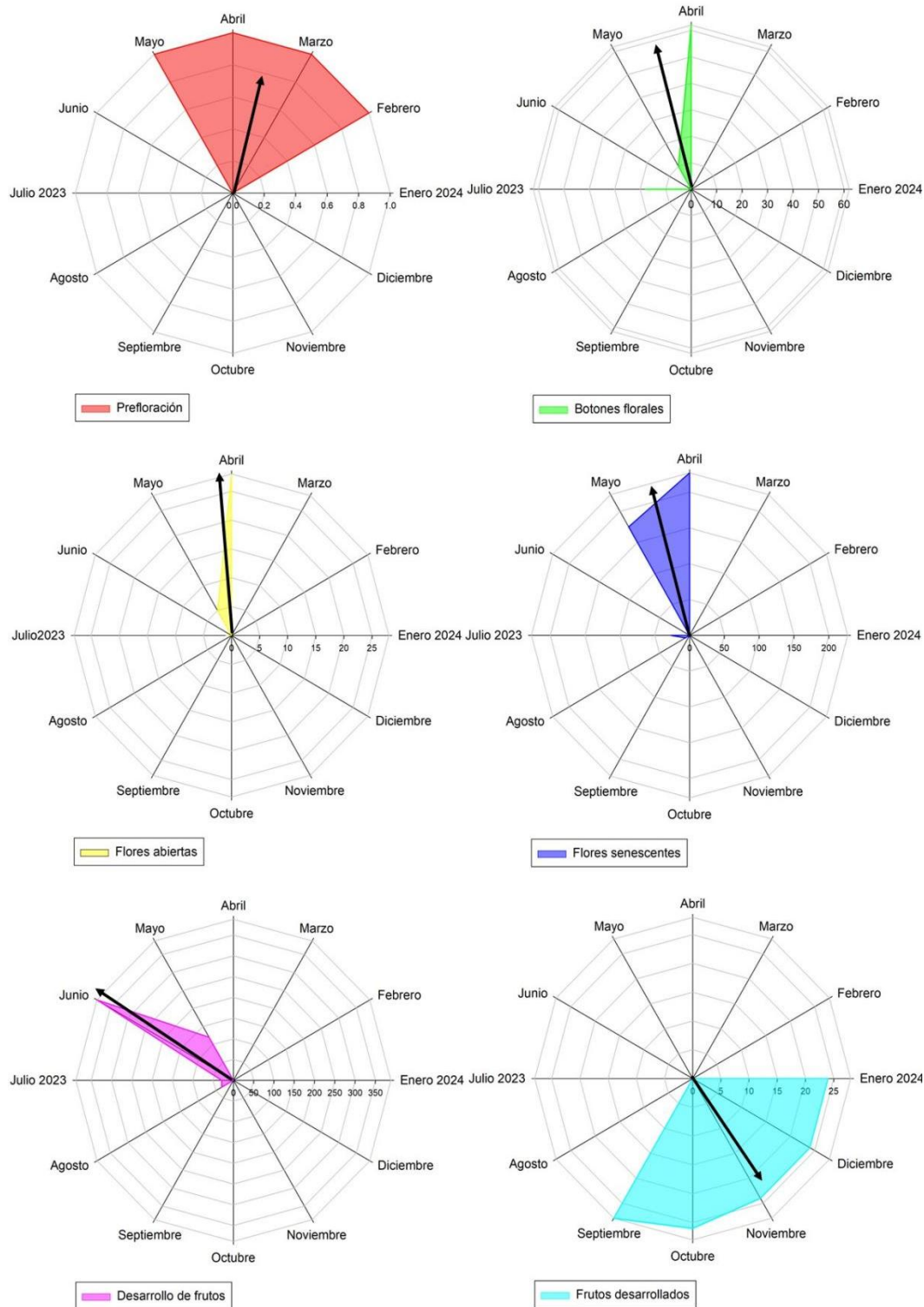


Figura 9. Índice de la actividad fenológica de *B. karatas* durante un ciclo anual de junio de 2023 a julio de 2024. Las zonas sombreadas indican la fase fenológica correspondiente en el mes que ocurrió y el vector promedio (r) se indica con una flecha negra.

2.3.4 Relación de las fases de la fenología reproductiva con las condiciones ambientales de la temporada de sequía y lluvia del BTS.

Las fases de la fenología reproductiva de *T. caput-medusae* están relacionadas, principalmente, con la temperatura, humedad y precipitación (Figura 10). La prefloración presenta una relación negativa fuerte con la humedad relativa máxima ($r = -0.74$) y una relación positiva con la temperatura máxima ($r = 0.53$). Por otra parte, la precipitación tiene una correlación positiva con los botones florales ($r = 0.83$) y las flores senescentes ($r = 0.43$), esta última también se relaciona positivamente con la humedad relativa máxima ($r = 0.57$). El proceso de fructificación requiere diferentes condiciones ambientales dependiendo de la etapa de maduración; la precipitación influye positivamente en el desarrollo de frutos ($r = 0.67$), mientras que en los frutos desarrollados influye negativamente ($r = -0.54$), así como la temperatura mínima ($r = -0.75$). Por último, la temperatura máxima durante la temporada de sequía propicia el proceso de dispersión ($r = 0.74$).

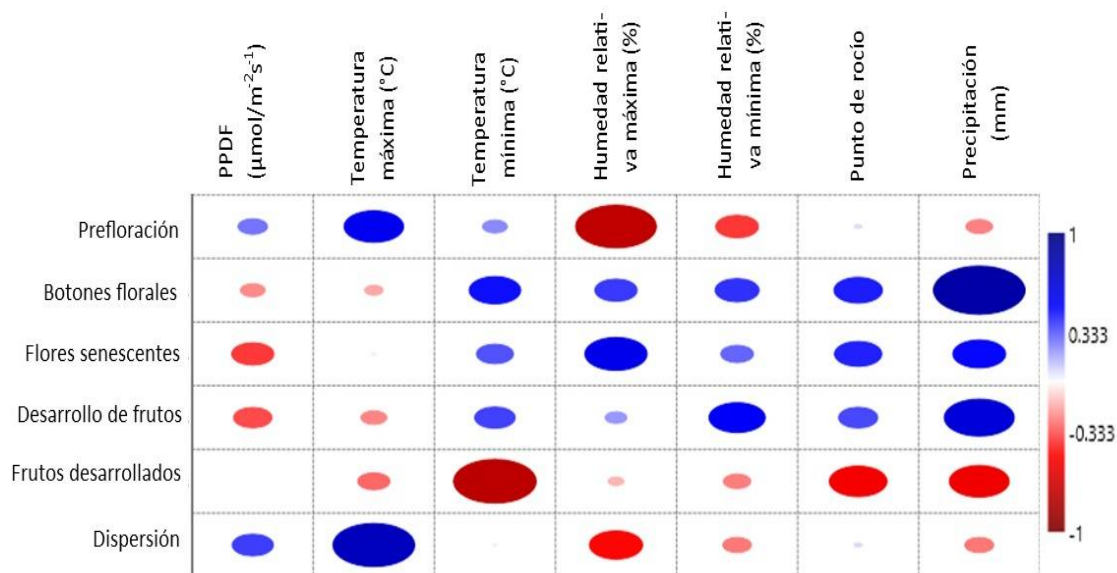


Figura 10. Relación de las fases de la fenología reproductiva de *Tillandsia caput-medusae* con las condiciones ambientales del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Los círculos azules representan correlaciones positivas y los círculos rojos correlaciones negativas. El tamaño de los círculos de color representa la fuerza de correlación de -1 a 1, PPFD = densidad de flujo de fotones fotosintéticos.

Las fases de la fenología reproductiva de *Bromelia karatas* están relacionadas con la temperatura, la radiación solar y la humedad (Figura 11). La prefloración requiere condiciones altas de PPDF ($r = 0.93$), además está correlacionada negativamente con la humedad relativa máxima (-0.80). De igual forma, la temperatura máxima y la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPDF) influyen positivamente con los botones florales ($r = 0.71$ y 0.48), flores abiertas ($r = 0.79$ y $r = 0.55$) y flores senescentes ($r = 0.81$ y $r = 0.53$). Sin embargo, el proceso de fructificación requiere condiciones ambientales moderadas; el desarrollo de frutos presenta correlación positiva débil ($r < 0.3$) con todas las condiciones ambientales, excepto la humedad relativa mínima y la precipitación, por otra parte, los frutos desarrollados tienen correlación negativa moderada ($r \sim 0.40$) con PPDF, temperatura máxima, mínima y el punto de rocío.

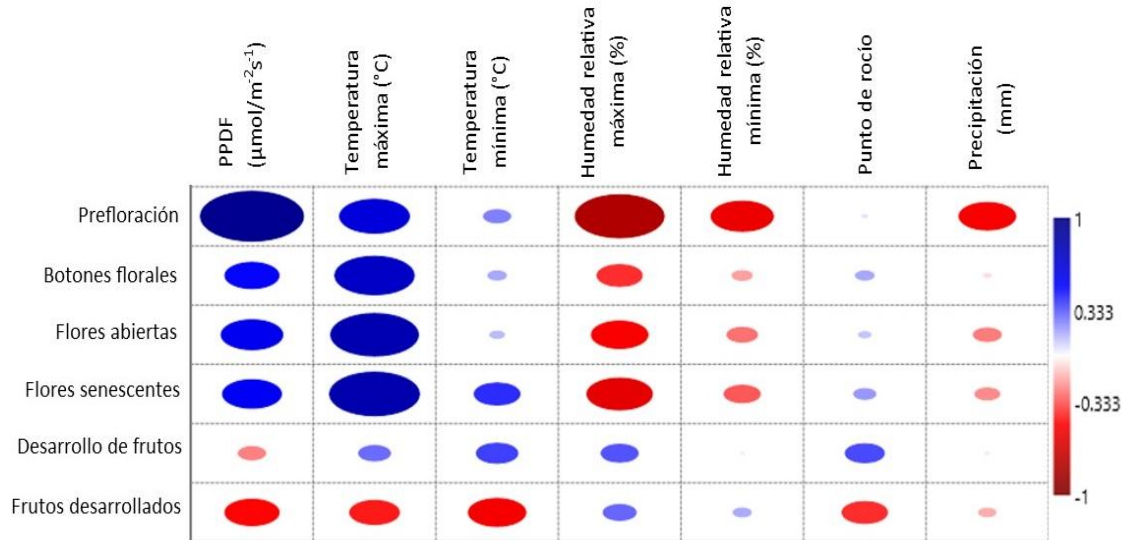


Figura 11. Relación de las fases de la fenología reproductiva de *Bromelia karatas* con las condiciones ambientales del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Los círculos azules representan correlaciones positivas y los círculos rojos correlaciones negativas. El tamaño de los círculos y la intensidad de color representan la fuerza de correlación de -1 a 1.

2.4 DISCUSIÓN

La prefloración de *Tillandsia caput-medusae* se registró al final de la temporada seca y se extendió durante el primer mes de lluvias; sin embargo, esta fase fenológica no ha sido ampliamente reportada en la literatura, ya que la mayoría de los estudios se enfocan principalmente en las fases de floración y fructificación (Williams-Linera & Meave, 2002).

La fenología floral observada —específicamente el desarrollo de botones florales y flores senescentes— presentó un patrón estacional, similar al de otras especies de bromelias epífitas como *Tillandsia loliacea*, *T. duratii* y *T. recurvifolia* (Gomes *et al.*, 2020). En *T. caput-medusae*, este proceso tuvo una duración de cinco meses, coincidiendo con la temporada de lluvias, un patrón que también se ha documentado en 41 % de las epífitas de bosques tropicales y subtropicales (Ramírez-Martínez *et al.*, 2021), en 74 % de las especies del bosque montano en Chile (Cascante-Marín *et al.*, 2017) y en 72 % de las bromelias en la Serra da Piedade, Brasil (Marques & de Lemos-Filho, 2008).

No se observaron flores abiertas en *Tillandsia caput-medusae*, pero tanto los botones florales como las flores senescentes mostraron una correlación positiva con la humedad relativa, como también se ha reportado para el proceso de floración en *T. recurvifolia*, y con la precipitación, similar a lo observado en *T. duratii* (Gomes *et al.*, 2020). Este patrón contrasta con lo observado en *T. limbata* (Téllez-Baños *et al.*, 2024) y *T. carlos-hankii* (López-López *et al.*, 2021), que florecen principalmente durante la estación seca.

La asociación de la floración con la precipitación podría estar relacionada con la alta demanda hídrica del proceso floral, lo cual también constituye una estrategia adaptativa, para que al iniciar la floración durante la época húmeda permite que los frutos se desarrollen y maduren durante la temporada de seca, cuando las condiciones favorecen su dispersión (Escobedo-Sarti, 2007).

El proceso de fructificación —incluyendo tanto el desarrollo de frutos como la presencia de frutos completamente formados y dispersión— tuvo una duración de diez meses. En *Tillandsia*

purpurea, por ejemplo, la fructificación ocurre durante los meses con mayor disponibilidad de agua y se ha relacionado con niveles elevados de humedad relativa (Villasantes-Benavides *et al.*, 2022). Un patrón similar se observó en *T. caput-medusae*, en la cual la fase inicial de fructificación (desarrollo de frutos) mostró una asociación positiva con la precipitación y la humedad relativa. No obstante, la fase de frutos desarrollados parece desarrollarse durante la temporada de sequía, caracterizadas por baja o nula precipitación y temperaturas elevadas. Como se ha propuesto previamente, el inicio de la fructificación en la temporada húmeda puede asegurar la maduración y posterior dispersión de los frutos durante la temporada seca, cuando las condiciones son más favorables para la deshidratación de las cápsulas y el transporte anemócoro de las semillas (Escobedo-Sarti, 2007).

En *Tillandsia caput-medusae*, la dispersión de semillas o dehiscencia estuvo promovida por las temperaturas máximas y ocurrió durante los dos últimos meses de la temporada seca (marzo y abril). Este patrón es similar a lo reportado por Janzen (1967); Marques & de Lemos-Filho (2008), quienes señalan que, en bromelias con semillas aladas o plumosas, como las del género *Tillandsia*, la dispersión ocurre preferentemente durante la temporada seca, cuando los vientos son más intensos y la humedad ambiental es baja.

Adicionalmente, durante la temporada de sequía, más del 75 % de la vegetación del bosque tropical subcaducifolio (BTS) pierde sus hojas, lo que favorece la dispersión efectiva de las semillas epífitas al reducir barreras físicas y aumentar la incidencia del viento (Ramírez-Martínez & Mondragón, 2020); sin embargo, en campo se observó que muchas de las semillas se pegan a la planta madre y ahí inician la germinación y crecimiento.

Montes *et al.* (2014), describieron la duración de cada fase fenológica en *Bromelia karatas*; sin embargo, no especificaron los meses ni la temporada en que ocurrieron. En su estudio, la fase de prefloración tuvo una duración de aproximadamente 30 d. En contraste, registramos que esta fase se extendió por un periodo de cuatro meses, iniciando a mediados de la temporada seca y concluyendo durante el primer mes de lluvias (junio).

La fenología floral de *Bromelia karatas* —incluyendo la presencia de botones florales, flores abiertas y flores senescentes— se registró al final de la temporada seca y al inicio de la temporada de lluvias, con su máxima actividad floral al final de la temporada seca. Este patrón es

similar a lo reportado por Montes *et al.* (2014), quienes documentaron que la floración de *B. karatas* ocurre durante dos meses de la estación seca en Colombia.

Resultados similares se han observado en *Puya trianae*, cuya floración alcanza su punto máximo durante la temporada seca (Restrepo-Chica & Bonilla-Gómez, 2017), así como en diversas especies arbóreas propias de los bosques tropicales secos (Berdugo-Lattke & Rangel-Ch., 2015). En contraste, Marques & de Lemos-Filho (2008) reportaron que el 72 % de las bromelias con hábitos xéricos —tanto epífitas como terrestres— presentan su floración durante la temporada de lluvia, lo que evidencia la diversidad de las estrategias fenológicas dentro de la familia Bromeliaceae.

Montes *et al.* (2014), reportaron que el periodo de fructificación en *B. karatas* se puede extender hasta seis meses. En el presente estudio, se registró una duración de aproximadamente nueve meses, iniciando en la temporada de lluvias. El desarrollo de frutos sugiere una correlación positiva con la precipitación, patrón que también ha sido observado en otras especies de herbáceas del BTS de Churumuco, Michoacán, México (Cortés-Flores *et al.*, 2019).

No fue posible observar el proceso de dispersión en *B. karatas*; esto podría atribuirse al consumo por parte de la población local, ya que se ha documentado que sus frutos son comestibles (Hornung-Leoni, 2011) y tienen usos medicinales tradicionales (Mayo-Mayo *et al.*, 2024). Los patrones fenológicos de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* muestran una clara adaptación a las condiciones estacionales del bosque tropical subcaducifolio. La sincronía de la floración y fructificación con la precipitación, la humedad y la temperatura sugiere estrategias reproductivas que optimizan la maduración y dispersión de semillas. La floración al final de la sequía y la dispersión durante esta misma temporada reflejan una respuesta fenológica eficiente, favorecida por la defoliación y el aumento del viento. Estos resultados sugieren que podrían presentar plasticidad fenológica adaptativa frente a la variabilidad climática, influida además por factores antropogénicos como el aprovechamiento de los frutos.

2.5 CONCLUSIONES

- La fenología reproductiva de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* tiene las fases de prefloración y de frutos desarrollados simultáneas en el periodo seco del Bosque Tropical Seco. Sin embargo, el periodo de la floración (formación de botones florales, flores abiertas y flores senescentes) las distingue, para *B. karatas* ocurre en temporada de sequía mientras que en *T. caput-medusae* ocurre en la temporada de lluvia. En ambas especies la fructificación inicia en la temporada de lluvias (desarrollo de frutos) con distinta duración.
- Las fases reproductivas de *T. caput-medusae* demuestran una asociación positiva con humedad y precipitación durante floración, con las altas temperaturas y baja humedad durante fructificación y dispersión, mientras que las fases reproductivas de *B. karatas* están asociadas positivamente a la radiación, a las temperaturas elevadas durante la floración, y moderadamente la humedad relativa durante la fructificación.

2.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aberthy, K., Bush, E., Forget, P. M., Mendoza, I & Mollerato, P. (2018). Current issues in tropical phenology: a synthesis. *Biotropica*. 50 (3): 477-482.

Arroyo, M. T., Squeo, F.A., Armesto, J. J. & Villagrán, C. (1988). Effects of aridity on plant diversity in the Northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75 (1): 55-78.

Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press. Cambridge. 698.

Berdugo-Lattke, M. L. & Rangel-Ch, J. O. (2015). Composición florística del bosque tropical seco del Santuario “Los Besotes” y fenología de especies arbóreas dominantes (Valledupar, Cesar, Colombia). *Colombia Forestal*. 18 (1): 87-103.

Bonilla, M. A & Zuloaga, G. (1994). Fenología de algunas especies de plantas del páramo El Granizo, Monserrate (Cundinamarca, Colombia). En: *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia Tomo II*. Eds. Mora-Osejo, L. E. & Sturm, H. Editorial Guadalupe, Bogotá, Colombia. 485-501.

Cascante-Marín, A., Trejos, C. & Alvarado, R. (2017). Association between rainfall seasonality and the flowering of epiphytic plants in a Neotropical montane forest. *Biotropica*. 49 (6): 912-920.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2020). Planeaciones forestales para disminuir la vulnerabilidad de las selvas secas. Disponible en: <https://www.gob.mx/conanp/articulos/plantaciones-forestales-para-disminuir-la-vulnerabilidad-de-las-selvas-secas?idiom=es> [Consulta: 31 de agosto de 2024].

Cortés-Flores, J., Cornejo-Tenorio, G., Urrea-Galeano, L. A., Andresen, E., González-Rodríguez, A. & Ibarra-Manríquez, G. (2019). Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia*, 189 (1), 159-169.

Escobedo-Sarti, G. J. (2007). *Biología de la reproducción de Tillandsia prodigiosa*. Tesis de maestría. Oaxaca: Centro Interdisciplinario de Investigación el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca.

Escobedo-Sarti, G. J. & Mondragón, D. (2016). Flowering phenology of *Catopsis compacta* (Bromeliaceae), a dioecious epiphyte in an oak forest. *Botanical Sciences*. 94 (4): 729-736.

Gomes, A. C., Ferreira, B.H.S., Souza, C. S., Arakaki, L. M. M., Aoki, C., Paggi, G. M. & Sigrist, M. R. (2020). Adaptive response of extreme epiphyte *Tillandsia* species (Bromeliaceae) is demonstrated by different sexual reproduction strategies in the Brazilian Chaco. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 192 (4): 840-854.

Hornung-Leoni, C. T. (2011). Bromeliads: traditional plant food in Latin America since prehispanic times. *Polibotánica*. 32: 219-229.

Janzen, D. H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*. 21 (3): 620-637.

Kovach, W. (2018). Oriana for Windows, versión 4.0. Kovach Computer Services, Pentraeth. Disponible en: <https://www.kovcomp.co.uk/>

López-López, J. I., Parra-Tabla, V. & Mondragón, D. (2021). Variation in the flowering phenology of an epiphytic bromeliad along an elevational gradient. *Acta Biológica Colombiana*. 26 (1): 42-53.

Marques, A. R., & de Lemos-Filho, J. P. D. (2008). Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 22: 417-424.

Marques, L., Hufkens, K., Bigler, C., Crowther, T. W., Zohner, C. M. & Stocker, B. D. (2022). Acclimation of phenology relieves leaf longevity constraints in deciduous forests. *Nature Ecology & Evolution*. 7: 198-204.

Mayo-Mayo, S., Cruz León, A. & Argueta Villamar, A. (2024). Dialogue of knowledge in traditional herbal medicine in Mé'pháá and Tu'un savi indigenous peoples in the mountain of Guerrero, México. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*. 23 (3): 410-436.

Medina, E. (1987). Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Revista de Biología Tropical*, 35, 55-70.

Medina, E. (2024). Principios de ecofisiología vegetal. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. 414.

Mondragón, D., Ramírez Morillo, I. & García-Franco, J. G. (2011). La Familia Bromeliaceae en México. Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México. 98.

Montes, R. C., Terán, V. F., Zuñiga, R. A. & Caldón, Y. E. (2014). Descripción morfológica de *Bromelia karatas*: recurso genético promisorio para Patía, Cauca, Colombia. *Biotechnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*. 12 (1): 62-70.

Morellato, L. P., Camargo, M. G. & Gressler, E. (2013). A review of plant phenology in South and Central America. In: Phenology: An Integrative Environmental Science. Ed. Schwartz, M. Dordrecht: Springer. 91-113.

Morellato, L. P., Camargo, M. G. G., Fernanda, F. D., Luize, B. G., Mantovani, A. & Hudson, I. L. (2010). The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. In: Phenological Research. Eds. Hudson, I.L. & Keatley, M.R. Springer. New York. 99–121.

Neves, S.P.S., Miranda, L.A.P., Rossato, D.T. & Funch, L.S. (2017). The roles of rainfall, soil properties, and species traits in phenological behavior divergence along a savanna-seasonally dry tropical forest gradient. *Brazilian Journal of Botany*. 40: 665-679.

Parra-Tabla, V., Abdala-Roberts, L., Téllez, P., Celaya, N., Salinas-Peba, L. & Alonso, C. 2017. Fenología de floración y visitantes florales de especies herbáceas. En: Ecología funcional de la Reserva de la Biosfera Río Lagartos. Eds. Ramos-Zapata, J., Parra-Tabla, V., Leirana-Alcocer, J., González-Moreno, A. & Chiappa-Carrara, X. SIIES-UADY-UNAM. 105-121

Ramírez-Martínez, A. & Mondragón, D.C. (2020). La fenología de bromelias y orquídeas epífitas en un bosque de encino estacional. Desde el Herbario CICY. 12: 1-5.

Ramírez-Martínez, A., Mondragón, D. & Rivera-García, R. (2021). Vascular epiphytes: the ugly duckling of phenological studies. *Acta Biológica Colombiana*. 26 (2): 247–261.

Restrepo-Chica, M. & Bonilla-Gómez, M. A. (2017). Dinámica de la fenología y visitantes florales de dos bromelias terrestres de un páramo de Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88 (3): 636-645.

Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México 1ra Edición Digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 492.

SanMartin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. (2003). Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest *Rubiaceae*: ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biología Tropical*. 51(3-4): 691-698.

Sigrist, M.R., Stefanello, T.H., Silveira de Souza, C., Vargas, W., Sousa, M.A.K., Laroca, S. & Mansano, V.F. (2018). Phenology and pollination ecology of *Prosopis rubiflora* (Leguminosae, Mimosoideae), a species from the semi-arid Brazilian Chaco. *Brazilian Journal of Botany*. 4: 103-115.

Tellez-Baños, B. E., García-Franco, J. G., MacSwiney, M. C., López-Acosta, J. C., & Krömer, T. (2024). Floral biology, breeding system and effective pollinators of the epiphytic bromeliad *Tillandsia limbata*. *Botanical Sciences*. 103 (1): 83-103.

Toledo, S., Barrios, D., García-Beltrán, J. & González-Torres, L. (2021). Fenología de la especie amenazada *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en un bosque semideciduo de Cuba occidental. *Acta Botanica Mexicana*. 128.

Trejo, I. (2015). Bosques tropicales secos. *Okara*. 9 (2): 261-274.

Villasante Benavides, F., Luque-Fernández, C.R., Albarracín Garate, A., Pauca-Tanco, G.A., Villegas Paredes, L.N. & Quispe-Turpo, J.D.P. (2022). Phenology of *Tillandsia purpurea* in association with microclimatic variables in a hyperarid environment of the southern Peruvian coast. *IDESIA (Chile)*. 40 (2): 77-84.

Williams-Linera, G. & Meave, J. (2002) Patrones fenológicos. Pp. 407-431. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. Guariguata, M. & Kattan, G. Editorial Libro Universitario Regional. San José. 407-431.

Wright, S.J. & Calderón, O. (2018). Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a tropical moist forest. *Biotropica*. 50: 374–383.

CAPÍTULO 3. ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE *T. caput-medusae* Y *B. karatas* EN CONDICIONES DEL BOSQUE TROPICAL SECO DE VILLA ALLENDE, SAN FERNANDO, CHIAPAS.

3.1 INTRODUCCIÓN

En los Bosques Tropicales Secos (BTS), la mayoría de los árboles pierden sus hojas durante la estación seca, lo que permite que las plantas del sotobosque reciban hasta nueve veces más luz que durante la temporada húmeda (Graham & Andrade, 2004). Sin embargo, incluso en las copas de especies perennifolias, la variación estacional, la nubosidad y los cambios en la radiación solar generan un entorno lumínico altamente variable. Esta dinámica influye directamente en múltiples procesos fisiológicos de las plantas, como el ciclo biológico, la tasa de asimilación de CO₂, la actividad fotosintética y la regulación estomática (Yepes & Silveira, 2011; Jarma *et al.*, 2012).

Una de las principales estrategias fisiológicas que permite a numerosas especies vegetales prosperar en ambientes cálidos y estacionalmente secos es el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés; Winter *et al.*, 2015). Este tipo de metabolismo se asocia típicamente con órganos fotosintéticos suculentos —hojas o tallos— que almacenan agua en grandes vacuolas celulares, las cuales pueden representar más del 95 % del volumen celular. Esta adaptación permite conservar agua al abrir los estomas durante la noche para fijar dióxido de carbono (CO₂) en forma de ácidos orgánicos, los cuales se descarboxilan durante el día, suministrando CO₂ para la fotosíntesis sin necesidad de abrir los estomas (Matiz *et al.*, 2013).

Las adaptaciones fisiológicas de las plantas CAM presentan dos ventajas fundamentales. En primer lugar, su enzima carboxilante inicial, la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC), se regenera más rápidamente y no pierde eficiencia por actividad oxigenasa. En segundo lugar, la alta concentración interna de CO₂ durante el día reduce la fotorrespiración, lo que permite mantener tasas fotosintéticas estables incluso en condiciones de estrés ambiental (Winter & Smith, 2021; Kochhar & Gujral, 2021).

La fotosíntesis CAM está presente en aproximadamente 20 000 especies distribuidas en al menos 35 familias de plantas vasculares (Cushman, 2001; Silvera *et al.*, 2010), siendo una característica común en familias como Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 2007). Las bromelias, un grupo de monocotiledóneas ampliamente distribuido en América tropical (Smith & Downs, 1977, 1979), presentan una notable diversidad funcional que les permite habitar desde selvas húmedas

hasta zonas áridas. Se estima que cerca del 57 % de las especies de esta familia exhiben la vía CAM (Crayn *et al.*, 2015), lo que ha sido clave para su éxito ecológico en ambientes con alta variabilidad hídrica y lumínica.

Las bromelias pueden agruparse terrestres y epifitas. Las especies terrestres, como *Bromelia karatas*, absorben agua y nutrientes del suelo mediante raíces bien desarrolladas, y presentan hojas y tallos grandes cubiertos de escamas reflectantes. Por otro lado, las bromelias epifitas que se agrupan en tipos funcionales de acuerdo con sus características ecofisiológicas, entre estos se encuentran las epifitas atmosféricas, como *Tillandsia caput-medusae*, que obtienen agua y nutrientes directamente del ambiente a través de tricomas foliares especializados. Estas últimas dependen principalmente de la precipitación y lixiviados del dosel, mientras que sus raíces actúan como órganos de anclaje (Reyes-García *et al.*, 2012). Las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de ambos grupos permiten su supervivencia en condiciones limitantes de agua y luz.

T. caput-medusae y *B. karatas* cohabitan el BTS de Villa Allende, en San Fernando, Chiapas, un entorno estacionalmente contrastante donde predominan largos periodos secos seguidos por lluvias concentradas. No obstante, los mecanismos fisiológicos que permiten su coexistencia en este tipo de hábitat son poco conocidos. Por ello, el objetivo de este estudio es caracterizar las respuestas fisiológicas de *T. caput-medusae* y *B. karatas* y analizar cómo se relacionan con la estacionalidad y los factores ambientales del bosque tropical seco.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Caracterización del ambiente del Bosque Tropical Seco. Los datos de temperatura, humedad y precipitación se obtuvieron de diciembre de 2023 a octubre de 2024 de la estación meteorológica número 7 165 de CONAGUA, en Tuxtla Gutiérrez (Por su cercanía al área de estudio), el punto de rocío se calculó con los datos obtenidos de humedad y temperatura.

Recolecta de material vegetal. El análisis fisiológico de las plantas de *T. caput-medusae* y *B. karatas* y se realizó por un periodo de diez meses, durante cinco meses de la temporada seca y cinco de lluvia. Al final de cada mes, se recolectaron muestras de 10 individuos enteros de *T. caput-medusae* y de dos a cinco hojas de 10 individuos juveniles de *B. karatas*, las muestras vegetales se colocaron en bolsas de papel Kraft y se trasladaron al laboratorio de Fisiología y Química Vegetal del Instituto de Ciencias Biológicas para analizar la ganancia de carbono, la cantidad de pigmentos fotosintéticos, la densidad de tricomas y estomas y el contenido relativo de agua.

Ganancia de carbono mediante la técnica de titulación de ácidos orgánicos. Se recolectó el material vegetal a las 17:00 y 07:00 h. En el laboratorio se pesó 1 g del tejido fresco, se maceró en 5 ml de etanol 70 % y el residuo se mantuvo a 4 °C para su posterior análisis. Posteriormente, cada muestra se colocó en vasos de precipitado con 10 ml de agua destilada, se ebulló durante 15 min, se filtró añadiendo 50 ml de agua destilada; el volumen se tituló con hidróxido de sodio (NaOH) al 0.005 N hasta pH siete con un potenciómetro (Conductronic pH120; Pearcy, *et al.*, 1989). Se obtuvo el número de miliequivalentes del ácido g⁻¹ del tejido con la siguiente fórmula (Rodés & Collazo, 2006):

$$\mu\text{equivalentes gramo} = ((Vm)(N)(1000))/(PM)$$

Donde:

Vm: Volumen en mL de NaOH consumido por muestra

N: Número de equivalentes L⁻¹, normalidad de la solución de NaOH

PM: Peso de la muestra en g

Cuantificación de pigmentos fotosintéticos. Se utilizaron 10 individuos de cada especie. Para *T. caput-medusae* se cortaron 5 cm de la hoja desde la punta hacia la base y para *B. karatas* 1 cm de la parte media de la hoja, cada muestra se pesó y se sumergió en agua en ebullición durante 10 s, se secó y pesó nuevamente y se trituroó en un mortero con 10 ml de acetona acuosa al 95 % y 0.5 g de CaCO³. La mezcla se filtró y se guardó a 4 °C. Para la cuantificación se utilizaron 0.7 ml del extracto filtrado diluido con 2.1 ml acetona, para leer a una absorbancia de 663, 645 y 440 nm en un espectrofotómetro (Genesys 10, Thermo-Fisher). La concentración de clorofila a, clorofila b y carotenoides se calculó con las siguientes fórmulas (Mackinney 1941 en Gabrilenko, *et al.*, 1975):

$$\text{Clorofila a: Cla (mg/L)} = 12.7 (A663) - 2.69 (A645)$$

$$\text{Clorofila b: Clb (mg/L)} = 22.9 (A663) - 4.68 (A645)$$

$$\text{Carotenoides (mg/L)} = 4.695 (A440) - 0.268 (Cla + Clb)$$

Estructuras de captación de agua y CO₂ (densidad de tricomas y estomas). Para identificar y evaluar el número de estomas y tricomas, a una hoja de 10 individuos de ambas especies se le aplicó una capa fina de barniz transparente en el envés, una vez seco el barniz se retiró con ayuda de cinta adhesiva transparente y se colocaron en portaobjetos debidamente etiquetados para su observación en el microscopio óptico a 10 X (1.90 mm); la técnica se repitió en la misma área de la epidermis para observar los estomas (modificado de Zárate-Martínez *et al.*, 2021). Los tricomas y estomas se contabilizaron mediante fotografías tomadas en el campo óptico con un microscopio (Carl Zeiss Primo Star). La densidad de tricomas y estomas se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad de tricomas} = (\text{Número de tricomas por campo óptico} / \text{área en mm}^2)$$

$$\text{Densidad estomática} = (\text{Número de estomas por campo óptico} / \text{área en mm}^2)$$

Contenido relativo de agua. Se pesó un centímetro de la parte media de la hoja de cada individuo (n) de ambas especies, como peso fresco (PF), posteriormente, cada muestra se colocó en una bandeja con papel absorbente saturado con agua, durante 5 h, en seguida se secó superficialmente y se pesó para obtener el peso turgente (PT); finalmente, el peso seco (PS) se obtuvo después de secar las muestras a 65°C durante 48 h. Con la siguiente fórmula se obtuvo el contenido relativo de agua (CRA; Yamasaki & Rebello, 1999).

$$\text{CRA \%} = ((\text{PF} - \text{PS}) / (\text{PT} - \text{PS})) \times 100$$

Análisis estadístico. Para determinar diferencias significativas de los parámetros fisiológicos entre la temporada de lluvia y sequía se realizaron pruebas univariadas y multivariadas utilizando Kruskal Wallis. Posteriormente, se aplicó un Análisis de Redundancia (RDA) para analizar qué factores ambientales influyeron en las respuestas.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Caracterización ambiental del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas

De acuerdo con los datos ambientales recopilados de diciembre de 2023 a octubre de 2024, se determinaron dos temporadas: seca y lluvia (Figura 12). Durante la temporada seca (diciembre 2023 a abril 2024) se registró la humedad ambiental entre 50 y 60 %, la temperatura máxima fue de 29 a 37 °C mientras que la temperatura mínima de 17 a 24 °C, el punto de rocío de 16 a 18 °C y la precipitación de 0 a 30 mm. Durante la temporada de lluvia (de mayo a octubre de 2024) la humedad relativa fue de 56 a 83%, la temperatura máxima de 28 a 39 °C, la temperatura mínima de 20 a 24 °C, el punto de rocío de 20 a 24 °C y la precipitación entre 47 a 330 mm.

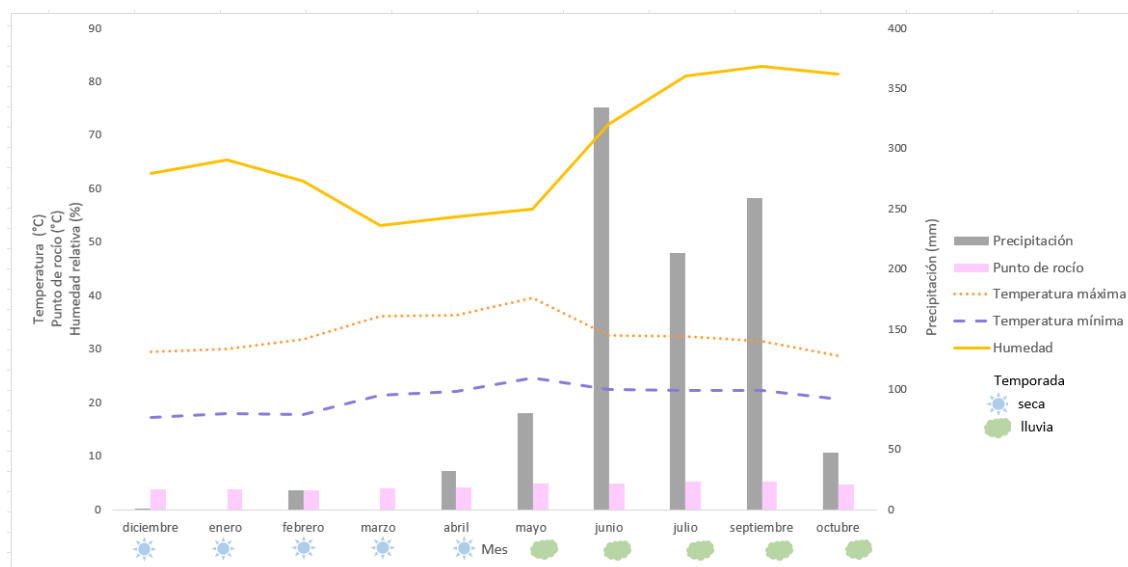


Figura 12. Climograma de los datos ambientales del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Los datos se obtuvieron de la estación ambiental número 7165 (CONAGUA-2025).

3.3.2 Ganancia de carbono

La capacidad fotosintética (ganancia de carbono) de *Tillandsia caput-medusae* es hasta cinco veces menor que la de *Bromelia karatas* (Figura 13). *T. caput-medusae* presentó diferencias significativas entre temporadas ($p = 2.49\text{E-}08$), en la temporada seca la ganancia de carbono fue nula ($-7.32 \pm 17.94 \mu\text{eq/g}$), comparado con la temporada de lluvia, en donde la capacidad fotosintética incrementó ($20.79 \pm 23.71 \mu\text{eq/g}$). En el caso de *B. karatas* la actividad fotosintética no presentó diferencias significativas entre temporadas (Figura 13 b; $p = 0.54$), durante la temporada seca fue de $95.12 \pm 64.62 \mu\text{eq/g}$ y durante la temporada de lluvia fue de $101.32 \pm 66.6 \mu\text{eq/g}$.

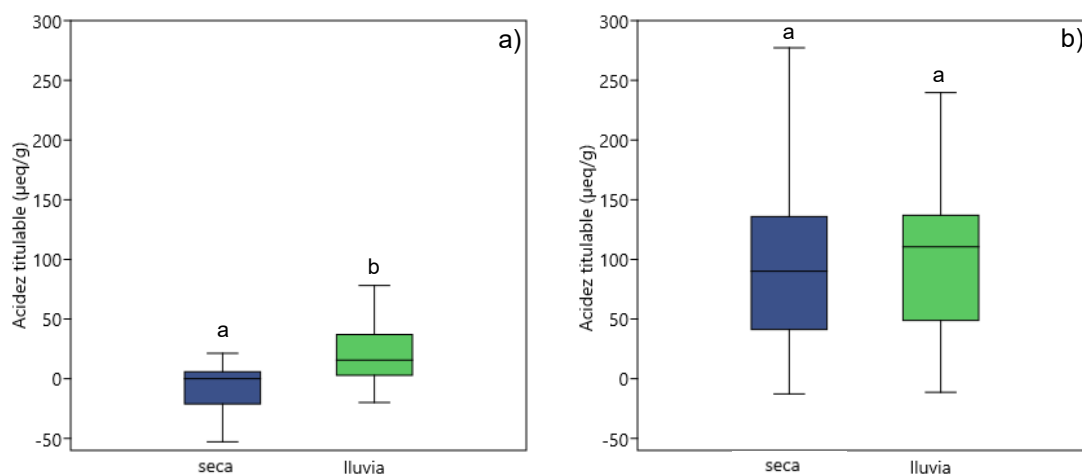


Figura 13. Acidez titulable ($\mu\text{eq/g}$) en hojas de *Tillandsia caput-medusae* (a) y *Bromelia karatas* (b) durante la temporada seca y de lluvia del bosque tropical seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas.

3.3.3 Pigmentos fotosintéticos

Tanto *T. caput-medusae* (Figura 14) como *B. karatas* (Figura 15) presentaron diferencias significativas en la concentración de clorofila a y b entre las temporadas ($p < 0.05$). En ambas especies la concentración de clorofila b fue mayor con respecto a la clorofila a, tanto en la temporada de seca como de lluvia. Para *T. caput-medusae* durante la temporada seca la concentración de clorofila a fue de $0.90 \pm 0.37 \text{ mg/L}$ y para clorofila b fue de $1.63 \pm 0.67 \text{ mg/L}$; durante la temporada de lluvia fue de $1.47 \pm 0.91 \text{ mg/L}$ para la clorofila a y de $2.67 \pm 1.64 \text{ mg/L}$ para la clorofila b. En el caso de *B. karatas* durante la temporada seca la concentración de

clorofila a fue de 0.93 ± 0.42 mg/L y durante la temporada de lluvia fue de 1.05 ± 0.33 mg/L, mientras que la concentración de clorofila b fue de 1.66 ± 0.78 mg/L y 1.91 ± 0.60 mg/L⁻¹, durante la temporada de lluvia y seca, respectivamente.

En cuanto a los carotenoides, *T. caput-medusae* presentó diferencias significativas entre las temporadas ($p = 0.008$), con mayor concentración durante la estación de lluvias (0.81 ± 0.50 mg/L). *B. karatas* no presentó diferencias significativas ($p = 0.73$).

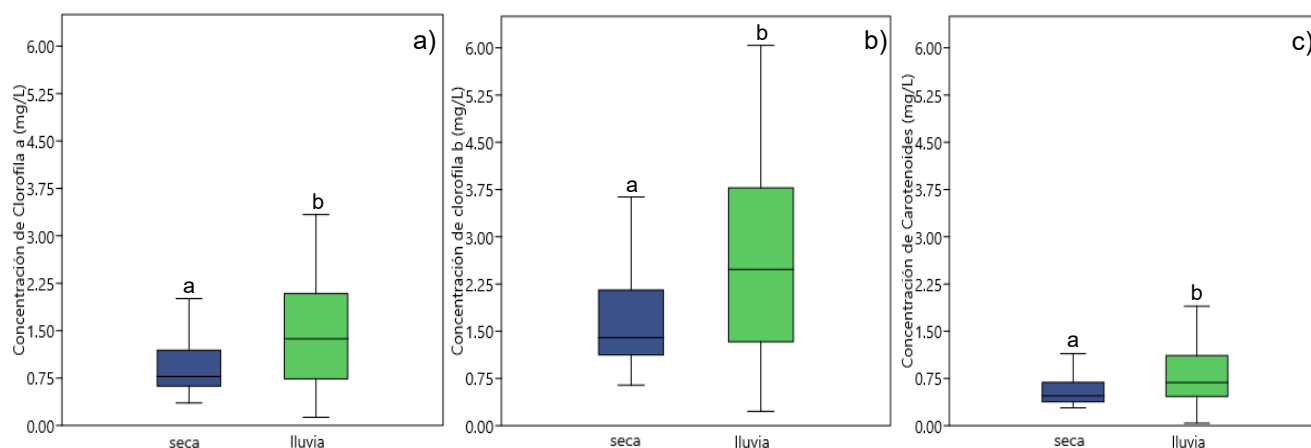


Figura 14. Pigmentos fotosintéticos (mg/L) de *Tillandsia caput-medusae* en la temporada seca y de lluvia del BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Clorofila a (a), clorofila b (b) y carotenoides (c).

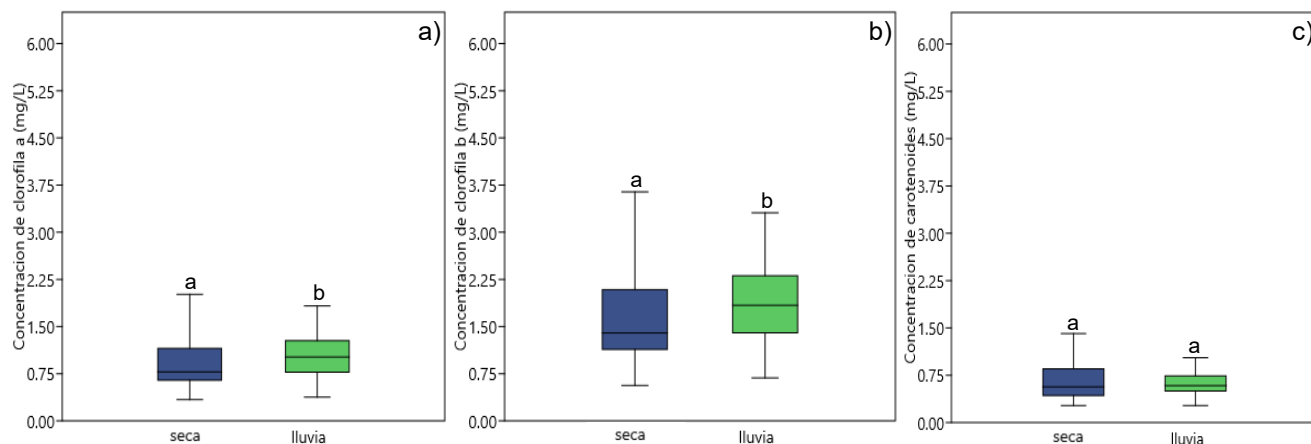


Figura 15. Pigmentos fotosintéticos (mg/L) de *Bromelia karatas* en la temporada seca y de lluvia del BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Clorofila a (a), clorofila b (b) y carotenoides (c).

3.3.4 Estructuras de captación de agua y CO₂: Tricomas y estomas

La relación entre la cantidad de estructuras de captación de agua y CO₂ es distinta entre las especies, la densidad de tricomas es mayor que la de estomas en *T. caput-medusae*, además, en ambas estructuras se observa un aumento significativo durante la temporada de lluvia (14.05 ± 3.66 tricomas/mm² y 9.51 ± 3.59 estomas/mm²) respecto de la temporada seca (11.06 ± 2.49 tricomas/mm² y 6.13 ± 1.52 estomas/mm²; Figura 16), mientras que la densidad de estomas es mayor que la de tricomas en la bromelia terrestre, *B. karatas*; sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en ambas estructuras entre las temporadas ($p > 0.05$; Figura 17).

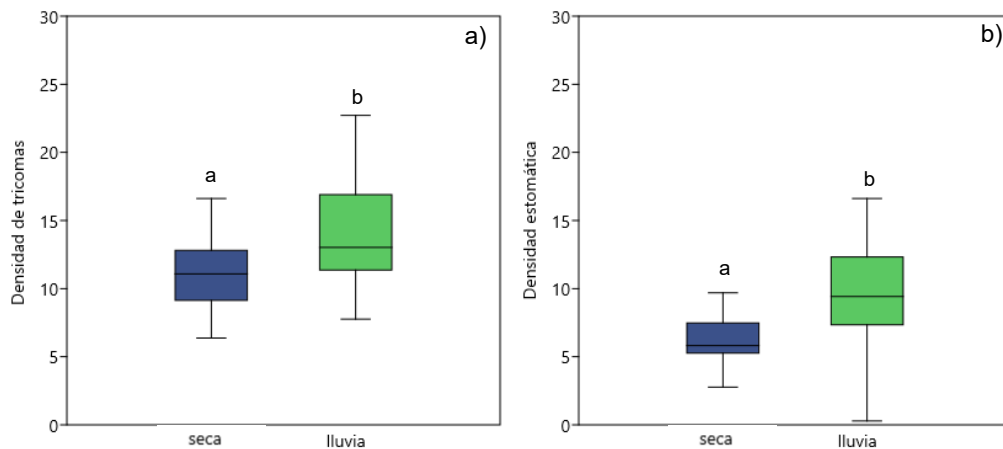


Figura 16. Estructuras de captación de agua y CO₂ de *Tillandsia caput-medusae* en el BTS de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Densidad de tricomas (a; $p = 9.18E^{-05}$) y densidad de estomas (b; $p = 7.47E^{-08}$).

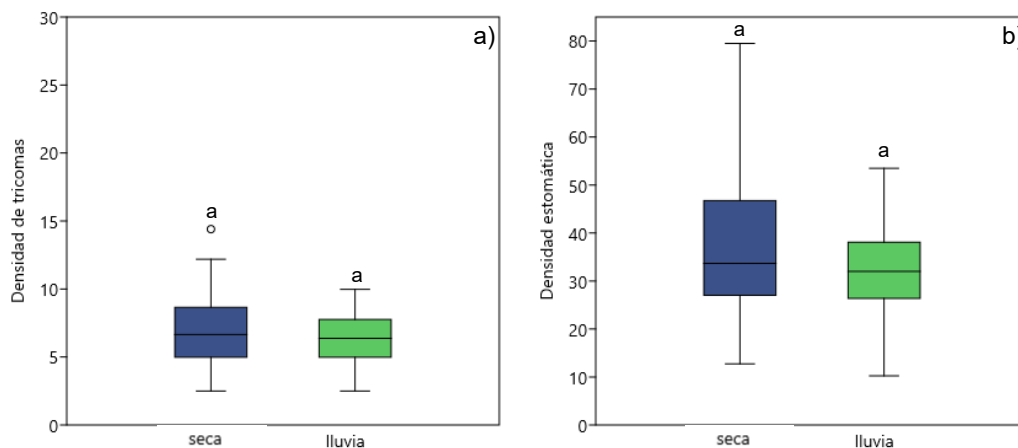


Figura 17. Estructuras de captación de agua y CO₂ de *Bromelia karatas* de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Densidad de tricomas (a; $p = 0.454$) y densidad de estomas (b; $p = 0.149$).

3.3.5 Contenido Relativo de Agua (CRW, %)

El CRW fue mayor en la especie terrestre respecto de la epífita en ambas temporadas (Figura 18). En *T. caput-medusae* ($p = 9.70E^{-05}$) el CRW fue de $69.30 \pm 15.90\%$ durante la temporada seca y de $82.15 \pm 11.25\%$ durante la temporada de lluvia. Por otro lado, para *Bromelia karatas* (Figura 18 b; $p = 1.53E^{-09}$) fue de $87.69 \pm 6.08 \%$ en la temporada seca y de $95.92 \pm 3.96\%$ durante la temporada de lluvia.

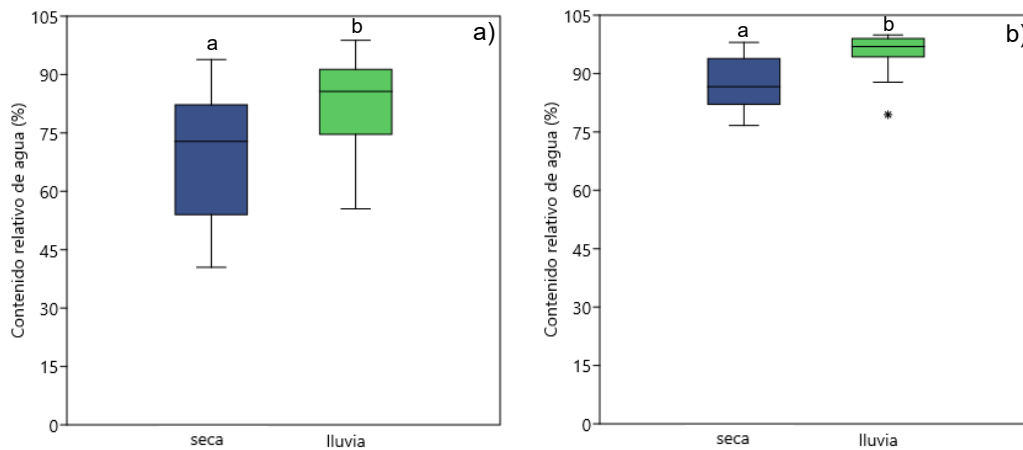


Figura 18. Contenido relativo de agua de *Tillandsia caput-medusae* (a) y *Bromelia karatas* (b) durante las temporadas seca y de lluvia en el Bosque Tropical Seco.

3.3.6 Relación de las características fisiológicas con las condiciones ambientales de la temporada de sequía y lluvia del BTS

De acuerdo con el análisis de redundancia de *T. caput-medusae* (Figura 19; $p = 0.001$), las variables ambientales del BTS explican el 36.92 % de la varianza total, siendo la humedad el factor que explica la mayor parte de la varianza y sugiere una relación positiva con la densidad de estomas, la concentración de clorofila b y el contenido relativo de agua. Así, estos caracteres fisiológicos están relacionados con el incremento de la humedad relativa; además al encontrarse en contraparte con la temperatura máxima, sugiere que el aumento de esta variable ambiental influye negativamente sobre los caracteres fisiológicos. Por otra parte, la temperatura mínima explica en menor proporción la varianza total; sin embargo, existe una relación positiva con los ácidos orgánicos y la densidad de tricomas.

Por otro lado, de acuerdo con el PERMANOVA las temporadas influyen significativamente sobre las características fisiológicas de *T. caput-medusae* ($p = 0.001$).

No obstante, se observó que las características fisiológicas tienden a agruparse de mejor forma si se toman en cuenta los meses de transición entre cada estación como grupos independientes (Figura 20; $p = 0.001$).

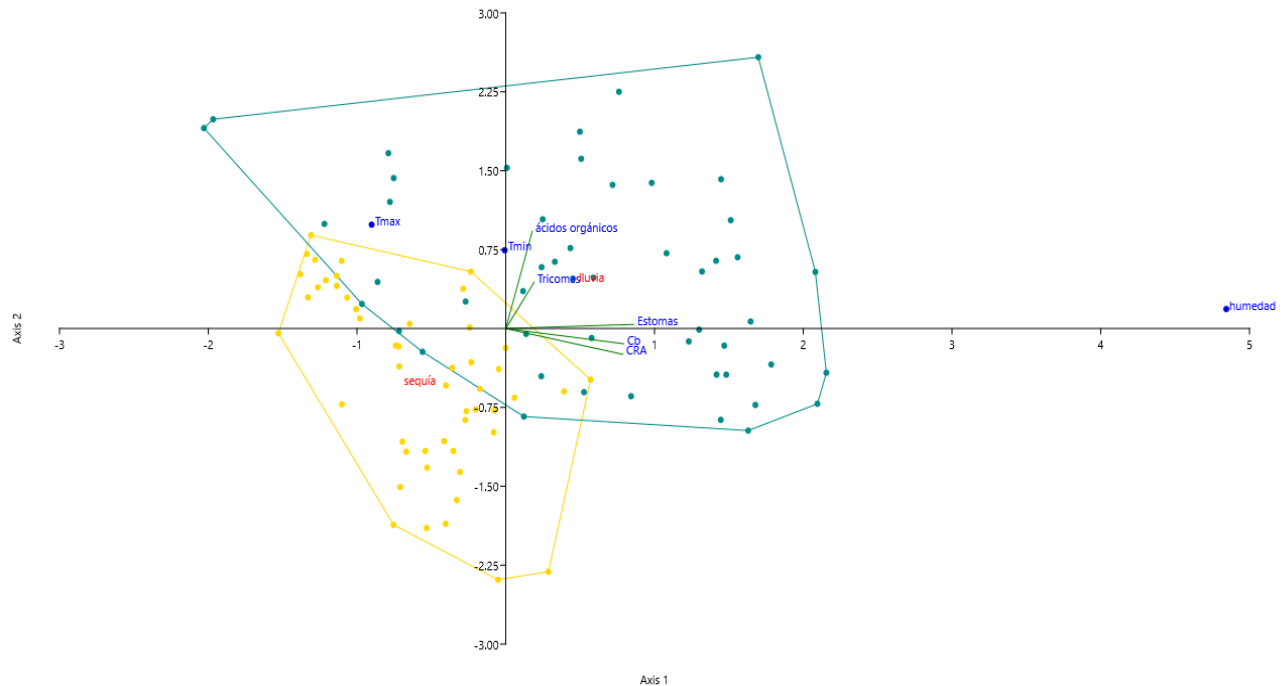


Figura 19. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 33.57, $F = 11.01$), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de *T. caput-medusae* y las variables explicativas (variables ambientales) durante las temporadas de lluvia y seca del BTS ($p = 0.001$). Los puntos amarillo y verdes corresponden a los individuos analizados. El polígono amarillo representa la temporada seca y el polígono azul la temporada de lluvia, las líneas en color verde claro son las características fisiológicas y los puntos azules son las variables ambientales.

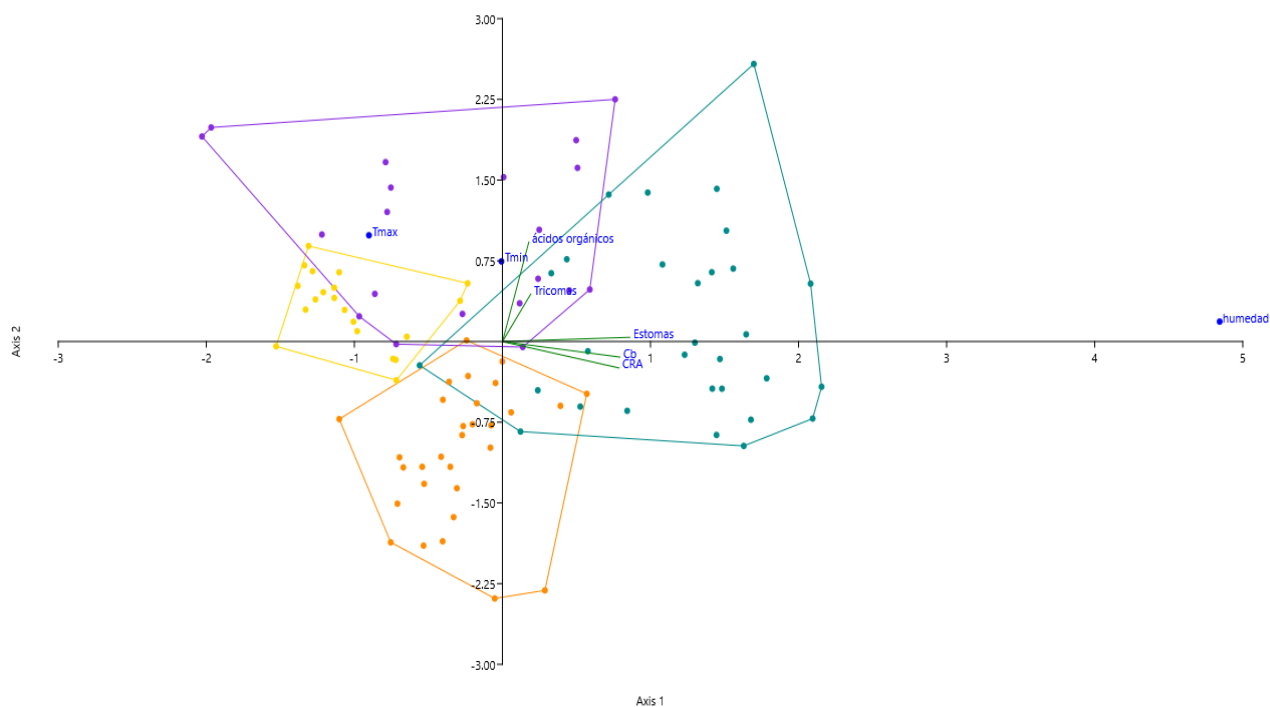


Figura 20. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 33.57, $F = 11.01$), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de *T. caput-medusae* y las variables explicativas (variables ambientales), durante la temporada de lluvia (verde azulado), transición a la temporada seca (naranja), temporada seca (amarillo) y transición a lluvia (morado) del BTS ($p = 0.001$). Las líneas color verde claro son las características fisiológicas y los puntos azules corresponden a las variables ambientales.

En el caso de *B. karatas*, la varianza de los factores ambientales del BTS sobre las características fotosintéticas sólo explican el 24.2 % de la varianza total (Figura 20; $p = 0.001$). La humedad explica la mayor parte de la varianza y se encuentra relacionada de manera positiva con el contenido relativo de agua y la concentración de clorofila b; por otra parte, la fluctuación de la temperatura explica en menor proporción la varianza total, sin embargo, la temperatura máxima se encuentra relacionada negativamente con la concentración de ácidos orgánicos y la densidad de tricomas, es decir, que la actividad fisiológica de estos caracteres disminuyen cuando los niveles de temperatura alcanzan su máximo valor. De acuerdo con el PERMANOVA (> 0.05) no se encontraron diferencias significativas en las características fisiológicas entre la temporada

de lluvia y seca; sin embargo, al separar los meses de transición si sugiere diferencias significativas ($p = 0.001$; Figura 22).

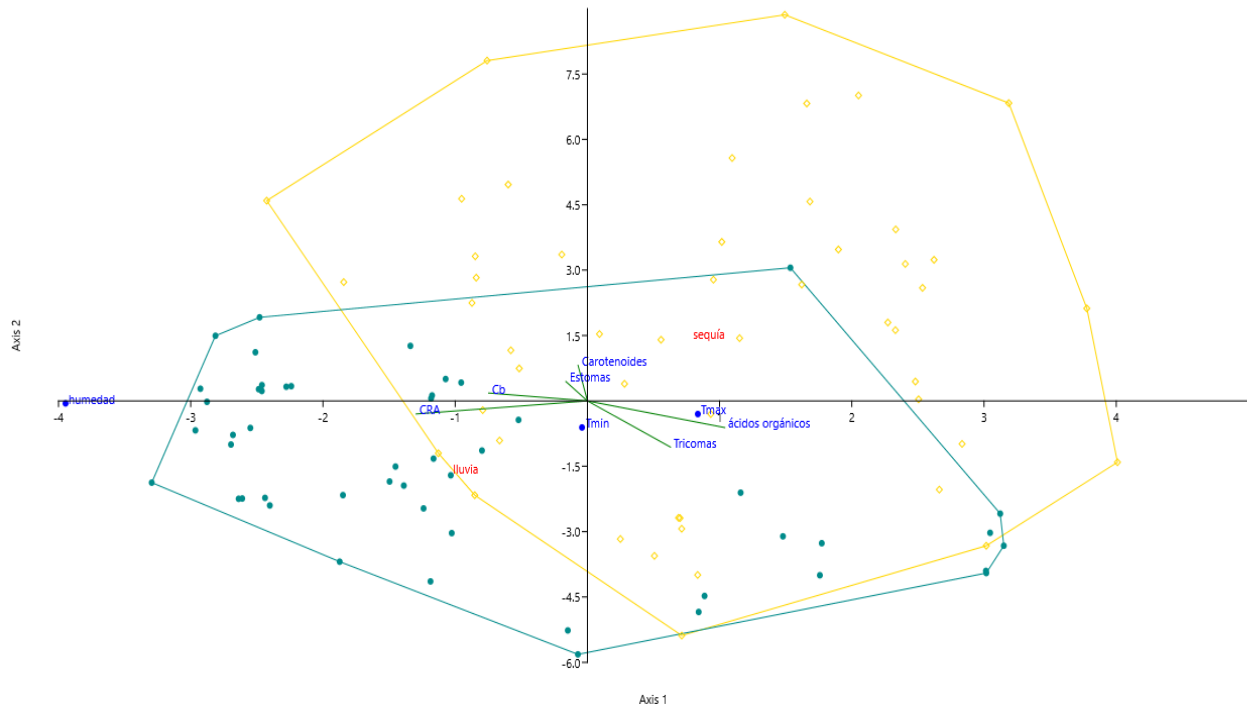


Figura 21. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 19.31% $F = 4.95$), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de *B. karatas* y las variables explicativas (variables ambientales), durante las temporadas de lluvia y seca del BTS. Los puntos color amarillo y verde corresponden a los individuos analizados. El polígono amarillo representa la temporada seca y el polígono azul la temporada de lluvia, las líneas verde claro son las características fisiológicas y los puntos azules son las variables ambientales.

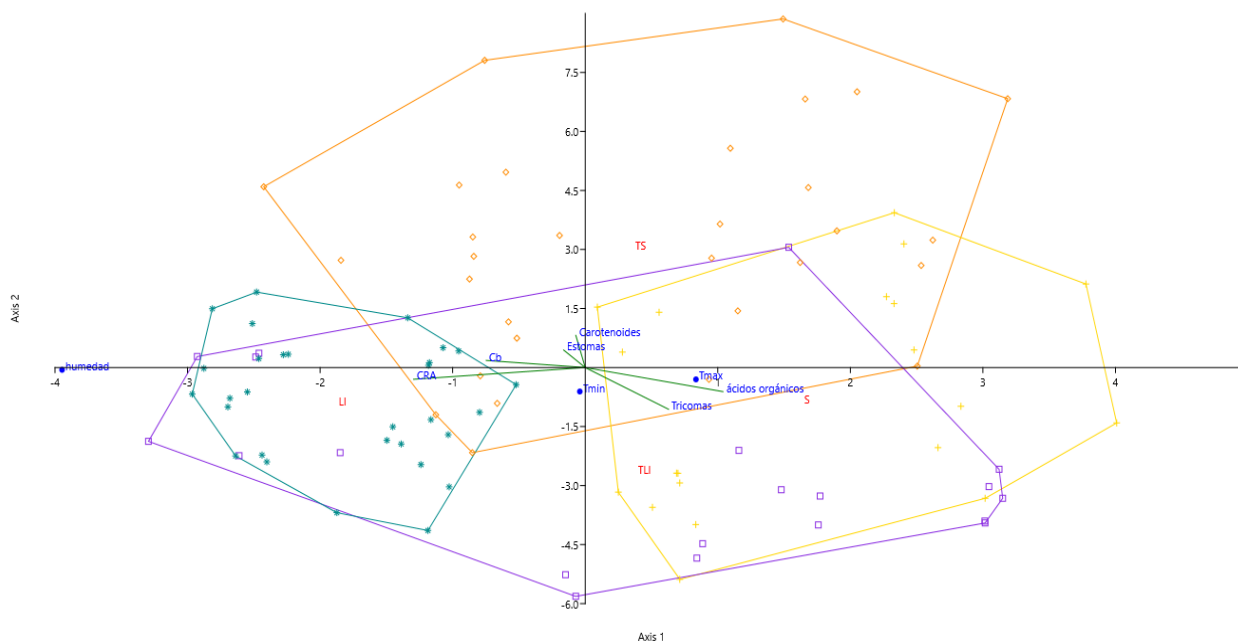


Figura 22. Análisis de Redundancia (RDA), libre de colinealidad (R^2 ajustada = 19.31% $F = 4.95$), entre las variables de respuesta (características fisiológicas) de *B. karatas* y las variables explicativas (variables ambientales), durante la temporada de lluvia (verde azulado), la transición a la temporada seca (naranja), la temporada seca (amarillo) y la transición a lluvia (morado) del BTS ($p = 0.001$). Las líneas color verde claro corresponden a las características fisiológicas y los puntos azules a las variables ambientales.

2.3.7 Conjunción de características fenológicas y fisiológicas de ambas especies. Reuniendo las características fenológicas y fisiológicas de ambas especies, se puede señalar que presentan estrategias específicas para sobrevivir en las condiciones ambientales temporalmente contrastantes del Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas (Cuadro 3). *T. caput-medusae* sincroniza la fase de floración con la temporada de lluvia y la disminución de la ganancia de carbono, los pigmentos fotosintéticos, la densidad de las estructuras de captación de agua y el contenido relativo de agua durante la temporada seca, demostrando mecanismos de tolerancia al reducir la capacidad funcional en esta temporada. Por el contrario, *B. karatas* inicia la fase reproductiva durante la temporada seca y mantiene niveles elevados de actividad

fisiológica en ambas temporadas, lo que sugiere estrategia de evitación a la sequía al mantener alta resistencia funcional.

Cuadro 3. Fenología reproductiva y características fisiológicas de *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* durante la temporada seca y de lluvia del BTS.

Temporada		Seca		Lluvia	
Especie		<i>T. caput-medusae</i>	<i>B. karatas</i>	<i>T. caput-medusae</i>	<i>B. karatas</i>
Fenología reproductiva	Prefloración	93.32°	90°	-	-
	Botones florales	-	123.03°	189.534°	-
	Flores abiertas	-	111.179°	-	-
	Flores senescentes	-	122.82°	181.225°	-
	Desarrollo de frutos	-	-	234.137°	163.183°
	Frutos desarrollados	0.563°	312.261°	163.183°	-
	Dispersión	103.48°	-	-	-
Características fisiológicas	Ácidos orgánicos (µeq/g)	-7.32	95.12	20.79	101.32
	Clorofila a (mg/L)	0.9	0.93	1.47	1.05
	Clorofila b (mg/L)	1.63	1.66	2.67	1.91
	Carotenoides (mg/L)	0.54	0.65	0.81	0.62
	Densidad de tricomas (tricomas/mm²)	11.06	6.96	14.05	6.45
	Densidad estomática (estomas/mm²)	6.13	37.22	9.51	32.19
	Contenido relativo de agua (%)	60.3	87.69	82.15	95.92

Los grados en fenología reproductiva representa la media del vector (μ), los valores de las características fisiológicas representan la media estadística.

3.4 DISCUSIÓN

La investigación tuvo una duración de diez meses, abarcando cinco meses de la temporada seca y cinco meses de la temporada de lluvias. Durante este periodo se monitorearon variables climáticas clave, incluyendo precipitación, temperatura, humedad relativa y punto de rocío, en el Bosque Tropical Seco de Villa Allende, San Fernando, Chiapas. Estas condiciones ambientales mostraron variaciones significativas a lo largo del ciclo estacional. En general, la temperatura, punto de rocío y humedad relativa fueron considerablemente más bajos durante la estación seca, y se registró un aumento progresivo de estas variables conforme se aproximaba la temporada de lluvia. Escalante & Reyes (2004), definen la sequía meteorológica como el periodo en que la precipitación es significativamente inferior al promedio histórico o a un valor crítico, y se caracteriza por temperaturas elevadas, baja humedad atmosférica y vientos intensos. Bajo esta definición, incluso en presencia de algunos eventos aislados de precipitación, se sigue considerando como un periodo de sequía. Por su parte, Villalobos-Sánchez (2013), indica que, en la región de la Depresión Central de Chiapas, donde se ubica el área de protección forestal Villa Allende, la temporada seca se extiende típicamente de noviembre a abril, con una duración aproximada de seis meses.

La temporada seca influye directamente en las funciones fotosintéticas de las plantas CAM, esta temporada va acompañada de temperaturas elevadas y altos flujos de fotones fotosintéticos (PPF); además, el metabolismo de las plantas podría disminuir o incluso suprimirse al incrementar el estrés por sequía (Nobel, 2003; Lüttge, 2004; Andrade *et al.*, 2007).

Aunque la fotosíntesis CAM puede mantenerse activa bajo condiciones de sequía, la cantidad de carbono fijado disminuye considerablemente en comparación con los periodos de disponibilidad hídrica (Valdez-Hernández *et al.*, 2015). Esto se observó en el caso de la especie epífita *Tillandsia caput-medusae*, en la cual la acumulación de ácidos orgánicos disminuyó durante la temporada seca. En cambio, durante la temporada de lluvias, los valores de acidez titulable incrementaron significativamente, un patrón similar se ha reportado en otras bromelias epífitas como *Aechmea bracteata*, *Tillandsia bartramii*, *T. ionantha*, *T. schiedeana*, *T. seleriana*,

T. streptophylla y *T. brachycaulos* (Reyes-García, 2001; Cach-Pérez, 2008; Ricalde *et al.*, 2010; Cach-Pérez *et al.*, 2014; González-Salvatierra *et al.*, 2021).

Durante la temporada seca se registraron valores de acidez titulable por debajo de cero, lo que sugiere que la fijación nocturna de CO₂ en *Tillandsia caput-medusae* fue baja o incluso nula. Vitale *et al.* (2020), sugieren que, bajo condiciones de sequía extrema, las plantas CAM pueden entrar en un modo fisiológico conocido como CAM reducido o “CAM idling”, en el cual los estomas permanecen cerrados durante el día y la noche, limitando la entrada de CO₂ externo. En este estado, la acumulación de ácidos orgánicos es mínima y se debe principalmente al reciclaje interno de CO₂ generado por la respiración celular. Esta respuesta al estrés por sequía se ha documentado en diferentes especies CAM, incluyendo *Clusia pratensis* y *C. minor* (Winter *et al.*, 2008), *Tillandsia utriculata* (Rosado *et al.*, 2014) y *Portulaca afra* (Vitale *et al.*, 2020), lo cual sugiere que el modo CAM idling podría ser un mecanismo común de resistencia temporal a condiciones de sequía extrema (Winter & Holtum, 2014).

La asimilación nocturna de CO₂ en *Bromelia karatas* fue variable, pero no demostró una tendencia clara asociada a la estacionalidad como ocurrió en *T. caput-medusae*. Valdez-Hernández *et al.* (2015), señalan que las plantas CAM terrestres presentan adaptaciones morfoanatómicas que les permiten almacenar cantidades sustanciales de agua, lo que reduce significativamente los efectos de la sequía sobre la actividad fotosintética, en específico, *B. karatas* presenta hojas suculentas con textura rígida y con parénquima acuífero bien desarrollado, cutícula cerosa y raíces poco profundas pero eficientes (Monteiro *et al.*, 2011).

Sin embargo, se han reportado diferencias significativas en la respuesta fotosintética entre la temporada seca y de lluvia, dependiendo de la radiación solar que incide sobre *Bromelia karatas* (González-Salvatierra *et al.*, 2013). En el caso de este estudio, la mayoría de los individuos estaban en condiciones de sombra; aunque la radiación aumentó durante la temporada seca, las plantas no estuvieron completamente expuestas. Por lo tanto, las plantas presentaron estabilidad en la fijación de carbono, lo que explicaría los cambios mínimos en la actividad fotosintética registrados a lo largo del año.

Otra característica fisiológica afectada durante la temporada seca fue la concentración de clorofila a y b en ambas especies. La disminución en la concentración de clorofilas fue mayor en *Tillandsia caput-medusae* que en *Bromelia karatas*. Estas diferencias temporales podrían estar

relacionadas con el aumento en la incidencia de luz debido a la pérdida de follaje característica de los bosques tropicales secos, así como con la duración prolongada del periodo seco. En estos contextos, una menor concentración de clorofilas podría representar una estrategia para reducir la absorción de luz y así evitar daños fotooxidativos en los fotosistemas (Flores *et al.*, 2022; González-Salvatierra *et al.*, 2010).

En la epífita *T. caput-medusae*, la concentración de carotenoides fue mayor durante la temporada de lluvias que la de sequía, lo cual contrasta con lo reportado por González-Salvatierra *et al.* (2021), para *Tillandsia brachycaulos*. Desde un enfoque funcional, se esperaría que el contenido de carotenoides aumente en la temporada seca, ya que estos pigmentos están involucrados en la disipación del exceso de energía luminosa (de la Rosa-Manzano *et al.*, 2016).

En el caso de *B. karatas*, la concentración de carotenoides no presenta diferencias significativas entre la temporada seca y de lluvia. González-Salvatierra (2013) reportó mayor concentración de carotenoides en *B. karatas* durante la sequía, en comparación con la temporada de lluvia, un patrón que ha sido documentado en otras bromelias terrestres (Matsubara *et al.*, 2009).

Las adaptaciones morfológicas y fisiológicas permiten a las plantas almacenar agua en periodos prolongados de sequía, en las bromelias epífitas resaltan la presencia una baja densidad estomática y de tricomas foliares peltados que permite la captación de agua del ambiente y regulación de la transpiración (Andrade, 2003; Ohrui *et al.*, 2007; Ricalde *et al.*, 2010). Además, los tricomas permiten dispersar la luz y disminuir la temperatura de las hojas; *T. caput-medusae* presenta una mayor proporción en la densidad tricomas/estomas. Sin embargo, la densidad de tricomas en el envés de la hoja es baja en comparación con otras especies del género (Pierce, 2007; Stefano *et al.*, 2008; Zambrano *et al.*, 2019). La reducción de los tricomas foliares en la superficie abaxial (envés) de las hojas de *T. caput-medusae* permite la reflectividad y fotoprotección (Piercer, 2007), mientras que los tricomas foliares de la superficie adaxial podrían funcionar para la absorción de agua (Zambrano *et al.*, 2019). La densidad de tricomas y estomas puede estar afectada por el área foliar, la orientación de la hoja, la cantidad de agua que reciben las hojas y la intensidad de luz (Reich, 1984; Picon *et al.*, 1996; Cach-Pérez, 2008). Así mismo, Holbrook & Putz (1996) consideran que las epífitas presentan baja densidad estomática en comparación con plantas terrestres, debido a la necesidad de reducir la transpiración debido a

baja y temporal disponibilidad de agua que caracteriza el hábito epífita, sobre todo en la temporada de sequía, lo anterior podría responder al porqué en la temporada de lluvia se registró mayor densidad estomática.

Por otra parte, en *B. karatas* la porción de tricomas/estomas fue menor, como se ha registrado en otros trabajos (González-Salvatierra *et al.*, 2013). La baja densidad de tricomas puede deberse a que las especies de bromelias terrestres tienen raíces capaces de absorber agua y minerales, por lo que son estructuralmente más sencillas en comparación con las epífitas, a menudo, repelen el agua manteniendo las hojas secas; además, la baja densidad de los tricomas es uno de los caracteres adaptativos a ambientes áridos presente en la subfamilia Bromeliodeae (Benzing, 2000). La densidad de estomas en *B. karatas* fue menor en comparación con lo registrado en otras bromelias xeromórficas (Males & Griffin, 2017), pero mayor que en *T. caput-medusae*, además, no se encontraron diferencias significativas entre temporadas. La variación en los rasgos funcionales estomáticos entre las especies se puede interpretar en el contexto de las diferencias en las estrategias de uso del agua (Males & Griffin, 2017). Muchas bromelias terrestres tienen acceso al reservorio de agua del suelo y, por lo tanto, no están sujetas al mismo grado de limitación hídrica que es común para las especies epífitas (Males, 2016).

El contenido relativo de agua (CRA) permite determinar el estado hídrico de las plantas y su capacidad para retener agua (Barrs & Weatherley, 1962). En ambas especies de estudio los valores más bajos se presentaron en la temporada seca, relacionado con la baja disponibilidad hídrica. En *T. caput-medusae* los valores fueron más bajos que en *B. karatas* ya que las plantas epífitas dependen del agua de la niebla o del rocío mientras que las plantas terrestres dependen de la cantidad de agua disponible en el suelo (Andrade, 2003). La diferencia entre temporadas se ha reportado en otras especies CAM como *Opuntia ficus-indica* en la que se observó un incremento en el CRA durante la temporada de lluvia (Pimienta-Barrios *et al.*, 2012), por otra parte, los cambios en el CRA pueden deberse a las adaptaciones de las plantas a diferentes hábitats (Rosado *et al.*, 2014) como en el caso de *T. utriculata* donde se observó mayor CRA en plantas provenientes de la selva respecto de las del bosque mesófilo, o en los caracteres anatómicos de orquídeas (de la Rosa-Manzano *et al.*, 2014) que encontraron diferencias en el tamaño del bulbo y grosor de la cutícula en respuesta a la sequía.

Si bien, las plantas CAM presentan diferentes adaptaciones para sobrevivir a la temporada seca, pueden ser susceptibles ante la disminución de la precipitación o prolongación de esta temporada (Gitz *et al.*, 2016; Töpfer *et al.*, 2020). En el caso de *T. caput-medusae* se encontraron diferencias significativas en las características fisiológicas entre temporadas, mientras que en *B. karatas* no.

Estas diferencias entre las especies se relacionan con su hábito de crecimiento, en donde el hábito epífita representa un entorno altamente dinámico, sujeto a variaciones temporales y espaciales en el suministro de luz, nutrientes y agua (Silveira & Lasso, 2016). Sin embargo, las variables ambientales que explicaron en mayor proporción la varianza de las características fisiológicas evaluadas de ambas especies fueron la humedad relativa y la temperatura del BTS esto se debe a que las condiciones nocturnas con temperaturas más bajas y mayor humedad relativa favorecen el mantenimiento de un estado hídrico que permite tolerar situaciones de mucho calor y períodos secos (Taiz *et al.*, 2017; Rengel *et al.*, 2023).

3.5 CONCLUSIONES

- *Tillandsia caput-medusae* y *Bromelia karatas* mostraron respuestas ecofisiológicas distintas ante la sequía del Bosque Tropical Seco. Durante la temporada seca *T. caput-medusae* mantuvo los valores más bajos en ganancia de carbono, pigmentos fotosintéticos, estructuras de captación de agua y el contenido relativo de agua, sin embargo, durante las lluvias recuperó sus niveles óptimos fisiológicos. *B. karatas* demostró estabilidad fisiológica en ambas temporadas manteniendo valores fisiológicos estables.
- Ambas especies requieren niveles estables de humedad relativa para tener un funcionamiento fisiológico óptimo.

3.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrade, J. L. (2003). Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: An important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 479-488.

Andrade, J. L., de la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M. F., Vargas-Soto, G. & Cervera, J. C., (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Botanical Sciences*. 81: 37-50.

Barrs, H. D. & Weatherley, P. E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*. 15 (3): 413-428.

Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press. Cambridge. 698

Cach-Pérez, M. J. (2008). Influencia ambiental sobre la fisiología y anatomía foliar de *Tillandsia heterophylla*, bromelia endémica de México. Tesis de Maestría en Ciencias. Xalapa: División de Posgrado, Instituto de Ecología, A.C.

Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L. & Reyes-García, C. (2014). La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences*. 92: 157-168.

Crayn, D.M., Winter, K., Schulte, K. & Smith, J.A.C. (2015). Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 178: 169-221.

Cushman, J. (2001). Crassulacean Acid Metabolism: A Plastic Photosynthetic Adaptation to Arid Environments. *Plant Physiology*. 127: 1439-1448.

de la Rosa-Manzano, E., Andrade, J.L., Zots, G. & Reyes-García, C. (2014). Respuestas fisiológicas a la sequía de cinco especies de orquídeas epífitas en dos selvas secas de la península de Yucatán. *Botanical Sciences*. 92: 607-616.

de la Rosa-Manzano, E., Flores, J., y Delgado-Sánchez, P. (2016). Effects of spineshading on aspects of photosynthesis for three cactus species. *Botanical Sciences*. 94 (2): 301-310.

Escalante S. & Reyes, C. (2004). *Análisis de Sequías Volumen 1*. UNAM Facultad de Ingeniería.

Flores, J., Briones, O. & Andrade, J.L. (2022). Physiological ecology of Mexican CAM plants: history, progress, and opportunities. *Botanical Sciences*. 100 (SPE): 290-324.

Gabrilenko, V., Ladiguina, M. & Xandovina, L. (1975). *Gran guía de prácticas de fisiología vegetal*. Ed. Gran Escuela, Moscú

Gitz, V., Meybeck, A., Lipper, L., Young, C. & Braatz, S. (2016). Climate change and food security: risks and responses. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Report. 110 (2): 3-36.

Givnish, T.J., Millam, K.C., Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. In: Monocots: Comparative Biology and Evolution—Poales, Rancho Santa Ana Botanic Garden. Eds. Columbus, J.T., Friar, E.A., Porter, J.M., Prince, L.M. & Simpson, M.G. Claremont, California, USA. 3-26.

González-Salvatierra, C., Andrade, J. L., Escalante-Erosa, F., García-Sosa, K. & Peña-Rodríguez, L. M. (2010). Antioxidant content in two CAM bromeliad species as a response to seasonal light changes in a tropical dry deciduous forest. *Journal of Plant Physiology*. 167: 792-799.

González-Salvatierra, C., Andrade, J. L., Orellana, R., Peña-Rodríguez, L. M. & Reyes-García, C. (2013). Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de *Bromelia karatas* (Bromeliaceae) en una selva baja caducifolia de Yucatán, México. *Botanical Sciences*. 91: 75-84.

González-Salvatierra, C., Peña-Rodríguez, L. M., Reyes-García, C., de la Barrera, E. & Andrade, J. L. (2021). Seasonal changes in photosynthesis for the epiphytic bromeliad *Tillandsia brachycaulos* in a tropical dry deciduous forest. *Botanical Sciences*. 99: 850-862.

Graham, E. A. & Andrade, J. L. (2004). Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*. 91: 699-706.

Holbrook, N. M. & Putz, F. E. (1996). From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. *Plant, Cell & Environment*. 19 (6): 631-642.

Jarma, A., Cardona, C. & Fernández, C. (2012). Efecto de la temperatura y radiación en la producción de glucósidos de esteviol en *Stevia rebaudiana* en el Caribe húmedo colombiano. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. 15 (2): 339-347.

Kochhar, S. & Gujral, S. (2021). *Plant physiology: Theory and applications*. Cambridge University Press. Cambridge. 894.

Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*. 93 (6): 629-652,

Males, J. & Griffiths, H. (2017). Specialized stomatal humidity responses underpin ecological diversity in C3 bromeliads. *Plant, Cell & Environment*, 40 (12), 2931-2945.

Males, J. (2016). Think tank: water relations of the Bromeliaceae in their evolutionary context. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 181: 415-440.

Matiz, A., Tamaso, P., Yepes, A., Freschi, L. & Mercier, H., (2013). CAM Photosynthesis in Bromeliads and Agaves: What Can We Learn from These Plants? In: Photosynthesis. InTech.

Matsubara, S., Krause, G. H., Aranda, J., Virgo, A., Beisel, K. G., Jahns, P. & Winter, K. (2009). Sun-shade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plants. *Functional Plant Biology*. 36: 20-36.

Monteiro, R. F., Forzza, R. C. & Mantovani, A. (2011). Leaf structure of Bromelia and its significance for the evolution of Bromelioideae (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 293: 53-64.

Nobel, P.S. (2003). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge. 284.

Ohrui, T., Nobira, H., Sakata, Y., Taji, T., Yamamoto, C., Nishida, K., Yamakawa., Sasuga, Y., Yaguchi, Y., Takenaga, H. & Takana S. (2007). Foliar trichome-and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. *Planta*. 227: 47-56.

Picon, C., Guehl, J. M. & Ferhi, A. (1996). Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell & Environment*. 19 (2): 182-190.

Pierce, S. (2007). The jeweled armor of *Tillandsia* — multifaceted or elongated trichomes provide photoprotection. *Aliso*. 23: 44-52.

Pimienta-Barrios, E., Robles-Murguía, C. & Martínez-Chávez, C.C., (2012). Respuesta ecofisiológica de árboles jóvenes nativos y exóticos a sequía y lluvia. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 35 (SPE5): 15-20.

Reich, P. B. (1984). Leaf stomatal density & diffusive conductance in three amphistomatous hybrid poplar cultivars. *New Phytologist*. 98: 231-239.

Rengel, Z., Cakmak, I. & White. P. L. (2023). *Marschner's mineral nutrition of plants*. 4th ed. Academic Press. U.K. 795.

Reyes-García, C., (2001). Ecofisiología de epífitas de la selva baja caducifolia del género *Tillandsia* (Bromeliaceae): estacionalidad y fotosíntesis. Tesis de Doctorado, México: Facultad de Ciencias, UNAM.

Reyes-García, C., Mejía-Chang, M. & Griffiths, H. (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*. 193: 745-754.

Ricalde, M.F., Andrade, J.L., Durán, R., Dupuy, J.M., Simá, J.L., Us-Santamaría, R. & Santiago, L.S. (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean

acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*. 164: 871-880.

Rodés García, R. & Collazo Ortega, M. (2006). Manual de prácticas de fotosíntesis. Ed. Las Prensas de Ciencias. México. 160.

Rosado, C. A. T., Reyes, G. C. & Tamayo, C. M. (2014). Respuesta fisiológica de dos ecotipos de *Tillandsia utriculata* L. a variaciones de temperatura, humedad relativa y luz. XXVI Reunión Científica Tecnológica, Forestal y Agropecuaria Tabasco.

Silvera, K. & Lasso, E., (2016). Ecophysiology and crassulacean acid metabolism of tropical epiphytes. In: Tropical tree physiology. Tree Physiology, vol. 6. Eds. Goldstein, G. & Santiago, L. Springer. Cham. 25-43.

Silvera, K., Neubig, K.M., Whitten, W.M., Williams, N.H., Winter, K. & Cushman, J.C. (2010). Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Functional Plant Biology*. 37: 995-1005.

Smith, L.B. & Downs, R.J. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*. 14: 663–1492.

Smith, L.B. & Downs, R.J. (1979). Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*. 14: 1493–2142.

Stefano, M., Papini, A. & Brighigna, L. (2008). A new quantitative classification of ecological types in the bromeliad genus *Tillandsia* (Bromeliaceae) based on trichomes. *Revista de Biología Tropical*. 56: 191-203.

Taiz, L., E. Zeiger, I. M. Møller, & Murphy. A. (2017). Fisiología e desenvolvimento vegetal. 6th ed. Artmed Editora. Porto Alegre, Brazil. 100.

Töpfer, N., Braam, T., Sham, S., Ratcliffe, G. & Sweetlove, L. J. (2020). Alternative crassulacean acid metabolism modes provide environment-specific water-saving benefits in a leaf metabolic model. *The Plant Cell*. 32 (12): 3689-3705.

Valdez-Hernández, M., González-Salvatierra, C., Reyes-García, C., Jackson, P. C. & Andrade, J. L. (2015). Physiological ecology of vascular plants. In: Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula. Eds. Islebe, G.A., Calmé, S., León-Cortés, J.L. and Schmook, B., Springer. Cham. 97-129.

Villalobos-Sánchez, J. (2013). El contexto físico y su importancia para la preservación de la biodiversidad. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), La Biodiversidad de Chiapas: Estudio del estado. CONABIO/Gobierno del Estado de Chiapas. México. 27-40.

Vitale, L., Vitale, E., Costanzo, G., De Maio, A. & Arena, C. (2020). Photo-protective mechanisms and the role of poly (ADP-ribose) polymerase activity in a facultative CAM plant exposed to long-term water deprivation. *Plants*. 9 (9): 1192.

Winter, K., Garcia, M. & Holtum, J. A. 2008. On the nature of facultative and constitutive CAM: environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoë*, and *Opuntia*. *Journal of Experimental Botany*. 59 (7): 1829-1840.

Winter, K. & Holtum, J. A. (2014). Facultative crassulacean acid metabolism (CAM) plants: powerful tools for unravelling the functional elements of CAM photosynthesis. *Journal of experimental botany*. 65 (13): 3425-3441.

Winter, K., Holtum, J. A. M. & Smith, J. A. C. (2015). Crassulacean acid metabolism: a continuous or discrete trait? *New Phytologist*. 208: 73-78.

Winter, K. & Smith, J. A. C. (2021). CAM photosynthesis: the acid test. *New Phytologist*. 233: 599-609.

Yamasaki, S. & Rebello, L. (1999). Measurement of leaf relative water content in *Araucaria angustifolia*. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 11 (2): 69-75.

Yepes, A. & Silveira-Buckeridge, M. (2011). Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global. *Colombia Forestal*. 14 (2): 213-232.

Zambrano, A. R. C. Janairo, J. I., Linis, V., Nepacina, M., Silvestre, M. L., & Foronda, J. (2019). Wetting properties & foliar water uptake of *Tillandsia* L. *Biotribology*. 19: 100-103.

Zárate-Martínez, W., Arellano-García, M. A., Ramírez-Godina, F., Moreno-León, K., & González-Sandoval, D. C. (2021). Evaluación de diferentes niveles de radiación sobre la densidad estomática de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Ecosistemas y recursos agropecuarios*. 8 (3).

4. CONCLUSIONES GENERALES

La fenología reproductiva de ambas especies estuvo modulada por distintos factores climáticos, *T. caput-medusae* fue más sensible a la precipitación y a las temperaturas máxima, *B. karatas* respondió principalmente a la radiación solar y a las temperaturas máximas. En conjunto la humedad relativa y la temperatura mínima beneficiaron fisiológicamente a ambas especies. Estos resultados demuestran que, aunque coexisten en el mismo ecosistema, cada especie ha desarrollado adaptaciones particulares que les permiten persistir en un ecosistema altamente contrastante del Bosque Tropical Seco.